

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М. В. Ломоносова

Биологический факультет

На правах рукописи



**Мазей Юрий Александрович**

**ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ  
ПРОСТЕЙШИХ**

03.00.18 – гидробиология

03.00.16 – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва  
2007

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии Пензенского государственного педагогического университета имени В. Г. Белинского.

Научный консультант: докт. биол. наук, профессор И. В. Бурковский.

Официальные оппоненты: чл.-корр. РАН, профессор И. Ю. Чернов;  
докт. биол. наук, профессор В. В. Хлебович;  
докт. биол. наук Г. А. Корганова.

Ведущая организация: Санкт Петербургский государственный университет.

Защита состоится «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2008 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д.501.001.55 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: Москва, 119899, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т, ауд. 389.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2007 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
канд. биол. наук



Н. В. Карташѐва

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Многообразие – наиболее характерная черта живой материи; это то, что формируется в результате активности живого вещества, что является результатом «развертывания» жизни в пространстве и во времени. Закономерности формирования и поддержания биологического разнообразия на уровне сообществ – одна из фундаментальных проблем современной экологии. Ориентируясь на биологические виды, уследить за перекомбинацией во времени и пространстве их совокупностей практически невозможно. Поэтому возникает настоятельная потребность свести бесконечное множество структурно-функциональных комбинаций, образуемых биологическими видами, в небольшое число типовых (модельных) сочетаний (типов сообществ) и выявить основные факторы формирования полиморфизма (поливариантности) на ценотическом уровне.

Концепция организации сообществ простейших, включающая представления о множественности механизмов формирования разнообразия сообществ, до настоящего времени отсутствует. Как меняется структура протозойных сообществ в зависимости от основных факторов среды? Какие из факторов являются ключевыми по отношению к тем или иным характеристикам сообществ? Одинаковы ли пространственные масштабы формирования надорганизменных (многовидовых) структур для разных размерно-экологических групп простейших? Как течет время и какова его роль в организации протозойных сообществ? Ответы на эти вопросы до конца еще не сформулированы.

**Цель** настоящей работы – выявление основных закономерностей организации и формирования структурного разнообразия (поливариантности) сообществ простейших.

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

1. Выявить закономерности формирования поливариантности сообществ в ответствии с изменением основных факторов среды.
2. Проанализировать особенности структуры протозооценозов в разных пространственных масштабах.
3. Изучить роль времени в организации сообществ.
4. Определить особенности пространственно-временной организации разных таксоценозов простейших: гетеротрофных жгутиконосцев, раковинных амёб и инфузорий.

**Положения, выносимые на защиту**

1. Ведущую роль в формировании пространственной неоднородности протозооценозов играют уровень увлажнения, солёность, тип биотопа (субстрата), определяющие специфику видового состава, обилия, структуры таксоценозов по горизонтальной оси и окислительно-восстановительные характеристики, связанные с гравиацией и светом, – по вертикальной. В соответствии с изменением этих факторов происходит смена типов сообществ.

2. Пространственная организация протозооценозов включает несколько иерархических уровней (масштабов), в которых действуют принципиально различные структуроопределяющие процессы: микробиотопический, биогеоценотический/региональный, географический. Протозооценозы – системы, контролируемые в наименьшем масштабе – биологически, в среднем – физически, в максимальном – сукцессионно.

3. Динамика протозооценозов проявляется в разных временных масштабах. Флуктуации измеряются часами и сутками и связаны с популяционными процессами, а также периодическими и стохастическими изменениями среды. Сукцессии (циклические и направленные) длятся недели, месяцы и годы и связаны с процессами самоорганизации и разрушения сообщества. Общесукцессионные изменения наблюдаются в более длительном временном интервале и обусловлены крупномасштабными изменениями биогеоценозов (сукцессией и эволюцией экосистем).

4. Динамические процессы в протозооценозах реализуются двумя принципиально различными механизмами: а) быстрыми, приводящими, с одной стороны, к нарушениям стабильного состояния сообщества, а, с другой, к разворачиванию процессов самоорганизации (весной в ходе сезонной сукцессии, в процессе колонизации свободных участков, при разложении органических веществ); б) медленными, обеспечивающими стабильность организации нишевой структуры, видового состава и обилия организмов, как в течение сезона, так и в многолетнем ряду.

5. Таксоценозы различных групп простейших различаются по способам организации в пространстве и времени. Мелкие гетеротрофные жгутиконосцы формируют более тонкую гетерогенность ценозов по сравнению с более крупными раковинными амёбами и инфузориями. Вдоль градиентов солёности и влажности, протозооценозы разных таксономических групп изменяются сходным образом. Влияние остальных факторов связано со спецификой их восприятия разными размерно-экологическими группами простейших.

#### **Научная новизна и теоретическая значимость работы**

Впервые обобщен и проанализирован в сравнительном аспекте материал по видовому составу и структуре сообществ гетеротрофных жгутиконосцев, раковинных амёб и инфузорий из разнотипных морских, пресноводных, амфибиальных и почвенных местообитаний в широком диапазоне масштабов пространства (от сантиметров до многих сотен километров) и времени (от суток до десятилетий). Предложена концепция организации сообществ простейших в пространстве и времени. Выделены ведущие факторы формирования разных типов организации протозооценозов. Определены основные параметры полиморфизма сообществ в разных пространственных масштабах. Установлен центральный механизм, поддерживающий устойчивость сообщества во флуктуирующей среде – циклическая (сезонная) сукцессия.

#### **Практическая значимость**

Данные по распространению и экологическим оптимумам видов, а также по закономерностям изменения структуры сообщества могут быть использованы в качестве базовой информации при проведении биомониторинга. Информация по особенностям распределения сфагнобионтных раковинных амёб расширяет возможности применения ризоподного анализа в палеоэкологических исследованиях. Полученные результаты используются в преподавании курсов «Зоология беспозвоночных», «Экология организмов», «Биоценология», «Протозоология» студентам биологических и экологических специальностей.

#### **Декларация личного вклада автора**

Автором разработана программа исследований, выполнены полевые работы, проведены анализ структуры сообществ, включая идентификацию видов, количественный учет (по сообществу инфузорий вклад автора составил 80%, раковинных

амёб и гетеротрофных жгутиконосцев – 60 %), аналитическая и обобщающая части исследования.

### **Апробация работы**

Материалы работы были представлены на Всерос. конф. «Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов» (Пенза, 1998 г.); межд. конф. «Ломоносов» (Москва, 2000, 2006, 2007 гг.); XI межд. протозоологическом конгрессе (Зальцбург, Австрия, 2001 г.); межд. конф. «Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения» (Архангельск, 2002 г.); межд. конф. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 3» (Тольятти, 2003 г.); межд. конф. «Трофические связи в водных экосистемах» (Борок, 2003 г.); межд. конф. «The role of biodiversity in simple, physically driven ecosystems with special focus on sandy sediments» (Сопот, Польша, 2004 г.); VIII Всерос. популяционном семинаре «Популяции в пространстве и времени» (Нижний Новгород, 2005 г.); межд. конф. «Aquatic ecology at the dawn of XXI century» (Санкт Петербург, 2005 г.); межд. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов европейского севера» (Вологда, 2005 г.); межд. конф. «Black Sea ecosystem. 2005 and beyond» (Стамбул, Турция, 2006 г.); X конф. Беломорской биологической станции МГУ (Полярный, Карелия, 2006 г.); межд. симпозиуме по раковинным амёбам (Антверпен, Бельгия, 2006 г.); IX съезде гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006 г.); межд. симпозиуме по биологии инфузорий (Дели, Индия, 2007 г.); межд. конф. «Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация» (Одесса, 2007 г.); межд. конф. Беломорской биологической станции ЗИН РАН «Экологические исследования беломорских организмов» (Картеш, Карелия, 2007 г.); V Европейской протистологическом конгрессе (Санкт Петербург, 2007 г.); межд. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Нарочь, Белоруссия, 2007 г.); межд. конф. «Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов» (Борок, 2007 г.); на заседаниях кафедры гидробиологии МГУ им. М.В. Ломоносова и кафедры зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г. Белинского.

### **Публикации**

По теме диссертации опубликованы 82 работы, в том числе одна монография и 43 статьи в рецензируемых журналах, включая 24 издания из перечня ВАК РФ.

### **Структура и объем диссертации**

Содержание диссертации изложено на 474 страницах машинописного текста; работа состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, приложений, включающих 160 рисунков и 53 таблицы, а также списка литературы, содержащего 915 источников, в том числе 603 на иностранных языках.

## **ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ И ТАКСОЦЕНОЗЫ ПРОСТЕЙШИХ**

### **1.1. Концепция биологического сообщества**

Рассматриваются основные положения концепции биологического сообщества как уровня организации живой материи. Сообщество в рамках полимодельной концепции понимается как совокупность видовых популяций, обитающих на определенной территории, вне зависимости от объединяющих факторов. При таком подходе можно выделять различные типы сообществ, различающихся по модели

организации, т.е. по вкладу разных факторов в ассоциирование видов в ансамбли. Подчеркивается, что объектом настоящей работы является «сообщество» в смысле «таксоцен» как группировки представителей какого-либо таксона в пределах отдельных биоценозов. Таксоцен представляет собой надвидовой уровень организации жизни, включающий группу совместно обитающих родственных видов с тонкими механизмами разделения экологических ниш (коадаптивный комплекс).

Обсуждаются основные методологические подходы синэкологии: холистические и редуccionистские представления, концепции мультимасштабной (иерархической) структуры и самоорганизации сообществ. Подчеркивается, что синтез этих подходов является основой методологии в современной экологии сообществ.

Анализируются основные факторы организации сообществ: биоценотические взаимоотношения и характеристики среды. Сильные межвидовые взаимодействия – причина формирования «детерминистических» и «стабильно взаимодействующих» сообществ. Представления о конкурентно-равновесном сообществе основываются на теории экологической ниши. Динамически-равновесное состояние сообщества организуется через конкурентные взаимодействия при ограничении ресурса. Теория неравновесного сообщества концентрируется на переходном неустойчивом состоянии систем, их изменениях во времени. Организация сообщества в этом случае рассматривается, исходя из индивидуалистических или аутоэкологических особенностей популяций, составляющих сообщество.

Описываются главные синморфологические характеристики сообществ. Подчеркивается, что важнейшими параметрами, необходимыми для описания таксоценов, являются видовое разнообразие, пространственная структура и динамика.

## **1.2. Таксоценозы простейших**

Приводится краткая история макросистемы организмов и положения в ней простейших – одноклеточных фаготрофных эукариот. Дается характеристика современной системы (Adl et al., 2005), принятой в настоящей работе. Отмечается, что поиски естественных филогенетических связей между протистами приводят к таксономическому разобщению классически выделяемых групп простейших: жгутиконосцев, амёб, солнечников, радиолярий и инфузорий. Только последние к настоящему времени сохранили свою филогенетическую целостность. Остальные, будучи фракциями отдельных таксонов, рассматриваются как гетерогенные полифилетические комплексы, которые объединяет сходная морфология, общая экология и возможность применения одной и той же техники исследования. Именно эти «традиционные» таксоны отражают экологические особенности простейших, а именно способ их взаимодействия с окружающей абиотической и биоценотической средой и, следовательно, наиболее удобны при выделении естественных таксоценозов. Различаются (Левушкин, 1994) три экологические группы простейших (типы жизненных форм) – жгутиконосцы, амёбы и инфузории, которые и рассматриваются в основной части настоящей работы.

Основой полиморфизма таксоценозов простейших является разнообразие местообитаний. Можно выделить некоторые основные градиенты факторов среды (=типов местообитаний), вдоль которых происходит наиболее значительное разделение способов организации протозооценозов: оси «вода – суша», «толща воды – дно и твердые поверхности», «солёные – пресные воды». Рассматриваются основные закономерности изменения сообществ простейших вдоль этих градиентов.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Общие подходы

Объект исследования – сообщество (таксоценоз) простейших – совокупность видовых популяций в пределах отдельного местообитания. Исходя из поставленных задач, в работе представлены данные по сообществам трех основных размерно-экологических групп простейших: гетеротрофных жгутиконосцев, раковинных амёб и инфузорий. Несмотря на принципиальное сходство этих организмов как представителей одноклеточных эукариот, между ними имеется немало различий, позволяющих анализировать различные аспекты организации сообществ, и, следовательно, произвести синтез большого количества данных о разнотипных сообществах и сформулировать общие представления об организации протозооценозов.

В соответствии с целью работы были исследованы закономерности формирования поливариантности сообществ вдоль градиентов факторов среды с учетом разных пространственных масштабов. В каждом из аспектов гетерогенности протозооценозов вопросы рассматривались на примере наиболее характерного и наиболее сложноорганизованного цено типа. Так, роль солёности анализировали на примере сообществ интерстициальных инфузорий, роль влажности – раковинных амёб; роль типа местообитания – гетеротрофных жгутиконосцев. Для учета роли пространственного масштаба исследования, пробы одинакового размера из однотипных биотопов были отобраны на разных расстояниях друг от друга. Были исследованы следующие масштабы: 1) микромасштаб – пробы из одного и того же макроскопически однородного биотопа (расстояние между пробами от 1 см до 2 м); 2) мезомасштаб – пробы в пределах одной и той же экосистемы (расстояние 10–100 м); 3) макромасштаб – пробы в разных экосистемах в пределах одного региона (расстояние 10–100 км); 4) мегамасштаб – пробы из разных регионов (расстояние 1000–10000 км). Для изучения динамических процессов в сообществе исследовали мелкомасштабную (суточную, недельную), сезонную и межгодовую (за 17-летний период) динамику. Кроме того, анализировали сукцессионные процессы в ходе заселения стерильных субстратов (колонизация) и разложения органических веществ (деградационная сукцессия).

### 2.2. Исходные данные, районы исследования и характеристика биотопов

**Инфузории.** Основу исходного материала составили оригинальные данные, полученные в ходе многолетних исследований бентосных инфузорий Белого моря (1991–2007 гг.). Материал в 1996–2000 гг. был собран автором, а данные по многолетней динамике были предоставлены И.В. Бурковским. В работе использован также материал, собранный автором совместно с А.И. Азовским в ходе экспедиций Института Океанологии им. П.П. Ширшова РАН на северокавказском побережье Черного моря (2000–2001 гг. – рейсы НИС «Акванавт»), в юго-восточной части Баренцева моря (2003 г. – 56-й рейс НИС «Профессор Штокман») и в Карском море (2007 г. – 54-й рейс НИС «Академик Мстислав Келдыш»). Общий объем материала составил около 700 проб.

**Гетеротрофные жгутиконосцы.** Основу исходного материала составили оригинальные данные, полученные в ходе исследований гетеротрофных жгутиконосцев в 2002–2006 гг. Материал был собран автором совместно с Д.В. Тихоненковым и Е.А. Ембулаевой. В видовой идентификации принимал участие А.П. Мыльников. Сообщества, формирующиеся в разнотипных пресных биотопах (пруды, реки, озе-

ра, сточные каналы; планктон, бентос, перифитон), а также вдоль градиента увлажнения (пресные воды–болота–почвы) были изучены в окрестностях пос. Борок Ярославской обл. в 2002–2006 гг. Выявление роли солёности, глубины и состава грунтов проводили на примере морских бентосных сообществ в Кандалакшском заливе Белого моря (2004 г.) и юго-восточной части Баренцева моря (2003 г.). Сезонную динамику и распределение жгутиконосцев в разных пространственных масштабах рассматривали на примере наиболее сложноорганизованного сообщества сфагнобионтных флагеллят в верховых болотах лесостепной (Пензенская обл.), южнотаежной (Ярославская обл.) и северотаежной (Карелия) природных зон. Общий объем материала составил около 800 проб.

**Раковинные амёбы.** Основу исходного материала составили оригинальные данные, полученные в ходе многолетних исследований раковинных амёб в разнотипных биотопах лесостепной зоны (Пензенская обл.) в 1995–2007 гг. при участии А.Н. Цыганова, О.А. Бубновой и Е.А. Ембулаевой. Сообщества, формирующиеся в разнотипных пресных биотопах (пруды, реки, озера, низовые болота, верховые болота) и в почве, были изучены в лесостепной зоне (Пензенская обл.) в 1995–2007 гг. Сезонную динамику и распределение в разных пространственных масштабах анализировали на примере наиболее сложноорганизованного сообщества сфагнобионтных раковинных амёб в верховых болотах лесостепной (Пензенская обл.), южнотаежной (Ярославская обл.) и северотаежной (Карелия) природных зон в 2003–2006 гг. Общий объем материала составил около 900 проб.

В разделе приводится подробная характеристика районов исследования (в Белом, Черном и Баренцевом морях, в лесостепи Пензенской обл., южной тайге Ярославской обл., северной тайге Карелии) и всех биотопов (морские, пресноводные, сфагновые болота, почвы).

### 2.3. Методы сбора и анализа данных

Сбор и обработку данных проводили по стандартным гидробиологическим и протозоологическим методикам. Для видовой идентификации использовали различные виды световой (фазовый и интерференционный контрасты) и электронной микроскопии, а также методы серебрения кинетома инфузорий.

Для интегральной характеристики сообщества использовали следующие показатели: численность (экз./см<sup>3</sup> для ценозов инфузорий и гетеротрофных жгутиконосцев и экз./г абсолютно сухого субстрата для ценозов раковинных амёб) и биомасса (мкг/см<sup>3</sup>) организмов, число видов, индекс видового разнообразия Шеннона (Shannon, Weaver, 1949), индекс выравненности распределения обилий видов Пielou (Pielou, 1966). Для описания связи между видовым богатством и объемом выборки строили кривую зависимости между количеством взятых проб и числом обнаруженных видов (Gaston, Blackburn, 2000). Для оценки степени крутизны такой кумулятивной кривой ее аппроксимировали степенной функцией, в которой степенной коэффициент отражает уровень дифференцирующего разнообразия сообщества. Для оценки достоверности различий в видовом богатстве, численности и биомассе между объектами использовали критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони к уровням значимости для множественных сравнений (Гланц, 1998).

Для оценки степени пространственной гетерогенности сообщества рассчитывали средний индекс сходства Пианки между всеми парами локальных вариантов сообществ (Pianka, 1974). Для выявления уровня связности видов рассчитывали средний индекс сходства Пианки между всеми парами видов по их пространствен-

ному распределению. Степень агрегированности пространственного распределения организмов оценивали при помощи индекса Кэси (Cassie, 1959).

Для характеристики размерной структуры сообщества использовали метод сопоставления численности и биомассы (Warwick et al., 1987), рассчитывали ABC-индекс (Meire, Dereu, 1990) и строили размерные спектры (Sheldon et al., 1972).

Для характеристики динамических процессов использовали специальные показатели (общая гетерогенность, градиентность, дискретность) характеризующие структуру упорядоченных вдоль градиента времени матриц индексов сходства (Pielou, 1983; Азовский, 1995). Стабильность структуры оценивали индексом Шимкевича–Симпсона (Ковальчук, 1991).

Для классификации локальных вариантов сообществ, формирующихся в различных микробиотопах, по видовому составу или видовой структуре (R-анализ) проводили кластерный анализ методом полного присоединения на основе индексов сходства Чекановского (Песенко, 1982), Мориситы (Krebs, 1989), Хаккера–Дайса (Песенко, 1982), Раупа-Крика (Raup, Crick, 1979). Для выявления общих тенденций распределения видов (Q-анализ) проводили их ординацию методом главных компонент (principal component analysis), или при помощи анализа соответствия (detrended correspondence analysis). В ряде случаев это позволило связать различия в структуре сообщества с видовыми комплексами и факторами среды путем расчета коэффициентов ранговой корреляции Спирмена между факторными нагрузками и абиотическими параметрами среды (Джонгман и др., 1999).

Все расчеты производили при помощи пакетов программ MS Excel (Microsoft Excel, 2002), STATISTICA 5.5 (StatSoft, Inc., 1999), ECOS 1.3 (Азовский, 1995), PAST (Hammer et al., 2001), PRIMER 5.5.2. (Primer, 2001).

## **ГЛАВА 3. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА МОРСКИХ ПСАММОФИЛЬНЫХ ИНFUЗОРИЙ**

### **3.1. Таксономический состав**

#### **сообщества псаммофильных инфузорий**

##### **3.1.1. Таксономический состав и морфологические адаптации**

В морских интерстициальных биотопах обитает свыше 1000 видов инфузорий, большинство из которых специфично именно для таких местообитаний (Бурковский, 1984; Patterson et al., 1989; Carey, 1991). В разделе приводится анализ соотношения таксонов и жизненных форм в сообществе морских псаммофильных инфузорий. Предлагается оригинальная система жизненных форм интерстициальных цилиат, учитывающая морфоэкологические особенности видов.

##### **3.1.2. Видовой состав бентосных инфузорий Белого, Баренцева, Черного и Карского морей**

За период многолетних исследований сообщества псаммофильных инфузорий в губе Чернореченской Белого моря было обнаружено 143 вида (Бурковский и др., 2003). Всего же общий список видов бентосных инфузорий Белого моря, составленный главным образом по результатам работ, проводимых в Кандалакшском заливе, включает 272 вида (Mazei, Burkovsky, 2005). В ходе наших исследований инфузорий из донных осадков юго-восточной части Баренцева моря было обнаружено 167 видов (Азовский, Мазей, 2007, 2007а). Всего же фауна Баренцева моря с учетом предыдущих публикаций по Восточному Мурману и побережью Новой Земли насчитывает 242 вида. В процессе исследования бентосных инфузорий Кар-

ского моря нами было обнаружено 114 форм цилиат, а общий список, включающий немногочисленные более ранние данные составил 125 видов. При исследовании населения инфузорий северокавказского побережья Черного моря нами было обнаружено 168 форм (Азовский, Мазей, 2003). Общий список видов бентосных инфузорий Черного моря, составленный нами на основе собственных и литературных данных, включает 414 видов (Azovsky, Mazei, 2003). В разделе приводится общий список инфузорий (всего 588 видов), известных для Белого, Баренцева, Карского и Черного морей.

При сопоставлении фаунистических списков цилиофаун разных морей делается вывод о высокой общности населения бентосных инфузорий разных морей вне зависимости от их географической удаленности.

### **3.2. Пространственная структура и факторы формирования поливариантности сообщества**

#### **3.2.1. Солёность**

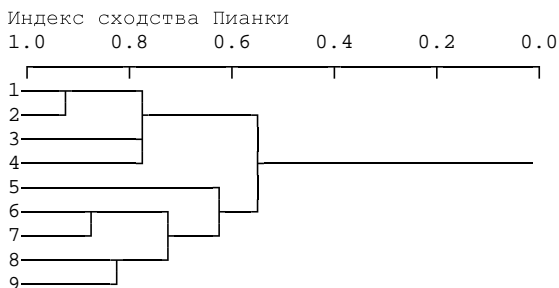
Роль солёности в структурировании протозооценозов мы рассматривали на примере сообществ псаммофильных инфузорий, формирующихся вдоль солёностного градиента в эстуарии р. Чёрной (Кандалакшский залив, Белое море) в период 1996–2000 гг. (Бурковский, Мазей, 2001а, 2001б, 2001в; Мазей и др., 2001, 2002; Мазей, Бурковский, 2002; Mazei, Burkovsky, 2003, 2005, 2006).

С уменьшением солёности заметно уменьшается сложность эстуарного сообщества инфузорий: снижаются показатели видового богатства, разнообразия и суммарная плотность организмов. Наиболее простые и изменчивые сообщества формируются в опресненной зоне эстуария, где наблюдаются значительные приливо-отливные колебания солёности и их критические средние значения (3–8 ‰), находящиеся на грани приспособительных возможностей как морских, так и пресноводных организмов (Хлебович, 1974).

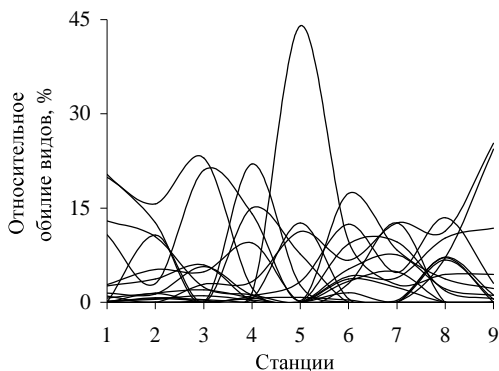
В мористой части сосредоточена основная часть пула эстуарного сообщества. По мере продвижения к устью реки сообщество трансформируется, что отражается на снижении доли наиболее стеногалинных морских видов и соответствующем увеличении доли морских эвригалинных и солоноватоводных (олигогалинных) видов. Собственно речных видов в эстуарии нами не обнаружено.

Можно выделить 3 основные группы инфузорий в эстуарии: 1) виды морского генезиса, развивающиеся при средней солёности выше 13 ‰, но способные выдерживать непродолжительное опреснение до 3–5 ‰; 2) морские виды, развивающиеся при средней солёности выше 10 ‰, но выдерживающие кратковременное понижение ее до 0–2 ‰; 3) солоноватоводные виды, развивающиеся в диапазоне средней солёности 4–10 ‰, но выдерживающие как продолжительное ее снижение до 0 ‰, так и повышение до 15 ‰ (некоторые до 18–20 ‰).

Сообщество инфузорий, формирующееся в эстуарии в условиях ярко выраженного солевого градиента, объединяет в себе элементы дискретности и континуальности. С одной стороны, при классификации локальных сообществ (рис. 1), можно выделить два варианта цилиоценозов, граница между которыми проходит в средней зоне эстуария при солёности 7–9 ‰. С другой стороны, при сопоставлении кривых распределения популяций доминирующих видов вдоль градиента солёности (рис. 2), получается типичная картина, характеризующая размещение по типу континуума. Кривые распределения каждого вида имеют колоколообразную форму, причем, пики относительного обилия приходятся на разные точки вдоль гради-



**Рис. 1.** Результаты последовательного кластерного анализа локальных сообществ псаммофильных инфузорий в эстуарии Белого моря. 1–9 – номера станций, расположенных вдоль градиента солёности (1 – наиболее мористая, 9 – самая опресненная).



**Рис. 2.** Распределение популяций доминирующих видов псаммофильных инфузорий вдоль градиента солёности в эстуарии Белого моря. На оси ординат – средние относительные обилия видов (в % от общей биомассы) за сезон на станциях. 1–9 – номера станций (см. рис. 1).

ента при весьма значительном перекрытии амплитуд. Таким образом, сообщество бентосных инфузорий в эстуарии можно рассматривать как единое, континуальное, двухполюсное (с морским и солоноватоводным пулом видов) образование. Условная и нечеткая граница между двумя полюсами проходит при средней солёности 7–9 ‰.

Проведенные нами эксперименты по трансплантации морского сообщества инфузорий в опресненную зону свидетельствуют о достаточно высокой устойчивости видовой структуры морского псаммофильного сообщества как целого к комплексу факторов, специфических для опресненной части эстуария. Она обусловлена, в первую очередь, способностью морских эвригаллиных видов длительное время переносить низкую, включая критическую (3–8 ‰), и даже нулевую солёность. Эта способность проявляется в диапазоне толерантности как изолированная реакция каждого вида на конкретный фактор среды, что приводит к значительной вариабельности видовой структуры трансплантатов. Таким образом, поливариантность псаммофильного сообщества в эстуарии связана с относительно свободным включением и исключением из него слабо связанных между собой видов. В сильно

флуктуирующей среде роль синергизма второстепенна и проявляется в существовании групп из нескольких видов, сходным образом реагирующих на комплекс факторов среды.

### 3.2.2. Глубина и состав грунтов

Рассматривать роль глубины невозможно без учета особенностей грунтов, на которых формируются сообщества. С глубиной обычно происходит заиление донных осадков, однако в различных акваториях эти процессы выражены в неодинаковой степени. Исследования проводили в юго-восточной части Баренцева моря в 2003 г., (где исследовали цилиоценозы литоральной зоны на 4 участках побережья (о. Матвеев, о. Долгий, Большеземельская тундра) и сублиторальные сообщества на шельфе), а также сублиторальные ценозы северо-восточной части Черного моря в 2000–2001 гг. (Азовский, Мазей, 2003; Azovsky, Mazei, 2003, 2005; Азовский, Мазей, 2007а, 2007б).

В сублиторали Баренцева моря основу цилиоценозов составляют широко распространенные инфузории, среди которых – как типично интерстициальные формы, так и неспецифические эвритопные инфузории. Плотность инфузорий здесь невелика (в среднем 23 экз./см<sup>3</sup>), а видовое богатство (в среднем 32 вида в пробе) достаточно высоко. Преобладают крупноразмерные формы, однако увеличение биомассы происходит за счет мелких видов. Основу литоральной цилиофауны составляют неспецифические эвритопные формы, способные развиваться в нестабильных биотопах, подверженных воздействию ряда неблагоприятных факторов среды (нестабильность осадков, волновое перемешивание, резкие перепады температур, влажности и солёности). В этих условиях формируется более «пестрая» картина полиморфности ценозов, чем в сублиторали. Здесь могут формироваться сообщества, сильно различающиеся как по размерной структуре, так и по комплексам структурообразующих видов. На закрытых участках литорали инфузории образуют довольно плотные скопления, достигая суммарной численности 300–650 экз./см<sup>2</sup> и разнообразия 18–29 видов на пробу; на открытой сильноприбойной литорали разнообразие и плотность инфузорий заметно ниже (в среднем 10 видов на пробу и 20 экз./см<sup>2</sup>).

Связь между характеристиками сообществ и характеристиками грунта анализировали методом множественной пошаговой регрессии. Анализ показал, что показатели биомассы, численности и видового богатства достоверно отрицательно связаны со степенью заиленности грунта (содержание мельчайшей алевропелитовой фракции), а два последних показателя – еще и со степенью сортированности грунта. Таким образом, наиболее богатая в качественном и количественном отношении цилиофауна развивается на слабозаиленных, хорошо сортированных песках (модальный размер частиц 0.1–0.5 мм), без высокого содержания алевропелита и крупных частиц. Влияние глубины определяется особенностями грунтов, которые формируются в локальных биотопах.

Таким образом, структура локальных сообществ бентосных инфузорий зависит главным образом от характеристик донных осадков (зернистость, содержание иловой фракции), которые находятся под влиянием гидродинамического режима. Выделяются варианты, различающихся видовым богатством и видовым составом: 1) ценозы, формирующиеся на слабо заиленных мелкозернистых песках, с преобладанием крупных специфических интерстициальных инфузорий – богаты качественно и количественно, 2) сообщества, развивающиеся на сильно заиленных грун-

тах, представлены в основном неспецифическими эвритопными формами – характеризуются более низкими значениями обилия и видового богатства. Эти варианты представляют собой различные состояния одного сообщества, формирующиеся в местообитаниях разного типа.

### **3.2.3. Ось «гравитация – свет» и вертикальная структура**

Изучение вертикальной структуры сообщества инфузорий мы проводили в эстуарии р. Чёрной Белого моря в 2000 г. (Mazei, Burkovsky, 2003). Глубина проникновения инфузорий в толщу грунта, выраженность и особенности вертикальной зональности сообщества зависели от свойств грунта и специфики местонахождения биотопа, способствующих формированию определенных окислительно-восстановительных режимов. Главные из этих свойств те, которые способны регулировать процессы илонакопления (приводящие к развитию восстановительных условий), развитие микрофитобентоса и диффузию кислорода (что приводит к формированию окислительной зоны).

Во-первых, это зернистость песка. С уменьшением зернистости снижается общий объем капиллярных пространств, и усиливаются процессы накопления детрита. Это способствует, во-первых, меньшему проникновению фотосинтетиков и диффузии кислорода вглубь, а, во-вторых, к значительному потреблению кислорода на окисление мертвого органического вещества. В результате, с уменьшением зернистости песка уменьшается глубина проникновения инфузорий в толщу грунта, и отчетливее становится вертикальная зональность сообщества.

Во-вторых, – солёность. С понижением солёности в эстуариях интенсифицируются процессы осадконакопления, что значительно увеличивает заиленность грунтов и способствует развитию сероводородных условий у самой поверхности грунта. В результате, с уменьшением солёности уменьшается глубина проникновения инфузорий в толщу грунта, и отчетливее становится вертикальная зональность.

В-третьих, – глубина биотопа в сублиторали. С увеличением глубины происходит более интенсивное заиление, а также уменьшается развитие микрофитобентоса. В результате, на средних глубинах (5–10 м) зона максимального развития специфической интерстициальной фауны располагается не у поверхности грунта, как на литорали, а в слое 8–9 см. На больших глубинах (20–25 м) значительная концентрация алевропелита не способствует развитию специфического интерстициального сообщества вовсе.

## **3.3. Динамические процессы и время как фактор формирования сообщества**

Исследования динамики сообщества псаммофильных инфузорий мы проводили в губе Чернореченской Белого моря. Основное внимание было уделено характеристике сезонной сукцессии (Мазей, Бурковский, 2002), первичной сукцессии (Бурковский, Мазей, 2001) и многолетним изменениям (Burkovsky, Mazei, 2007) в сообществе (за период 1991–2007 гг.).

### **3.3.1. Сезонная (циклическая) сукцессия**

В течение года в локальном сообществе при сохранении качественного состава организмов происходят значительные структурные изменения, имеющие циклический характер (Бурковский и др., 2003). Цикл структурной трансформации сообщества инфузорий включает два основных периода. Первый начинается с наступления гидрологической весны (начало – середина мая) и завершается в конце гидрологического лета (август – начало сентября). Второй реализуется осенью и зимой.

Ранней весной (начало мая) со сходом льда, резким проникновением света на дно и повышением температуры сообщество инфузорий скачкообразно преобразуется из зимнего состояния с крайне низкой численностью и видовым богатством в ранневесеннее. Этот период с преобладанием мелких эврибионтных видов характеризуется максимальными скоростями изменения структуры сообщества, составляющими в среднем 12 % в сутки, что в 6–30 раз выше, чем в предыдущий и следующий периоды трансформирования сообщества. На следующем этапе (конец мая – середина июня) структура сообщества существенно усложняется за счет более равномерной представленности инфузорий разных размеров и пищевых предпочтений; увеличиваются видовое разнообразие, общая численность и биомасса инфузорий. С середины июня по начало сентября в сообществе преобладают главным образом специфические интерстициальные виды. В целом, под влиянием комплекса популяционных (размножение), ценотических (отношения пища–потребитель, конкуренция) и абиотических (интенсивность света, температура, солёность) факторов видовая структура сообщества усложняется и стабилизируется: растут видовое разнообразие и корреляции между видами, снижаются вариабельность плотности видов и структуры локальных сообществ. Таким образом, в процессе усложнения сообщество приходит к наиболее «зрелому» состоянию, характеризующемуся самыми высокими за все время значениями интегральных структурных показателей, наличием устойчивого комплекса массовых трофически комплементарных видов с выраженным лидером и существенным расширением спектра использованных ресурсов. С наступлением гидрологической осени (сентябрь) наблюдается резкое упрощение видовой структуры сообщества, завершающееся в конце гидрологической зимы (конец апреля) предельно регрессивным состоянием.

Существенным фактором, определяющим особенности протекания сезонной сукцессии, является степень вариабельности факторов среды. Так, в опресненной зоне эстуария, где значения солёности в течение практически всего сезона находятся на критическом для развития организмов уровне (3–8 ‰) и при наибольшей вариабельности среды обитания, структура сообщества определяется, в первую очередь, стохастически меняющимися факторами среды. В мористой части, где высокие значения солёности (превышающие критический уровень) наблюдаются в течение всего лета и при меньшей вариабельности среды, доминирующая роль в определении структуры сообщества принадлежит внутриценотическим механизмам.

### **3.3.2. Первичная сукцессия (колонизация)**

Протекание первичной сукцессии разных локальных сообществ, развивающихся из единого пула видов, но в разных условиях среды мы изучали в ходе полевых исследований колонизации безжизненного песка инфузориями в эстуарии р. Чёрной Белого моря в 1996 и 1998 гг. (Бурковский, Мазей, 2001) при разном уровне солёности и вариабельности факторов среды.

Развитие экспериментальных сообществ протекало одновременно под влиянием двух групп факторов. Одни действовали в масштабе всей экосистемы (увеличение температуры, солёности, содержания органического вещества и алевропелита от весны к осени) и обуславливали направленный ход сукцессии, другие (солёность, включая ее критические уровни, интенсивность флуктуаций параметров среды) – в локальном масштабе и определяли сближение структуры экспериментальных сообществ с соответствующим фоновым.

Во всех экспериментах начальные состояния колонизируемых сообществ больше отличались от соответствующих состояний в природе, чем конечные. При этом в разных частях эстуария отмечались различные скорости формирования и сами возможности достижения колонизируемыми сообществами состояния природного фона, зависящими от конкретных условий среды. В целом, начальные состояния колонизации в разных экспериментах различались существенно, чем финальные. Это свидетельствует о том, что на начальных стадиях первичной сукцессии особенно велика роль случайных факторов (вариабельность среды, случайность заселения), а на заключительных – стабилизирующее влияние природного сообщества, находящегося на завершающих этапах сезонной сукцессии. Факт, что финал для всех экспериментальных сообществ оказался достаточно сходным, говорит о строгой направленности сезонной сукцессии эстуарного сообщества. Отличия в видовом составе сообществ в мористой и опресненной зонах эстуария объясняются соответствующими различиями условий среды в разных частях эстуария (прежде всего, солёности и содержания иловой фракции в грунте).

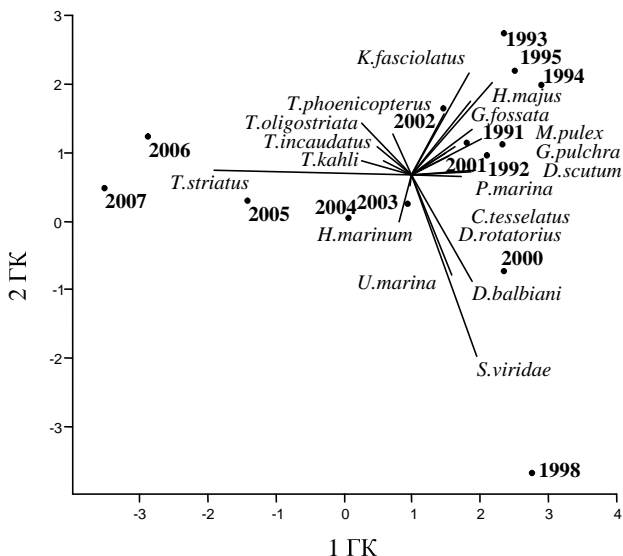
Интенсивность структурных перестроек сообществ, формирующихся в мористой части эстуария практически не зависела от времени, но в сильно опресненной зоне наблюдалась ее отрицательная связь со временем, указывающая на соответствующее ослабление интенсивности перестроек в ходе колонизации, т.е. на достижение предела композиционной стабильности. Иными словами, трёх месяцев первичной сукцессии оказалось достаточно для формирования более простых ценозов в опресненной части эстуария, но недостаточно для образования более сложных сообществ в мористой зоне акватории.

Таким образом, изменения в экспериментальных сообществах, различающихся пространственным положением в эстуарии, но формирующихся из единого пула морских и солоноватоводных видов, протекало под влиянием направленной сезонной сукцессии, и действием локальных факторов. Первая обуславливала финальное сходство этих сообществ между собой и с соответствующим природным фоном, вторые – значительные различия в величине интегральных ценотических показателей, в скорости прохождения отдельных этапов и времени достижения финального состояния.

### 3.3.3. Многолетняя динамика

Многолетние изменения современных сообществ простейших крайне редко являлись предметом специального исследования (Jax, 1992). Вместе с тем, выявление закономерностей изменений сообщества за период в десятки лет позволяет проанализировать время существования сообщества, эквивалентное смене нескольких тысяч поколений. За это время в сообществах реализуется десятки циклов сезонных сукцессий. Мы изучали многолетнюю динамику сообщества морских псаммофильных инфузорий на средней литорали губы Грязной Белого моря в период с 1991 по 2007 гг. Каков предел разнообразия возможных структурных вариантов сообщества, образующегося из одного пула видов на одном локальном участке морской литорали размером 50x50 см<sup>2</sup>? Какую роль играют крупномасштабные временные изменения среды обитания в формировании сообществ инфузорий?

Комплекс доминантов (более 10% численности) в сообществе образован 6 видами. Наиболее стабильным структурообразующим компонентом сообщества являются два из них – *Remanella margaritifera* и *Trachelocerca incaudata*. В результате ординации сообществ оказалось (рис. 3), что более 50 % всей дисперсии видовой



**Рис. 3.** Результаты ординации разногодичных вариантов сообщества инфузорий в губе Грязной Белого моря методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 37.3 % различий сообществ по видовой структуре), 2 ГК – вторая главная компонента (20.2 %).

структуры отражают направленные изменения представленности видов в сообществе. Так, в период с 1991 по 2002 гг. обилие видов *Histiobalantium majus*, *Pleuconema marina*, *Coleps tesselatus*, *Gastrostyla pulchra*, *Discocephalus rotatorius*, *Pleuconema coronata*, *Mesodinium pulex*, *Kentrophoros fasciolatus*, *Geleia fossata*, *Paradiophrys histrix* выше, по сравнению с 2004–2007 гг. В то же время представленность всех трахелоцерцид (*Tracheloraphis striatus*, *T. kahli*, *T. phoenicopterus*, *Trachelocerca incaudata*, *T. oligostriata*) возрастает в 2004–2007 гг., а относительное обилие видов *Histiobalantium marinum* и *Uronema marina* выше в период 1998–2005 гг. по сравнению с предыдущим. Таким образом, можно говорить о существовании трех состояний сообщества. Первое, сформированное в 1991–1995 гг. (с характерными видами *H. majus*, *P. marina*, *C. tesselatus*, *G. pulchra*, *D. rotatorius*, *P. coronata*, *M. pulex*, *K. fasciolatus*, *G. fossata*, *P. histrix*), второе, существовавшее в период 1998–2004 гг. (с характерными видами *D. balbiani*, *S. viridae*, а также с видами первого состояния *K. fasciolatus*, *G. fossata*, *P. histrix* и с видами третьего состояния *H. marinum*, *U. marina*) и третье состояние в 2005–2007 гг. (с преобладанием *T. striatus*, *T. kahli*, *T. incaudata*, *T. oligostriata*, *T. phoenicopterus*, *H. marinum*, *U. marina*). Все эти перестановки в составе структурообразующих видов происходят на фоне в целом весьма стабильного положения одного из доминантов – *R. margaritifera*.

Таким образом, многолетние изменения видовой структуры сообщества проявляются в двух аспектах. Во-первых, это межгодовые флуктуации, проявляющиеся в перекомбинации доминирующих видов (*R. margaritifera* и *T. incaudatus*). Во-вторых, направленные изменения в комплексе массовых видов (уменьшение обилия *C. tesselatus* и увеличение *T. striatus*). Все эти модификации осуществляются на

фоне достаточно стабильного общего набора (пула) видов, из которого и формируются локальные варианты сообщества.

Все перестройки сообщества, происходят в пределах сложившейся нишевой структуры, что отражается на стабильности индексов видового разнообразия и выравнивании распределения обилий видов. Все отмеченные направленные изменения, по всей видимости, связаны с направленными изменениями экосистемы изучаемой песчаной литорали, выражающимися в интенсивных процессах заиления и уменьшении площади типичных песчаных участков. Это, в свою очередь, приводит к «выпадению» из сообщества неспецифических видов и массовому развитию специфических интерстициальных форм, предпочитающих полисапробные условия, выдерживающих пониженные значения окислительно-восстановительного потенциала (вызванного заилением) и повышенное содержание (до определённого уровня) алевропелитовой фракции в грунте.

## **ГЛАВА 4. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ**

### **4.1. Таксономический состав**

#### **сообщества гетеротрофных жгутиконосцев**

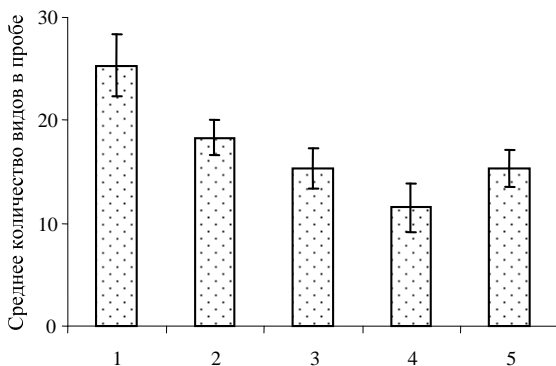
В исследованных биотопах обнаружено 273 вида и формы гетеротрофных флагеллят из всех крупных группировок эукариот: Amoebozoa, Opisthokonta, Rhizaria, Archaeplastida, Chromalveolata, Excavata, *Incertae sedis* Eukaryota. Наибольшим видовым богатством характеризуются эвглениды, хоанофлагелляты, кинетопластиды, церкомонады, бикозоециды, хризомонады, а также жгутиконосцы неопределённого систематического положения. В разделе приводится общий список обнаруженных нами видов гетеротрофных жгутиконосцев.

Около половины от общего количества обнаруженных видов найдено в морских биотопах, однако, только 56 из них не были отмечены нами в пресных водах, что указывает на высокую степень эвригалинности изучаемой группы организмов. Среди пресноводных ценозов наибольшим видовым разнообразием характеризуются сообщества сфагнобионтов, наиболее бедными являются планктонные сообщества.

### **4.2. Пространственная структура и факторы формирования поливариантности сообщества**

#### **4.2.1. Солёность**

Роль солёности в формировании структуры сообщества гетеротрофных жгутиконосцев изучали на примере бентосных ценозов эстуария р. Чёрной Белого моря (Тихоненков, Мазей, 2006; Tikhonenkov et al., 2006). Видовое богатство сообщества изменялось в соответствии с уровнем солёности (рис. 4). В эстуарии наиболее богатыми видами являются ценозы из мористой части; наименьшее количество видов характерно для солоноватоводной зоны, где также отмечается минимальная сопряженность в распределении видов. Такое распределение интегральных ценологических величин хорошо согласуется с концепцией «парадокса солоноватых вод» (Remane, 1934; Хлебович, 1974), однако выраженность снижения параметров в ценозах зоофлагеллят оказалась несколько ниже таковой у других групп организмов (Мордухай-Болтовской, 1960). Это является следствием большого количества эвригалинных видов среди обнаруженных флагеллят, таких как *Amastigomonas cauda*



**Рис. 4.** Изменение видового богатства в сообществе бентосных гетеротрофных жгутиконосцев в эстуарии Белого моря. 1–5 номера станций (1 – наиболее мористая, 5 – опресненная). Планки погрешностей – ошибка средней.

*ta*, *Bodo designis*, *B. saltans*, *Cafeteria roenbergensis*, *Goniomonas pacifica*, *Percolomonas cosmopolitus*, *Ploeotia corrugata*, *Rhynchomonas nasuta*.

Основываясь на данных о распределении видов в эстуарии, гетеротрофных жгутиконосцев можно разделить на следующие группы: 1) преимущественно морские виды, тяготеющие к мористой части эстуария и выдерживающие понижение солёности до 10 ‰ – *Bordnamonas tropicana*, *Discoselis saleuta*, *Multicilia marina*; 2) эвригалинные виды, встречающиеся при солёности от 0 до 24 ‰, но предпочитающие биотопы с повышенной солёностью – *Ancyromonas sigmoides*, *Cafeteria roenbergensis*, *Metopion fluens*, *Paraphysomonas vestita*, *Petalomonas pusilla*, *Phyllomitus granulatus*; 3) эвригалинные виды, предпочитающие биотопы с пониженной солёностью – *Bodo designis*, *B. saliens*, *B. saltans*, *Paraphysomonas* sp., *Rhynchomonas nasuta*. Большая часть из обнаруженных нами эвригалинных видов являются обычными обитателями пресных континентальных вод (Мазей и др., 2005).

Формирующиеся в эстуарии локальные ценозы зоофлагеллят отличаются по видовой структуре. При этом сообщества, развивающиеся при солёности ниже 10 ‰ (их можно обозначить как ценозы галофобных видов), группируются в три варианта, значительно отличающихся как друг от друга, так и от ценозов, формирующихся при более высокой солёности. Сообщества галофильных видов (формирующиеся при солёности более 10 ‰) также разделяются на несколько вариантов, причем сходство между ними значительно выше, чем между ценозами галофобных видов. Кроме того, в пределах обоих вариантов сообществ, сходными по видовому составу оказываются ценозы, формирующиеся при значительно различающейся солёности (например, в одну группу входят ценозы, развивающиеся при солёности от 0 до 9 ‰, а в другую – от 11 до 24 ‰). Таким образом, основной «перелом» в видовой структуре сообщества бентосных гетеротрофных жгутиконосцев в эстуарии происходит при солёности 9–10 ‰.

В целом, сообщество гетеротрофных жгутиконосцев эстуария можно разделить на два варианта: 1) ценоз галофильных видов, представленный преимущественно морскими формами и эвригалинными видами, предпочитающими биотопы с повышенной солёностью, и 2) ценоз галофобных видов с преобладанием эврига-

линных форм, тяготеющих к пресным биотопам. Условная и нечеткая граница между вариантами проходит в средней зоне эстуария при солёности 9–10 ‰. Эстуарное сообщество представляется как единое континуальное образование, что обусловлено наличием в его составе значительного количества эвригалинных видов.

#### **4.2.2. Глубина**

Для оценки роли глубины в формировании полиморфизма сообщества гетеротрофных жгутиконосцев проводили сопоставление структуры донных ценозов литорали и сублиторали юго-восточной части Баренцева моря в 2003 г. (Мазей, Тихоненков, 2006). Фауна жгутиконосцев на литорали более специфична, чем сублиторальная при схожих показателях видового богатства. Так, на литорали было найдено 62,7 % от общего числа морских видов зоофлагеллят. Из числа встреченных на литорали видов жгутиконосцев почти половина (43 %) найдена только на литорали. Сообщество зоофлагеллят можно разделить на два варианта: а) литоральное, характеризующееся выраженным специфическим составом доминантов и высокой степенью сходства между локальными вариантами; б) сублиторальное – более гетерогенное и без характерного видового комплекса.

#### **4.2.3. Тип биотопа**

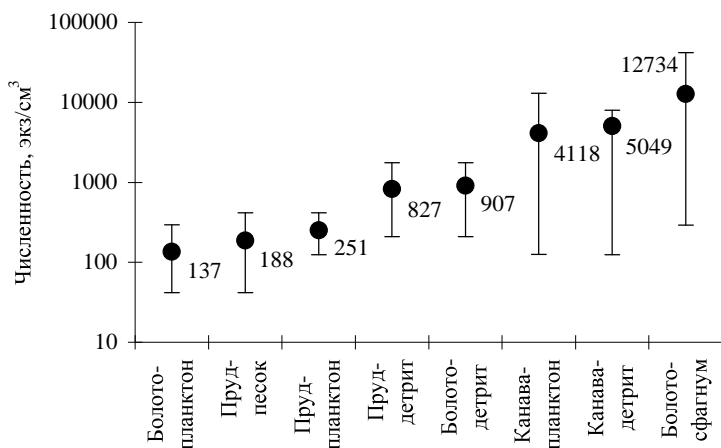
Изучение типа биотопа как комплексного фактора формирования сообщества гетеротрофных жгутиконосцев проводили в 2002–2003 г. на примере пресноводных экосистем заполярья (острова Матвеев и Долгий Баренцева моря) и умеренных широт (окрестности пос. Борок Ярославской обл.).

В ходе изучения зоофлагеллят заполярья (Tikhonenkov, Mazei, 2006) было установлено, что локальное видовое богатство ценозов из моховых биотопов находится на значительно более высоком уровне, чем в среднем для региона, а локальное разнообразие комплексов жгутиконосцев из озерных биотопов, напротив, имеет значительно более низкий уровень.

В умеренных широтах мы изучили 3 различных типа пресноводных местообитаний окрестностей пос. Борок (Мазей и др., 2005), а в каждом из них исследовали по несколько микробиотопов. В пруду – донный песчаный, донный детритный и толща воды; в заболоченном водоёме с кислой реакцией среды, зарастающем сфагновой сплавиной – толща воды, сфагновая сплавина и донный детритный; в канаве, заполненной водой, вытекающей из отстойников очистных сооружений – донный детритный и толща воды.

Обилие жгутиконосцев в разных водоёмах колеблется от 40 до 41700 экз./см<sup>3</sup> (рис. 5). Можно выделить три уровня развития сообщества (различия между ними достоверны на уровне  $P < 0.05$ ; критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони): 1) с численностью организмов до 400 экз./см<sup>3</sup> (в среднем 200 экз./см<sup>3</sup>) и низким видовым богатством (5–9 видов) в планктонных сообществах пруда и болота и псаммофильном прудовом ценозе; 2) с численностью до 1800 экз./см<sup>3</sup> (в среднем 800 экз./см<sup>3</sup>) и средними показателями видового богатства (13–16 видов) в сообществе детритобионтов пруда и болота; 3) с численностью до 41700 экз./см<sup>3</sup> (в среднем 7000 экз./см<sup>3</sup>) и наибольшим видовым богатством (21–24 вида) в планктонном и бентосном сообществе канавы и сфагнуме болота.

Основу сообщества в каждом биотопе составляет донное детритное или фитфильное население. Остальные варианты ценозов (планктон, псаммон) – производные от него, так как, во-первых, характеризуются заметно меньшим видовым богатством, а, во-вторых, образованы видами, встречающимися и в бентосе.



**Рис. 5.** Численность гетеротрофных жгутиконосцев в различных биотопах окрестностей пос. Борок. Планки погрешностей обозначают минимум и максимум показателя.

В сообществах, формирующихся под влиянием высокой кислотности (в заболоченном водоёме) или низкой концентрации растворенного кислорода (в канаве) преобладают мелкие формы (отрицательные значения *ABC*-индекса), что может являться признаком нарушения или весьма высокой структурной лабильности сообщества.

#### 4.2.4. Влажность

В 2004 г. изучали сообщества гетеротрофных жгутиконосцев, ассоциированных с эпигейными и эпифитными мхами *Sphagnum* sp. и *Polytrichum* sp. (Тихоненков и др., 2006). Пробы собирали в окружающем небольшой заболоченный водоём лесном массиве в окрестностях пос. Борок (Ярославская обл.). Станции располагались вдоль градиента увлажнения.

Максимальное видовое богатство (16–17 видов) формируется в сфагномах, произрастающих у комля деревьев при средней степени увлажнения. В сфагномах на стволах деревьев, а также в зеленых мхах при различной степени увлажнения количество видов ниже (7–13). В пределах изученных местообитаний формируется два типа локальных сообществ. Основа первого – жгутиконосцы из эпигейных сфагнумов (наиболее увлажненные биотопы из рассматриваемых), при этом ценозы из эпифитных сфагнумов и эпигейных зеленых мхов можно рассматривать как их упрощенные варианты. Второй тип представлен флаголлетатами из эпифитных зеленых мхов (наиболее сухие условия) с характерными формами *Amastigomonas caudata*, *Bodo minimus*, *Cyathobodo stipitatus*.

Фауна гетеротрофных жгутиконосцев наземных мхов имеет много общего с видовым составом сфагнобионтов расположенного рядом заболоченного водоёма и почвенных ценозов. При этом отмечается уменьшение видового разнообразия и упрощение структуры сообщества в ряду «мхи в пределах болота – эпигейные мхи – эпифитные мхи».

#### 4.2.5. Ось «гравитация – свет» и вертикальная структура

Исследование проводили в 2005 г. (Тихоненков, Мазей, 2008) в сфагновых биотопах Обуховского болота (Некоузский р-н, Ярославская обл.). Вертикальная

дифференциация сообщества сфагнобионтных гетеротрофных жгутиконосцев ярко выражена, однако она очень нестабильна во времени, причем одни и те же виды проявляют разные предпочтения. Также различной оказывается общая степень вертикальной гетерогенности сообщества.

Более половины всей дисперсии видовой структуры сообщества по вертикали связаны с отличиями самого глубоко горизонта (20 см от поверхности). В нем развивается комплекс специфических видов (*Procryptobia sorokini*, *Rhynchomonas nasuta*, *Salpingoeca urnula*, *Trepomonas* sp., *Bicosoeca socialis*, *Helkesimastix faecicola*, *Cercomonas* sp.), отсутствующих в верхних слоях сфагнумов. Около 25% общей дисперсии видового состава связано с отличиями поверхностных слоев (до 5 см от поверхности; характерные виды *Salpingoeca amphoridium*, *Protaspis simplex*, *Distigma proteus*, *Bicosoeca petiolata*) от средних (10–15 см от поверхности; характерные виды *Bodo saltans*, *B. designis*, *Lepocinlis ovum*). Причем резкой границы между слоями не наблюдается из-за большого количества форм, обитающих в разных слоях.

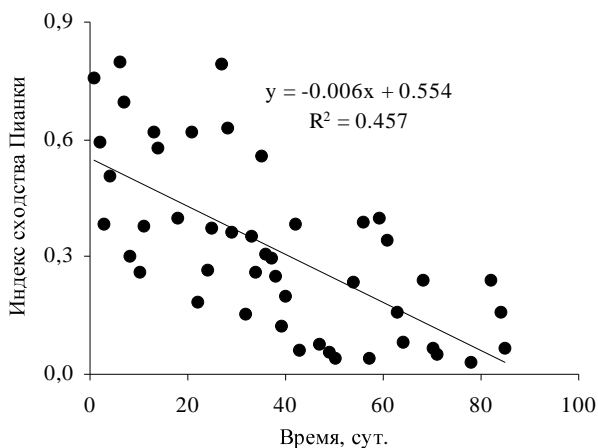
### 4.3. Динамические процессы и время как фактор формирования сообщества

#### 4.3.1. Сезонная сукцессия

Исследования проводили в период с 30 июня по 22 сентября 2005 г. (Тихоненков, Мазей, 2007) в сфагновых биотопах Обуховского болота (Некоузский р-н, Ярославская обл.). По результатам кластерного анализа можно выделить два варианта сообщества, сменяющих друг друга во времени. Первый (летний – июльский) вариант с доминирующими видами *Cryptomonas* sp., *Menoidium falcatum*, *Paraphysomonas* sp. Второй (осенний – августо-сентябрьский) с доминантами *Protaspis simplex*, *Heteromita minima*, *Goniomonas truncata*, *Bodo designis*. Летний вариант более простой, с меньшими показателями видового богатства (среднее количество видов 15.5), видового разнообразия (средний индекс Шеннона 1.7) и плотности организмов (в среднем 424 экз./см<sup>3</sup>). Осенний вариант сложнее: видовое богатство в среднем 28.4 вида, индекс Шеннона 2.5, плотность организмов 2743 экз./см<sup>3</sup>.

По мере возрастания промежутка времени между взятием проб падает сходство между ними (рис. 6; коэффициент корреляции Спирмена  $-0.71$  при  $P < 0.001$ ). Однако, эта зависимость весьма неоднозначная. Видно, что пробы, взятые, например, через 3–7 дней могут отличаться друг от друга так же сильно, как и взятые через два месяца. Или, напротив, пробы, взятые через месяц быть настолько же схожими, как и взятые в последующие дни. Все это указывает на существование значительных флуктуаций видовой структуры, происходящих на фоне генерализованных сезонных изменений. Время существования отдельных состояний сообщества (которые характеризуются определенным сочетанием доминантов) не превышает недели, а, зачастую, и нескольких дней.

Таким образом, полученные данные позволили выявить временную дифференциацию сообщества двух уровней. Во-первых, это генерализованные сезонные изменения, разделяющее сообщество на сезонные варианты, время существования которых измеряется месяцами. Во-вторых, мелкомасштабные флуктуации, проявляющиеся в достаточно частой (раз в несколько дней) смене комплекса доминирующих форм, образующих локальные состояния сезонного варианта сообщества, время существования которых, как правило, не больше недели.



**Рис. 6.** Изменение индекса сходства между сообществами гетеротрофных жгутиконосцев Обуховского болота по мере увеличения промежутка времени между ними.

#### 4.3.2. Деградационная сукцессия

Для изучения закономерностей протекания деградационной сукцессии в сообществе гетеротрофных жгутиконосцев проведены специальные эксперименты. Пробы детрита с водой из небольшого заболоченного водоёма помещали в чашки Петри. В каждую чашку добавляли суспензию бактерий *Pseudomonas fluorescens* (содержащей приблизительно 150 млн. клеток бактерий).

Видовое богатство, плотность организмов и видовое разнообразие в начале сукцессии повышаются, достигая максимума на 4-й день. Далее значения интегральных характеристик сообщества начинают снижаться до нулевых значений к концу сукцессии. По ходу сукцессии изменяется трофическая структура сообщества. До 8 дня эксперимента в сообществе присутствуют все трофические группы: хищники, бактерио-детритофаги седиментаторы, бактерио-детритофаги собиратели, всеядные виды. В конце (23 день) остаются бактерио-детритофаги собиратели.

При классификации сериальных стадий сукцессии выделяются три этапа с отличающейся видовой структурой. Первый этап характеризуется максимальным видовым богатством и высокой лабильностью, последний – наименьшей изменчивостью и низким разнообразием.

Таким образом, деградационная сукцессия в сообществе зоофлагеллят проявляется в закономерном смене видового состава и завершается полным исчерпанием пищевых ресурсов.

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЁБ

### 5.1. Таксономический состав сообщества раковинных амёб

В ходе наших исследований было обнаружено 228 видов и форм раковинных амёб, относящихся к 32 родам из 16 семейств. Наиболее массовые рода – *Diffflugia* (66 видов), *Arcella* (31), *Centropyxis* (23), *Nebela* (19), *Euglypha* (17). В совокупности представители этих родов составляют 73.2 % от общего числа обнаруженных видов.

Таксономический состав в значительной степени связан со средой обитания. Высокое разнообразие представителей родов *Diffflugia*, *Arcella*, *Centropyxis* отмечается в гидроморфных средах – донных отложениях водоёмов и переходных стадиях зарастания болот. Преимущественно в органогенных почвах (в том числе и в верховых болотах) встречаются виды из родов *Nebela*, *Archerella*, *Sphenoderia*, *Placocista*, *Hyalosphenia*. Основная часть видов из родов *Plagiopyxis*, *Cyclopyxis*, *Trinema* были встречены только в органо-минеральных почвах. Вместе с тем, значительную долю составили виды-эврибионты (*Arcella intermedia*, *A. rotundata*, *Centropyxis aerophila*, *C. cassis*, *C. constricta*, *C. platystoma*, *Cyclopyxis arcelloides*, *C. eurystoma*, *C. kahli*, *Phryganella acropodia*) с широкой экологической валентностью.

## **5.2. Пространственная структура и факторы формирования поливариантности сообщества**

### **5.2.1. Влажность**

Роль влажности в формировании поливариантности сообщества раковинных амёб изучали на примере ценозов, развивающихся в сфагновых биотопах.

#### **Изменение структуры сообщества вдоль микроградиента увлажнения**

Исследование проводили в июне–июле 2006 г. (Bubnova, Mazei, 2007) в разнотипных заболоченных экосистемах (верховые болота, заболоченные леса, выработанные торфяники). В каждой из них выбирался типичный участок (например, склон кочки или пологий берег) с выраженным градиентом увлажнения длиной 1–2 м. Изучение микропространственной горизонтальной структуры сообщества раковинных амёб проводили в серии из 10–12 станций, расположенных вдоль этих микроградиентов.

Метод анализа упорядоченных матриц сходства (Pielou, 1983) свидетельствует о наличии достоверного градиента видовой структуры во всех исследованных биотопах. В целом сообщества, формирующиеся на градиенте увлажненности, оказались бета-доминантными. Это означает, что общее видовое богатство градиентной серии складывается за счет различия между локальными сообществами. Особенно ярко эта закономерность выражена в верхнем горизонте сфагнумов.

Общей тенденцией является увеличение численности при переходе от сухих условий к влажным. Наиболее четко это выражено в верховых болотах. В заболоченном лесу и выработанном торфянике возрастание обилия отмечается только в верхнем горизонте сфагнумов. Видовое богатство также увеличивается в более влажных условиях. Эта тенденция прослеживается в верхних горизонтах всех изученных биотопов, а в нижних только в сфагновых болотах. Видовое разнообразие достаточно стабильно в нижних горизонтах на всех станциях, а в верхнем колеблется без определенной тенденции.

Анализ особенностей изменения сообщества раковинных амёб вдоль градиента увлажнения в микромасштабе позволило выделить несколько вариантов сообществ, различающихся видовой структурой и характерных для соответствующих уровней увлажнения. В наиболее сухих участках градиента формируются ценозы ксерофильных видов, в средних частях – группировки мезофилов, а в наиболее увлажненных – гидрофилов. В различных экосистемах один и тот же вариант ценоза может быть представлен разным набором видов. При этом одни и те же виды в разных экосистемах могут входить в состав различных группировок. Все это свидетельствует, с одной стороны, об эврибионтности видов, а, с другой, о роли комплекса факторов, действующих в каждой конкретной экосистеме, на структуру

формирующихся сообществ. Вместе с тем, каков бы ни был конкретный набор видов, в каждом случае формируются варианты сообщества, более или менее дискретно сменяющие друг друга вдоль градиента увлажнения.

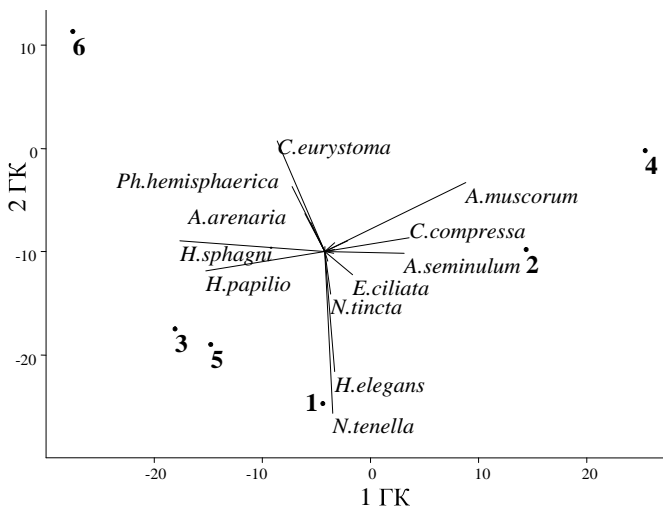
### **Парцеллярная структура биогеоценоза и формирование поливариантности сообщества**

Для выяснения особенностей формирования поливариантности сообщества в масштабе отдельной экосистемы сфагнового болота были проанализированы особенности распределения раковинных амёб по характерным элементам мезорельефа, отражающим изменение условий (главным образом, увлажнения) в 16 заболоченных экосистемах лесостепной (Кузнецкий, Сосновоборский, Пензенский, Лопатинский р-ны Пензенской обл.), южнотаежной (Некоузский р-н Ярославской обл.) и северотаежной (Лоухский р-н Карелии) зон в период 2003–2006 гг. (Мазей, Бубнова, 2007; Мазей, Цыганов, 2007; Мазей и др., 2007а, 2007б; Цыганов, Мазей, 2007; Mazi, Tsyanov, 2007). Поскольку во всех экосистемах получилась принципиально сходная картина полиморфизма сообщества, здесь приведем подробные данные по одному модельному болоту – Безымянному, расположенному на территории Пензенской обл.

При ординации локальных вариантов сообществ, формирующихся при разном уровне увлажнения (рис. 7), оказалось, что 55 % всех различий в видовом составе связано с отличиями сообществ, формирующихся на сухих кочках (станции 2 и 4) от остальных (разделение вдоль первой главной компоненты). Значения вкладов по первой оси положительно коррелируют со значениями уровня залегания грунтовых вод (коэффициент корреляции Спирмена,  $P < 0.1$ ). При этом корреляция выражена сильнее при учете минимального уровня грунтовых вод за сезон на станции, чем при учете среднего или максимального. Вторая главная компонента, объясняющая 24 % общей дисперсии видовой структуры, связана с отличиями сообщества, формирующегося на краю сфагновой сплавины (станция 6), от остальных и обусловлена на уровнем pH (коэффициент корреляции Спирмена,  $P < 0.1$ ).

Итак, можно выделить следующие варианты сообщества раковинных амёб. Первый – ценоз сфагнобионтов-ксерофилов *Assulina muscorum* – *A. seminulum* – *Cryptodiffugia compressa*. Второй вариант – ценоз сфагнобионтов-мезофилов *Hyalosphenia papilio* – *H. elegans* – *Heleopera sphagni* – *Nebela tenella*. Третий вариант – ценоз сфагнобионтов-гидрофилов *Cyclopyxix eurystoma* – *Phryganella hemisphaerica* – *Heleopera sphagni* – *Hyalosphenia papilio*. В увлажненных сфагновых биотопах формируется достаточно однородное сообщество раковинных амёб, тогда как в сухих местообитаниях (кочках) оно оказывается более дифференцированным.

Максимальное количество видов за сезон (37), выявлено в сообществе, формирующемся на краю сплавины. Наименьшее видовое богатство (11–14 видов) отмечается в сообществах из сухих кочек. Количество видов в одной пробе приблизительно одинаково как в сообществах, развивающихся на ровных участках сфагнового покрова, так и на краю сфагновой сплавины. Это свидетельствует о большей временной изменчивости видового состава в сообществе на краю сплавины. Видовые комплексы на кочках характеризуются также наименьшей численностью организмов (7–15 тыс. экз./г). Максимальная численность (60–100 тыс. экз./г) отмечена для сообществ в пределах ровных участков сфагнума. Интересно, что уровень выравнивания распределения обилий видов в сообществе и уровень видового разно-



**Рис. 7.** Результаты ординации локальных сообществ раковинных амёб Безымянного мохового болота методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 55.7% различий сообществ по видовой структуре), 2 ГК – вторая главная компонента (24.2%). 1–6 – станции, различающиеся степенью увлажнения: 2, 4 – сухие кочки, 1, 3, 5 – ровные участки сплавины со средним уровнем увлажнения, 6 – край сплавины с погруженным в воду сфагнумом.

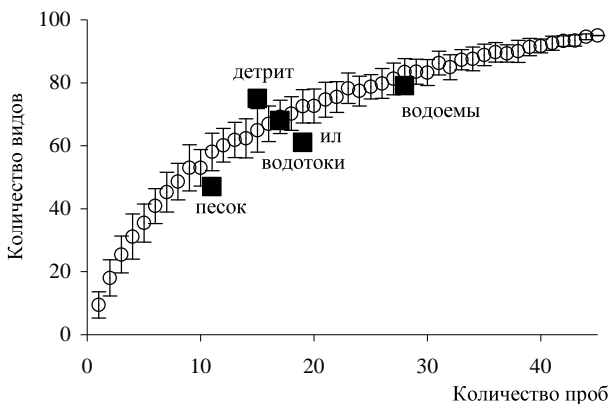
образия остаются примерно на одном уровне на разных станциях (индекс Шеннона изменяется в пределах 1.66–1.92; индекс Пиелу – 0.63–0.69).

Степень гетерогенности видового состава сообщества в масштабе всего болота неодинакова в течение сезона. Максимальная гетерогенность формируется при наибольшей увлажненности весной (май), минимальная отмечается в наиболее засушливый период (август). В мае сообщества сухих местообитаний оказались весьма похожими друг на друга, а в увлажненных биотопах формируются три разных варианта ценозов. В августе сообщества сфагновых кочек оказываются отличными друг от друга, а ценозы из увлажненных сфагновых биотопов очень схожи. Таким образом, во влажный период сезона, в сухих местообитаниях формируется единый вариант ценоза, тогда как во влажных местообитаниях отмечаются различия в видовом составе в разных частях болота. В засушливый период сезона, напротив, сообщества влажных местообитаний характеризуются единым видовым составом, тогда как в сухих биотопах – дифференцированным.

### 5.2.2. Тип субстрата

Роль типа субстрата в формировании полиморфизма сообщества раковинных амёб устанавливали на примере ценозов разнотипных водотоков и незаболоченных водоёмов бассейна реки Суры в Пензенской обл. (Мазей, Цыганов, 2006, 2006а) в период 1995–1998 г. Всего было изучено 45 биотопов, включая реки, ручьи, старичные озёра и пруды. В каждом биотопе анализировали сообщества, развивающиеся на разнотипных субстратах (детрит, ил, песок).

Сообщества, формирующиеся в разных биотопах и на отличающихся субстратах, характеризуются неодинаковым уровнем видового богатства. Для оценки осо-



**Рис. 8.** Среднее количество видов пресноводных раковинных амёб ( $S$ ), обнаруженное в  $N$  пробах. Квадратами обозначены уровни видового богатства в разных биотопах и субстратах; планки погрешностей – стандартное отклонение.

бенностей формирования видового богатства была построена зависимость между количеством обнаруженных видов ( $S$ ) и количеством взятых проб  $N$ . Кумулятивное число видов как функция количества проб (рис. 8) описывается по нашим данным степенным уравнением  $S = 20.00 N^{0.42}$  ( $R^2 = 0.99$ ). Сообщества пелона и псаммона характеризуются достоверно более низкими показателями видового богатства, чем это предсказывается кривой. Сообщества, формирующиеся в грубодетритных илах, характеризуются достоверно более высоким видовым богатством. Сообщества водотоков и водоёмов обладают уровнем видового богатства средним для региона (укладываются в полученную кривую). Таким образом, главными факторами, определяющими видовое богатство, является тип субстрата, а не тип водоёма.

В результате ординации локальных сообществ методом главных компонент оказалось, что значительную долю объясненной дисперсии имели 16 компонент, характеризующие в совокупности 82.6 % различий встречаемости видов. Разложение общей вариабельности видового состава на большое число независимых компонент указывает на отсутствие какой-либо единой тенденции изменения видового состава, приводящей к разделению сообществ. В пространстве первых двух главных компонент дискретные группы видов выделить не удастся, хотя можно определить формы, тяготеющие к соответствующим грунтам. *Diffflugia pristis*, *D. lithophila*, *D. lingula*, *D. elegans*, *D. labiosa*, *D. urceolata*, *D. gramen*, *Arcella rotundata*, *Centropyxis constricta* предпочитают песчано-илистые субстраты. *Diffflugia limnetica*, *D. parva*, *D. corona*, *D. lanceolata*, *D. pyriformis*, *D. acuminata*, *D. cylindrus*, *Cyclopyxis kahli* чаще встречаются в грубодетритных осадках.

### 5.2.3. Тип биогеоценоза

Роль типа биогеоценоза в формировании поливариантности сообщества удобно рассматривать на примере почвенных ценозов раковинных корненожек, т.к. в этом случае по границам фитоценозов легко удастся выделить и границы биоценозов. Исследование проводили на трех участках на территории Пензенской области: Островцовская лесостепь, Кунчеровская лесостепь, Засурские леса в период 2006–2007 гг. (Embulaeva, Mazei, 2007; Мазей и др., 2007)

«Ядро» сообщества почвенных раковинных корненожек в лесостепных экосистемах образовано типичными видами эдафической группировки (*Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. sylvatica*, *C. s. globulosa*, *Cyclopyxis kahli*, *Trinema complanatum*, *Phryganella acropodia*). Здесь не встречаются многие формы бриофильного комплекса, характерного для хвойных лесов бореальной зоны. Сообщества почвенных тестаид, формирующиеся в разнотипных экосистемах, включающих переход от степной растительности через кустарниково-опушечную к лесной, характеризуются значительной общностью видового состава. Наблюдаемые различия в видовой структуре представляют собой скорее перекомбинации доминирующих видов одного и того же типа сообщества, нежели смену одного типа сообщества другим. Обилие организмов и видовое богатство возрастают с переходом от степных биогеоценозов к лесным (и, соответственно, от чернозёмных почв к серым лесным), что связано, главным образом, с увеличивающимся увлажнением.

#### **5.2.4. Ось «гравитация – свет» и вертикальная структура**

Вертикальная стратификация в толще сфагновой сплавины является специфической особенностью болотного населения раковинных амёб. Анализ распределения раковинных амёб в толще сфагновой сплавины был детально исследован на примере Безымянного болота, расположенного в Пензенской обл. (Mazei, Tsyganov, 2007). Обнаружено, что виды *Hyalosphenia papilio*, *Archerella flavum*, *Assulina muscorum*, *A. seminulum*, *Heleopera sphagni* являются характерными обитателями верхних горизонтов сфагнумов, причем часть из них (*A. flavum*, *H. sphagni*, *H. papilio*) являются миксотрофами. В разных условиях увлажнения формируются разные паттерны вертикальной структуры сообщества раковинных амёб. В погруженном в воду *Sphagnum riparium* (сообщества гидрофилов) наиболее сильный «перелом» в структуре сообщества отмечается на глубине 15 см, когда меняется характерный комплекс сфагнофилов (*Hyalosphenia papilio*, *Phryganella hemisphaerica*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Heleopera sphagni*) на комплекс детритофилов (разные виды рода *Arcella*). В условиях ровных сфагновых участков, образованных *Sphagnum palustre* и *S. magellanicum* (сообщества мезофилов) отмечается два «перелома» в структуре сообщества: на глубине 3 см сообщество миксотрофов (*Hyalosphenia papilio*, *Heleopera sphagni*) сменяется на переходное сообщество (*Hyalosphenia elegans*, *Nebela tenella*, *Hyalosphenia papilio*, *Heleopera sphagni*), а на глубине 6 см переходное сообщество меняется на сообщество с доминированием *Nebela tenella*. В условиях моховых кочек (сообщества ксерофилов) «перелом» структуры отмечается на глубине 9 см, где верхний вариант (*Assulina muscorum*, *A. seminulum*) сменяется на нижний (*Nebela tenella*, *Hyalosphenia elegans*, *Euglypha ciliata*). В верхнем слое 0–3 см отмечается минимальное видовое богатство, видовое разнообразие и максимальная плотность организмов. Наиболее гетерогенны по вертикали сообщества, формирующиеся в сухих условиях.

#### **5.3. Динамические процессы и время как фактор формирования сообщества**

Изучение сезонной динамики сообщества раковинных амёб проводили в сфагновых биотопах Безымянного болота в течение 2004 г. на шести станциях с мая по сентябрь раз в месяц с равными интервалами (Mazei, Tsyganov, 2007). В течение сезона увеличивается видовое богатство в сообществе, а видовое разнообразие и выравненность распределения обилий видов, колеблясь, остаются на одном уровне. Отмечаются разнонаправленные изменения численности организмов в разных ло-

кальных сообществах: численность от мая к сентябрю может возрасти, снижаться или колебаться без выраженных направленных тенденций. Сезонные изменения состава доминирующего комплекса видов в разных локальных вариантах сообщества отличаются. В сообществе мезофильных видов в весеннем сообществе преобладают *Hyalosphenia papilio*, *Nebela tincta* и *Heleopera sphagni*, а в летне-осеннем – *Nebela tenella* и *Hyalosphenia elegans*. В сообществе ксерофильных видов в весеннем варианте доминируют *Assulina muscorum*, *Nebela tincta*, *Heleopera sphagni*, в летнем – *Nebela tenella*, *Assulina seminulum*, *Hyalosphenia elegans*, *Euglypha ciliata*, а в осеннем – *Cryptodiffugia compressa*, *Trigonopyxis arcuata*, *Assulina seminulum*. Таксономически близкие виды проявляют противоположные картины сезонной динамики. Так, в паре *Hyalosphenia papilio* – *H. elegans* первый вид можно считать весенним, а второй летне-осенним, у видов *Nebela tincta* и *N. tenella* первый вид – весенне-раннелетний, а второй – позднелетне-осенний, у видов *Assulina muscorum* и *A. seminulum* первый тяготеет к началу лета, а второй – к концу лета и осени. Обнаружена высокая доля пустых раковин по сравнению с активными клетками у видов рода *Assulina*, что объясняется, во-первых, пониженной увлажненностью местообитания, где эти виды обитают, что способствует лучшей консервации раковин, а, во-вторых, *r*-стратегией этих мелких форм, проявляющейся в быстрой реакции на изменение условий повышением и снижением численности популяций.

## ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ПРОСТЕЙШИХ

### 6.1. Пространственная организация

В предыдущих главах мы рассмотрели закономерности формирования разнообразия сообществ в соответствии с изменениями факторов среды. Задачей этого раздела явилось выяснение роли пространственного масштаба исследования в формировании полиморфизма сообществ. Подобные вопросы лучше всего решать, используя ценозы, развивающиеся в однотипных биотопах, для того, чтобы нивелировать роль локальных факторов среды (таких как солёность, уровень увлажнения, тип биотопа) на структуру ценозов. В качестве модельных нами были выбраны сообщества простейших из интразональных биотопов, организованных принципиально сходным образом в различных географических регионах: сфагновые болота, водотоки и морская песчаная литораль.

#### 6.1.1. Микромасштаб (масштаб однородного биотопа)

В качестве модели для изучения микропространственной структуры сообщества простейших нами были выбраны ценозы сфагнобионтных раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев. В экосистемах сфагновых болот эти организмы особенно многочисленны (Gilbert et al., 1998; Мыльников, Косолапова, 2004; Мазей и др., 2005). Исследования сообщества гетеротрофных жгутиконосцев проводили в 2005 г. в Обуховском болоте (Ярославская обл.), а сообщества раковинных амёб в 2004 г. в Безымянном болоте (Пензенская обл.). Схема взятия проб позволила рассмотреть пространственную гетерогенность в масштабах сантиметров, дециметров и метров (Mazei, Tsyanov, 2007; Тихоненков, Мазей, 2008). Полученные результаты были сопоставлены с аналогичными исследованиями сообщества инфузорий на морской литорали (Бурковский, Аксенов, 1996; Бурковский и др., 1996).

Анализ пространственного распределения популяций отдельных видов раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев показал, что для большинства из них

характерны слабо выраженные агрегации. Границы этих агрегаций в значительной степени размыты и более похожи не на четко очерченные пятна, а на более или менее выраженные сгущения разных размеров, плавно переходящие друг в друга. Размеры агрегаций видоспецифичны и в ряде случаев положительно скоррелированы с размерами организмов. Самые мелкие пятна оказываются размером 1 см. Степень агрегированности распределений видов раковинных амёб возрастает с увеличением обследованной площади, однако при этом увеличивается гетерогенность сообщества, т.е. в масштабе метров агрегации разных видов раковинных амёб не связаны друг с другом. В сообществе гетеротрофных жгутиконосцев отмечаются противоположные тенденции: средняя степень агрегированности снижается с возрастанием площади исследования, а гетерогенность структуры сообщества остаётся примерно на одном уровне во всех исследованных масштабах.

Способы формирования многовидовых совокупностей отличаются в разных группах протистов и в разных биотопах. Мелкие гетеротрофные жгутиконосцы формируют самую тонкую гетерогенность ценозов (масштабом в несколько сантиметров) по сравнению с более крупными раковинными амёбами и инфузориями. На матрице гетерогенных биотопов (морская литораль) формируются более неоднородные сообщества, чем в условиях большей гомогенности (отдельные участки сфагновых сплавин).

#### **6.1.2. Макромасштаб (региональный)**

Для анализа протозооценозов в макромасштабе были сопоставлены сообщества сфагнобионтных раковинных амёб, формирующиеся в однотипных локальных условиях, но в различных заболоченных экосистемах Пензенской обл. (Мазей, Бубнова, 2007; Mazei, 2007, 2008).

Результаты ординации локальных сообществ из разнотипных болот свидетельствуют о том, что, несмотря на схожий видовой состав, сообщества раковинных амёб в различных экосистемах имеют свою специфику. Главной причиной этого является сукцессионное состояние болотной экосистемы. В наиболее молодых болотах отсутствует комплекс характерных видов-сфагнобионтов из родов *Nebela* и *Heleopera*, а преобладают эврибионты *Arcella arenaria*, *Assulina muscorum*. В болотах, находящихся на более поздних этапах формирования, ценозы раковинных корневожек сформированы специфическими для сфагновых биотопов видами *Hyalosphenia papilio*, *H. elegans*, *Heleopera sphagni*, *H. petricola*, *Nebela tenella*.

Насколько сопоставимы уровни гетерогенности сообщества в макро- и микро-масштабах? При исследовании микропространственной структуры сообщества раковинных амёб выяснилось, что в пределах макроскопически однородного участка уровень гетерогенности, оцененный средним для всех пар проб индексом сходства Пианки, находится в пределах 0.50–0.59. В масштабе отдельных болот (с учетом всего разнообразия биотопов в них) уровень гетерогенности возрастает (в среднем до 0.37). Этот уровень сохраняется и при сопоставлении сообществ, формирующихся в сходных условиях (либо кочки, либо ровные участки мохового покрова), но в различных болотах (средний индекс Пианки составляет 0.33).

#### **6.1.3. Мегамасштаб (географический)**

Для анализа протозооценозов в мегамасштабе были сопоставлены сообщества простейших, формирующиеся в однотипных локальных условиях, но в различных географических регионах. В качестве модельных были рассмотрены два типа сообществ: гетеротрофных жгутиконосцев в водотоках и раковинных амёб в сфагно-

вых болотах. Кроме того, для выяснения особенностей географического распространения простейших были созданы базы данных на основе всей имеющейся литературы по гетеротрофным жгутиконосцам и морским псаммофильным инфузориям.

### **Сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в водотоках**

Исследования проводили в 2003–2006 гг.; изучали планктонные и бентосные сообщества водотоков, расположенных в географически контрастных регионах (Тихоненков, Мазей, 2008): 1) р. Ильдь (Верхнее Поволжье), 2) р. Пелетьма (Среднее Поволжье), 3) р. Сура (Среднее Поволжье), 4) р. Еряха (п-ов Ямал), 5) приток р. Псырцха (Абхазия), 6) подземная река в пещере парка Seven stars Crads (г. Чжаочинь, Китай), 7) ручей в г. Шеньжень (Китай), 8) ручей в национальном парке Tijuca (Рио-де-Жанейро, Бразилия). В результате анализа полученных данных установлено, что ценозы зоофлагеллят, формирующиеся в однотипных биотопах (толща воды или донные осадки), но в разных регионах показывают значительные черты сходства. Полиморфизм сообщества жгутиконосцев в водотоках определяется не географическим положением, а типом местообитания. Уровень гетерогенности сообщества в глобальном масштабе сопоставим с таковым для регионального и локального уровней. По всей вероятности, главными факторами формирования поливариантности сообщества зоофлагеллят в водотоках являются локальные, а не глобальные причины.

### **Сообщества раковинных амёб в сфагновых болотах**

Исследования проводили в 2004–2006 гг. (Mazei, 2007) в трех регионах Восточно-европейской равнины: северной тайге (Лоухский р-н Карелии), южной тайге (Некоузский р-н Ярославской обл.), лесостепи (Пензенская обл.). Гетерогенность сообщества раковинных амёб в межрегиональном масштабе ниже, чем в микро- и макромасштабах (средний индекс сходства Пианки составил 0.66 против 0.37 в макро- и 0.55 в микромасштабах).

Состав доминирующего комплекса видов в разных регионах оказался в целом сходным, хотя имеется тенденция к возрастанию роли *Archerella flavum* и *Hyalosphenia papilio* в болотах северной тайги, *Corythion dubium* и *Nebela tinctoria* – южной тайги и *Arcella arenaria* и *Nebela tenella* – лесостепи. При ординации локальных вариантов сообществ, формирующихся в разных болотах из всех регионов, оказалось, что основные различия в структуре доминирующего комплекса связаны с региональными факторами (такими как сукцессионное состояние болотной экосистемы), а не с географическими. Сообщества раковинных амёб из некоторых болот лесостепной зоны оказались весьма схожими по структуре доминантов с северотаежными ценозами.

Таким образом, факторы, действующие в географическом масштабе, играют значительно меньшую роль в структурировании сообществ сфагнобионтных раковинных корненожек по сравнению с факторами локального (влажность) и регионального (сукцессионное состояние болотной экосистемы) уровней.

### **Географическое распределение гетеротрофных жгутиконосцев (анализ базы данных)**

Для анализа географического распределения гетеротрофных жгутиконосцев была составлена оригинальная база данных (на основе собственных данных и литературных источников – около 30 публикаций – работа проводилась совместно с Д.В. Тихоненковым), включающая 642 формы зоофлагеллят, населяющих морские

и пресные, донные и пелагические, аэробные и анаэробные местообитания. Следует подчеркнуть, что данные по видовому составу сообществ гетеротрофных флагеллят остаются еще крайне малочисленными, что затрудняет проведение зоогеографического анализа (Lee, Patterson, 1998).

подавляющее большинство видов зоофлагеллят имеют низкую встречаемость. Более 60% видов отмечены менее чем в 10% регионов. Наиболее обычные виды (космополиты – встречаются всесветно от Антарктики до Арктики – и эврибионты – обнаруживаются как в пресных, так и в морских водоёмах), найдены более чем в 50% регионов: *Allantion tachyploon*, *Amastigomonas debryunei*, *Ancyromonas sigmoides*, *Bodo curvifilus*, *B. designis*, *B. saltans*, *Cercomonas angustus*, *Goniomonas truncata*, *Metromonas simplex*, *Petalomonas minuta*, *Protaspis simplex*, *Rhynchomonas nasuta*.

При классификации сообществ, формирующихся в однотипных биотопах, но в различных регионах, выявляется следующая картина. Наибольшие отличия сообществ бентосных морских зоофлагеллят наблюдаются между аэробными и анаэробными местообитаниями. В пределах аэробных биотопов выделяются три группы: ценозы из Антарктики, южного полушария и северного полушария. Классификация морских планктонных сообществ не так однозначна: с одной стороны выделяются ценозы из Балтийского моря и Северной Атлантики, а с другой – из Антарктики и Австралии, но к ним примыкают зоофлагелляты из Северного моря. При классификации пресноводных планктонных ценозов оказалось, что сообщества Европейского и Азиатского регионов разделяются на две группы.

Таким образом, результаты классификации сообществ, формирующихся в однотипных биотопах, но в географически удаленных регионах свидетельствуют о существовании элементов географической специфичности ценозов зоофлагеллят. Вместе с тем, учитывая тот факт, что огромное количество видов было встречено лишь в одном или немногих регионах, а также небольшое число достоверных данных о видовом составе, которые можно использовать для анализа, преждевременно было бы говорить о зоогеографическом разделении населения гетеротрофных жгутиконосцев. Подчеркнем только, что имеется тенденция к дифференциации сообществ южного и северного полушарий.

#### **Географическое распределение морских псаммофильных инфузорий (анализ базы данных)**

Для анализа географического распределения морских псаммофильных инфузорий была создана база данных (на основе собственных данных и литературных источников – около 200 публикаций – работа проводилась совместно с А.И. Азовским), включающая более 1300 форм цилиат (Azovsky, Mazei, 2007).

Более 50% видов были найдены не более чем в двух регионах. Однако есть и такие формы, которые имеют широкое географическое распространение: *Diophrys appendiculata*, *D. scutum*, *Uronychia transfuga*, *Strombidium sulcatum*, *Pseudokeronopsis rubra*, *Holosticha diademata*, *H. gibba*, *Mesodinium pulex*, *Lacrymaria coronata*, *Coleps hirtus*, *Frontonia marina*, *Uronema marina*, *Pleuronema coronata*.

Среди выделенных 15 регионов наиболее богат видами северо-западный атлантический (614 видов). Высокое видовое богатство отмечается также в Каспийском (515), Балтийском (456) и Черном (414) морях.

Региональное видовое богатство не зависит от площади, длины береговой линии, географической широты, но положительно коррелирует с интенсивностью

исследований. Кроме того, в некоторых случаях прослеживается отрицательная зависимость между видовым богатством и солёностью. Приблизительно одинаково интенсивно исследованные низкосолёные моря (Белое, Черное, Каспийское) обладают более высоким региональным видовым богатством по сравнению с высокосолёным Средиземным.

Локальное видовое разнообразие (число видов в отдельно взятой экосистеме) не зависит от регионального видового разнообразия (числа видов в регионе), что свидетельствует в пользу насыщенности видами отдельных локальных цилиоценозов. Уровень насыщения устанавливается при 120–140 видах в локальной экосистеме.

Сопоставление фаунистических списков из разных регионов указывает на слабую зависимость от географического положения. С одной стороны, вместе группируются сообщества из северной Атлантики, Северного и Балтийского морей. Другую группу образуют цилиоценозы из Южной Атлантики, Индийского океана (включая Красное море и Персидский залив), Черного моря, южной части Тихого океана. Третья группа образована разнородным в географическом смысле комплексом: южные Средиземное и Каспийское моря с одной стороны и северные Белое, Баренцево и север Тихого океана – с другой. Особняком стоит Антарктика, специфика которой объясняется тем, что значительное количество видов было отмечено с биотопов, покрытых льдом (т.н. сообщество пагиона), а не обычных интерстициальных местообитаний.

Таким образом, сообщества морских псаммофильных инфузорий лишь в незначительной степени проявляют зоогеографическую специфику. Четкость выделения фаунистических групп, характерных для определенных территорий, оказалась еще ниже, чем в случае гетеротрофных жгутиконосцев. Даже, принимая во внимание, что инфузории изучены гораздо лучше, чем гетеротрофные жгутиконосцы (об этом можно судить по числу использованных при составлении баз данных публикаций), необходимо подчеркнуть, что и в этом случае важным фактором, определяющим наши представления о географическом распространении простейших, является интенсивность исследования в разных регионах планеты.

### **О географическом распространении простейших**

В разделе приводится анализ дискуссии о закономерностях географического распространения простейших. Приводятся доводы в пользу космополитизма большинства видов простейших и, как следствие, невысокого видового разнообразия микроорганизмов в глобальном масштабе (Cairns, 1989; Finlay et al., 1996, 1999, 2004; Fenchel et al., 1997; Finlay, Fenchel, 1999; Finlay, Clarke, 1999; Finlay, 1998, 2002; Lee, Patterson, 1998; Azovsky, 2000, 2002; Patterson, Lee, 2000; Fenchel, Finlay, 2004, 2005; Green, Bohannan, 2006), а также взгляды о существовании многочисленных примеров ограниченности географического распространения, наличии широтной зональности в структуре протозооценозов, и, как следствие о высоком глобальном биоразнообразии протистов (Бурковский, 1970, 1984; Чернов, 1993, 2001; Wilkinson, 1994, 2001; Smith, 1996; Foissner, 1997, 1998, 1999, 2004, 2006; Бобров, 1999; Mitchell, Meisterfeld, 2005).

### **6.2. Временная организация**

В предыдущих главах были рассмотрены особенности динамики протозооценозов в различных масштабах. В этом разделе суммируются данные, полученные при изучении различных таксоценозов.

Динамика протозооценозов представляется как многоаспектное явление. Центральным механизмом, обеспечивающим и стабильность, и лабильность сообщества, является циклическая (сезонная) сукцессия. Повторяемость сукцессии определяется, во-первых, направленностью самого процесса самоорганизации, а, во-вторых, циклическими изменениями среды обитания. В результате формируются типовые, фоновые состояния сообщества, характерные для определенного сочетания условий (типов биотопов). Циклическая сукцессия в конкретном сообществе модифицируется мелкомасштабными флуктуациями и неоднородностью среды в пространстве, обуславливающей вариабельность сукцессионных процессов.

Вместе с тем, самоорганизация – процесс поливариантный. В условиях стохастического или же направленного изменения среды в экосистемном масштабе отмечаются значительные флуктуации хода циклической сукцессии. Это приводит либо к колебаниям структуры сообщества в многолетнем ряду (в случае стохастичной среды), либо к направленной смене сообщества (а точнее сезонной сукцессии сообщества) в сторону, соответствующую изменениям экосистемы. В итоге, сезонная сукцессия может завершаться различными финальными состояниями («климаксами»), и, как результат, формируется поливариантность структуры сообщества.

Важным аспектом динамики протозооценозов является наличие процессов двух уровней. Во-первых, это быстрые процессы, приводящие, с одной стороны, к нарушениям стабильного состояния сообщества, а, с другой, к разворачиванию процессов самоорганизации (весной в ходе сезонной сукцессии, в процессе колонизации свободных участков, при разложении органических веществ). Во-вторых, медленные процессы, обеспечивающие стабильность организации нишевой структуры, видового состава и обилия организмов в сообществе (как в течение сезона, так и в многолетнем ряду).

### **6.3. Формирование видового разнообразия сообщества**

#### **6.3.1. Роль масштаба**

Для выявления разномасштабных закономерностей формирования видового богатства сообщества имеющиеся данные были сгруппированы в соответствии с масштабами исследования (Mazei, 2008): микромасштаб (пробы – отдельные повторности, взятые в пределах однородного биотопа; альфа-разнообразие в этом случае оценивается как среднее число видов в одной повторности, а общее разнообразие как суммарное количество видов, обнаруженных в однородном биотопе), мезомасштаб (пробы – отдельные биотопы, взятые в пределах одной экосистемы; альфа-разнообразие – среднее число видов в одном биотопе, общее разнообразие – суммарное количество видов, обнаруженных в экосистеме), макромасштаб (пробы – отдельные экосистемы, взятые в пределах одного региона; альфа-разнообразие – среднее число видов в одной экосистеме, общее разнообразие – суммарное количество видов, обнаруженных в регионе), мегамасштаб (пробы – отдельные регионы; альфа-разнообразие – среднее число видов в одном регионе, общее разнообразие – суммарное количество видов, обнаруженных во всех исследованных регионах).

Результаты регрессионного анализа между альфа-разнообразием и общим разнообразием протозооценозов в разных масштабах свидетельствуют о том, что процент вариаций альфа-разнообразия, связанный с общим разнообразием, а также выраженность этой зависимости изменяется с увеличением масштаба. При этом закономерности отличаются в разных таксоценозах. В сообществах зоофлагеллят наибольшая зависимость локального (альфа) разнообразия от общего проявляется в

**Таблица.** Доля альфа-компоненты (%) в общем разнообразии протозооценозов в разных пространственных масштабах исследования

Масштаб	Таксономическая группа		
	зоофлагелляты	тестациды	инфузории
микро	50.1	49.1	65.6
мезо	31.1	46.7	43.0
макро	41.8	43.7	39.4
мега	54.0	60.8	50.8
среднее	44.3	50.0	49.7

микро- и макромасштабах. Это означает, что на формирование видового богатства в масштабе отдельного биотопа (микромасштаб) определяющую роль играет тип этого биотопа, в масштабе отдельной экосистемы (мезомасштаб) важнее не то, какая это экосистема, а то, насколько она дифференцирована, а в масштабе региона (макромасштаб) ведущую роль начинают играть региональные факторы. В сообществе морских псаммофильных инфузорий картина прямо противоположна. Достаточно сильная зависимость между общим и локальным разнообразием отмечается в мезомасштабе, что свидетельствует о наиболее важной роли типа экосистемы (с определенными характеристиками солёности, грунтов, глубины), в которой происходит формирование ценоза. В сообществе раковинных корневожек зависимость между общим и локальным разнообразием ниже, чем в остальных протозооценозах. Это свидетельствует о том, что ведущая роль в формировании видового богатства сообществ тестацид принадлежит локальным факторам.

В целом сообщества гетеротрофных жгутиконосцев являются бета-доминантными, а в ценозах инфузорий и тестацид обе компоненты разнообразия вносят примерно одинаковый вклад (таблица). Однако этот показатель меняется в разных масштабах. Во всех таксоценозах отмечается преобладание бета-компоненты в мезо- и макромасштабах, тогда как в микро- и мегамасштабах либо преобладает альфа-компонента, либо их соотношение равно.

Полученные выше результаты позволяют выделить основные факторы формирования видового богатства протозооценозов в разных пространственных масштабах. В масштабе однородного биотопа количество видов определяется объемом нишевого пространства, «предоставляемого» тем или иным типом биотопа. По всей видимости, это тот масштаб, где главную роль играют механизмы непосредственного взаимодействия видов, приводящие к разделению нишевого пространства (Loreau, 2000; Gering, Crist, 2002). В масштабе отдельных экосистем и регионов число видов определяется не тем, какая это экосистема, а тем, насколько она дифференцирована на разнотипные биотопы. Ведущую роль здесь играют градиенты факторов среды, позволяющие формироваться разным типам сообществ. В географическом масштабе, вновь начинает играть роль специфика отдельного региона, определяемая, по-видимому, особенностями эволюционной истории или климатических (гидрологических) факторов (Huston, 1999; Loreau, 2000).

Таким образом, в микро- и мегамасштабах количество видов простейших зависит главным образом от возможностей самого сообщества к дифференциации за счет внутриценозических механизмов, а в мезо- и макромасштабах, напротив, от того, насколько дифференцированы биотопы и регионы.

### 6.3.2. Роль гетерогенности пространства-времени

Для оценки относительной роли пространства и времени в формировании видового богатства сообщества были осуществлены исследования ценозов гетеротрофных жгутиконосцев в сфагновых болотах южной тайги и морских псаммофильных инфузорий эстуария Белого моря.

Исследование ценозов зоофлагеллят проводили в двух аспектах. Во-первых, изучали сообщества в разнотипных болотных экосистемах единовременно (всего 13 различных сфагновых биотопов, «пространственная серия»). Во-вторых, изучали сообщества в одном биотопе, но пробы отбирали в разное время (всего 11 дат в период 2002–2004 гг., «временная серия»). Это позволило оценить уровень гетерогенности сообщества, формирующегося в одно время, но в разных биотопах, и в разное время в одном и том же биотопе. При схожем количестве взятых проб в обеих сериях было обнаружено сопоставимое число видов (51 в пространственной и 57 во временной) и уровень гетерогенности. Некоторые различия наблюдались в характере формирования видового разнообразия в пространстве и во времени. В пространственной серии отмечалась большая доля бета-компоненты (82%) в общем разнообразии сообщества. Это означает, что количество обнаруженных видов складывается главным образом за счет различий между локальными ценозами. Во временной серии этот показатель ниже (69%), хотя и в этом случае общее количество обнаруженных видов определяется главным образом различиями между временными состояниями сообщества. Сообщество во временной серии оказалось более гомогенным (это отражается как в уровне альфа-разнообразия, так и в показателе крутизны кумулятивной кривой), что, по-видимому, отражает факт несколько меньшей роли временного фактора в формировании видового богатства сообщества, нежели пространственного.

Учет пространственной гетерогенности сообщества псаммофильных инфузорий проводился в пределах относительно однородного участка губы Грязной, а также вдоль градиента солёности в эстуарии. Гетерогенность во времени рассматривалась в масштабе сезонной сукцессии, а также в ходе многолетней (17-летней) динамики. Сообщество инфузорий в губе весьма гомогенно (показатель степени уравнения, описывающего кумулятивную кривую, близок к нулю). В эстуарии, вдоль солёностного градиента, напротив, сообщество крайне гетерогенно: в новых пробах постоянно появляются новые виды (показатель степени весьма высок). Кроме того, оказалось, что чем больше масштаб исследования в губе, тем больше роль пространственной компоненты в формировании видового богатства цилиоценозов.

Сезонные различия сообщества в губе Грязной в целом вносят примерно такой же вклад в формирование видового богатства, что и пространственный, однако, в разные годы этот показатель варьирует. В целом в многолетнем ряду прослеживается отчетливая тенденция увеличения роли сезонной гетерогенности сообщества в формирование общего видового богатства. При этом выявляется еще одна интересная закономерность. Показатель степени достоверно ( $P < 0.05$ , коэффициент Спирмена) коррелирует со средним количеством видов в одной пробе. По сути, это означает что в годы, когда обнаруживается меньшее количество видов в одной пробе (от 44 до 49), видовой состав оказывается более гетерогенным. Если же число видов в отдельных пробах большее (от 52 до 64), то сообщество более однородно.

Наконец, межгодовые различия вносят существенный вклад в формирование видового богатства в отдельные периоды сезонной сукцессии. При этом наибольшие межгодовые различия отмечаются в весенней и осенней стадиях, а минимальные – в летнюю стадию. Однако при построении кумулятивной кривой, учитывающей межгодовые различия, по усредненным за год данным оказывается, что гетерогенность видового состава достаточно низка и сопоставима с пространственной в пределах губы Грязной. Иными словами, в каждый год обнаруживается значительное число видов из предыдущих лет при незначительном количестве новых.

Таким образом, сопоставление роли пространства и времени в формировании видового богатства протозооценозов позволяет заключить, что временная компонента вносит сопоставимый вклад в формирование биоразнообразия с пространственной в условиях гомогенной пространственной структуры биотопа. При возрастании уровня пространственной гетерогенности (градиенты факторов среды, увеличение масштаба исследования) пространственная компонента вносит более существенный вклад в формирование биоразнообразия, нежели временная.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ.**

### **ФОРМИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ**

Полиморфизм протозооценозов определяется спецификой фактора среды, масштабом пространства и времени.

#### **ФАКТОРЫ СРЕДЫ**

**Влажность.** В наземных и амфибиальных экосистемах формируется несколько вариантов сообщества раковинных амёб, более или менее дискретно сменяющих друг друга вдоль градиента увлажнения: ценозы ксерофилов, мезофилов и гидрофилов. В различных экосистемах один и тот же вариант может быть представлен разным набором видов. При этом одни и те же виды в разных экосистемах могут входить в состав различных группировок. Все это свидетельствует, с одной стороны, о значительной эврибионтности видов, а, с другой, о роли комплекса факторов, действующих в каждой конкретной экосистеме на структуру формирующихся сообществ. В условиях влажного климата локальные состояния ценоза ксерофилов весьма схожи по структуре, тогда как ценозы мезофилов значительно различаются. В сухом климате, напротив, сообщества, формирующиеся во влажных местообитаниях, весьма однородны, тогда как в сухих биотопах – гетерогенны. Обилие и видовое богатство возрастают с повышением увлажненности. В ценозах гетеротрофных жгутиконосцев отмечаются схожие тенденции: упрощение структуры сообществ в ряду «мхи в пределах болота – эпигейные мхи – эпифитные мхи».

**Солёность.** В эстуариях уменьшается сложность протозооценозов по направлению от мористой части в опресненную. На качественном уровне трансформация ценоза выражается в закономерной смене видового состава. Сообщество простейших в масштабе эстуария разделяется на два варианта: 1) ценоз галофильных видов, представленный преимущественно морскими формами и эвригалинными видами, предпочитающими биотопы с повышенной солёностью, и 2) ценоз галофобных видов с преобладанием эвригалинных форм, тяготеющих к пресным биотопам. Условная и нечеткая граница между вариантами проходит при солёности 7–10 ‰ в средней зоне эстуария, где благодаря наличию микропространств с различающейся солёностью одновременно существуют оба типа сообществ. Эстуарные ценозы гетеротрофных жгутиконосцев и инфузорий показывают сходную реакцию на из-

менения солёности, отличающуюся от таковой сообществ микрофито-, мейзоо- и макрозообентоса, что указывает на сходство механизмов отклика на этот фактор у организмов одного уровня организации.

**Тип морских донных биотопов.** Ценозы инфузорий на закрытых и открытых участках литорали, на мелкозернистых и крупнозернистых песках в сублиторали, глубоководные ценозы на илах различаются видовым богатством и видовым составом. Эти варианты можно рассматривать как различные состояния одного сообщества, т.к. они формируются на основе сходного населения и включают значительную долю эвритопных видов. Максимальная сложность сообщества отмечается на мелкозернистых песках (такие биотопы могут формироваться как на литорали, так и в сублиторали). Эти таксоценозы можно рассматривать как «базовые»; остальные являются «производными» от них с меньшей сложностью и отсутствием специфических видов. В ценозах бентосных гетеротрофных жгутиконосцев отмечается несколько иная картина: ценозы заиленных участков более сложны. Подобные различия связаны с тем, что зоофлагелляты, являясь первыми потребителями бактерий и растворенной органики в пищевых цепях, более обильны в условиях повышенного заиления, где создаются хорошие для них трофические условия. Инфузории, среди которых значительную долю составляют альгофаги, предпочитают местообитания с пониженным содержанием алевропелита.

**Тип пресноводных биотопов.** Наибольшее своеобразие состава ценозов зоофлагеллят наблюдается в экстремальных местообитаниях (сточные канавы с восстановленной средой и заболоченные моховые биотопы с кислой средой). Специфика определяется наличием характерных доминантов в тех или иных условиях, причем в экстремальных условиях отмечается преобладание мелких форм. Вместе с тем, существует большое количество эвритопных видов. В результате, локальные варианты сообщества постепенно переходят друг в друга, и образуют отчетливый континуум. Биомасса и численность жгутиконосцев растёт с увеличением содержания органических веществ в водоёме. Видовая структура определяется как трофностью водоёма, так и абиотическими факторами, и типом микробиотопа. В каждом отдельном водоёме можно выделить «базовые» сообщества (комплексы детритобионтов и фитофилов), которые отличаются максимальными численностью и видовым разнообразием, и «производные» сообщества (планктон, псаммон), представляющие собой упрощенные варианты с меньшим обилием и видовым разнообразием, а также отсутствием специфических видов.

В зависимости от встречаемости раковинных амёб в разных пресноводных биотопах можно выделить следующие группы видов: а) реофилы, лимнофилы и эврибионты; б) псаммофилы, пелофилы, детритофилы, пелодетритофилы, пелопсаммофилы, эврибионты. Локальные сообщества пелона и псаммона характеризуются достоверно более низкими, а сообщества грубодетритных илов – более высокими показателями видового богатства, чем в среднем для пресноводных сообществ. Главными факторами, определяющими видовое богатство сообщества, является тип субстрата, а не тип водоёма. Общая картина дифференциации населения пресноводных раковинных амёб крайне гетерогенна за счет большого количества эврибионтных видов.

**Тип наземных биогеоценозов.** Тип биогеоценоза в пределах одной природной зоны и при схожих параметрах гидрорежима не оказывает существенного влияния на структуру сообщества почвенных раковинных амёб. Сообщества почвенных

тестацид, формирующиеся в разнотипных экосистемах, включающих переход от степной растительности через кустарниково-опушечную к лесной (и соответствующий переход от чернозёмов к серым лесным почвам), характеризуются значительной общностью видового состава. Различия в видовой структуре представляют собой скорее перекомбинации доминирующих видов одного и того же типа сообщества, нежели смену одного типа сообщества другим. Вместе с тем, обилие организмов и видовое богатство возрастают с переходом от степных биогеоценозов к лесным, что связано, главным образом, с увеличивающимся увлажнением.

**Ось «гравитация – свет».** Вертикальная структура сообщества морских инфузорий в грунтах определяется в первую очередь особенностями окислительно-восстановительного режима. Глубина проникновения инфузорий в толщу грунта, выраженность и особенности вертикальной зональности сообщества зависят от свойств грунта и специфики местонахождения биотопа, способствующих формированию определенных окислительно-восстановительных режимов. Главные из этих свойств те, которые способны регулировать процессы ионакопления, развитие микрофитобентоса и диффузию кислорода. Это в первую очередь зернистость песка, солёность и глубина биотопа в сублиторали. Вертикальная зональность сообщества сфагнобионтных простейших определяется интенсивностью проникновения света, режимом увлажнения, особенностями накоплением мертвой органики.

#### **МАСШТАБ ПРОСТРАНСТВА**

**Микромасштаб.** В масштабе макроскопически однородного биотопа популяции отдельных видов простейших образуют слабо выраженные агрегации. Размеры агрегаций видоспецифичны и могут быть положительно скоррелированы с размерами организмов. Мелкие гетеротрофные жгутиконосцы формируют самую тонкую гетерогенность ценозов (масштабом несколько сантиметров) по сравнению с более крупными раковинными амёбами и инфузориями. На матрице гетерогенных биотопов (морская литораль) формируются более неоднородные сообщества, чем в условиях большей гомогенности (отдельные участки сфагновых сплавин). Отмеченные особенности касаются протозооценозов, формирующихся в макроскопически однородных условиях. В случае микроградиентов факторов среды (даже протяженностью несколько десятков сантиметров) наблюдаются все те закономерности, которые выявляются при действии соответствующих факторов в больших пространственных масштабах.

**Макромасштаб.** Гетерогенность структуры протозооценозов из сходных биотопов в макромасштабе (сотни метров – километры) выше, чем в микромасштабе. Причем этот более высокий уровень характерен для однотипных биотопов разных экосистем в пределах одного региона и сопоставим с различиями между разнотипными участками в пределах одной экосистемы. Такие параметры экосистемного масштаба, как сукцессионное состояние биогеоценозов, градиенты факторов среды оказывают существенную роль в формировании пространственного полиморфизма сообществ на этом уровне.

**Мегамасштаб.** Анализ собственных данных по структуре протозооценозов в сходных биотопах, но в разных географических регионах, а также баз данных, включающих и литературные материалы, позволил установить, что уровень гетерогенности сообщества в глобальном масштабе не превышает (а, как правило, значительно ниже) таковой для регионального и локального уровней. Следовательно, полиморфизм сообществ простейших определяется скорее локальными факторами,

чем географическими. По всей видимости, закономерности организации сообществ микроорганизмов (по крайней мере, большинства простейших) в географическом масштабе, отличаются от таковых у макроорганизмов. Кроме того, пространственная организация сообществ простейших в глобальном масштабе различается в различных местообитаниях. В почвенных протозооценозах в большей мере проявляются широтные градиенты, нежели в водных.

**Масштаб и видовое разнообразие.** В разных пространственных масштабах действуют различные факторы формирования видового богатства протозооценозов. В масштабе однородного биотопа количество видов определяется объемом нишевого пространства в нем. Это тот уровень, где главную роль играют механизмы непосредственного взаимодействия видов. В масштабе отдельных экосистем и регионов число видов определяется разнообразием местообитаний. Ведущую роль здесь играют градиенты факторов среды, позволяющие формироваться разным типам сообществ. В географическом масштабе, вновь начинает играть роль специфика отдельного региона, связанная с особенностями эволюционной истории или климатических (гидрологических) факторов, определяющих объем и характеристики нишевого пространства. Таким образом, в микро- и мегамасштабах количество видов простейших зависит главным образом от возможностей самого сообщества к дифференциации за счет внутриценотических механизмов, а в мезо- и макромасштабах, напротив, от того, насколько дифференцированы биотопы или регионы.

## **МАСШТАБ ВРЕМЕНИ**

**Уровни динамики.** Динамика сообществ простейших – многоуровневый процесс. Мелкомасштабные флуктуации проявляются в частых сменах комплексов доминирующих видов, образующих локальные состояния сообщества, время существования которых не больше недели. Генерализованные сезонные изменения (сезонная сукцессия), разделяют сообщество на сезонные варианты, время существования которых измеряется месяцами. При отсутствии значительных направленных изменений экосистемы, повторяющиеся от года к году циклы сезонной сукцессии, способствуют поддержанию относительной стабильности сообщества как целого (типа сообщества). При существенных изменениях экосистемы (заболачивание озер, зарастание берегов и т.п.) наблюдаются общесукцессионные процессы преобразования протозооценозов, выражающиеся в смене типов сообществ (смена структурообразующих группировок, видов-индикаторов, интегральных ценотических характеристик).

**Виды динамики.** Наряду с динамическими процессами, протекающими на разных уровнях (временных масштабах), можно выделить два вида динамики: циклическую и направленную. Каждый из них может протекать в разных временных масштабах. Так, циклические изменения (колебания) могут измеряться часами (связаны с суточной или приливно-отливной динамикой), месяцами (сезонная сукцессия) или годами (в случае многолетних циклов). Направленные изменения также могут протекать в короткие сроки (например, колонизация, или деградационная сукцессия) или значительно медленнее (в случае эволюции сообществ).

**Аспекты динамики.** Центральным механизмом, обеспечивающим и стабильность, и лабильность сообщества, является циклическая (сезонная) сукцессия. Межгодовая повторяемость циклической сукцессии определяется направленностью процесса самоорганизации, а также повторяющимся изменением среды оби-

тания. В результате формируются типовые (фоновые) состояния сообщества, характерные для определенного сочетания условий (типов биотопов). Циклическая сукцессия конкретного сообщества усложняется, во-первых, наличием мелкомасштабных флуктуаций, а, во-вторых, неоднородностью в пространстве, связанной с различными темпами протекания процессов в конкретных локусах, а также с мозаикой микросукцессий (первичных и деградационных).

Вместе с тем, самоорганизация – процесс поливариантный. В условиях стохастического или же направленного изменения среды в экосистемном масштабе могут отмечаться значительные флуктуации хода циклической сукцессии. Это приводит либо к колебаниям структуры сообщества в многолетнем ряду (в случае стохастической среды), либо к направленной смене сообщества (а точнее сезонной сукцессии сообщества) в сторону, соответствующую изменениям экосистемы. В итоге, сезонная сукцессия может завершаться различными финальными состояниями, и, как результат, формируется поливариантность структуры сообщества.

Важным аспектом динамики протозооценозов является наличие двух принципиально различных процессов. Во-первых, быстрые процессы, приводящие, с одной стороны, к нарушениям стабильного состояния сообщества, а, с другой, к развёртыванию процессов самоорганизации (весной в ходе сезонной сукцессии, в процессе колонизации свободных участков, при разложении органических веществ). Во-вторых, медленные процессы, обеспечивающие стабильность организации нишевой структуры, видового состава и обилия организмов в сообществе (как в течение сезона, так и в многолетнем ряду).

## ВЫВОДЫ

1. Ведущую роль в формировании разнообразия сообществ простейших играют тип биотопа, уровень увлажнения, солёность и окислительно-восстановительный режим. Они определяют смену типов сообществ. Выделяются «базовые» варианты таксоценозов, характеризующиеся максимальным обилием и видовым разнообразием, а также «производные» с меньшей сложностью и отсутствием специфических видов. Как правило, численность и видовое разнообразие снижаются с понижением солёности, увлажнения, окисленности среды.
2. В таксоценозах псаммофильных инфузорий «базовые» сообщества формируются на мелкозернистых песках с невысоким содержанием алевропелитовой фракции на литорали или верхней сублиторали при высокой солёности; с понижением солёности, повышением заиленности, возрастанием зернистости и подвижности осадка развиваются «производные» ценозы. В таксоценозах гетеротрофных жгутиконосцев наиболее сложные варианты представлены комплексами фитофилов и детритобионтов, а упрощённые – планктоном и псаммоном. В таксоценозах раковинных амёб исходные варианты сообществ связаны с грубодетритными отложениями, а производные – с иловыми и песчаными.
3. Пространственная организация протозооценозов включает несколько иерархических уровней (масштабов), в которых действуют принципиально различные структуроопределяющие процессы: микробиотопический, биогеоэкологический/региональный, географический. В масштабе макроскопически однородного биотопа популяции отдельных видов простейших образуют более или менее выраженные видоспецифичные агрегации разных размеров. В масштабе отдельных экосистем и регионов полиморфизм протозооценозов определяется градиентами

факторов среды и сукцессионным состоянием биогеоценозов. Уровень гетерогенности сообщества в глобальном масштабе не превышает, а, как правило, значительно ниже, чем в региональном и локальном.

4. В масштабе однородного биотопа видовое богатство определяется объемом нишевого пространства; здесь главную роль играют механизмы непосредственного взаимодействия видов. В масштабе отдельных экосистем и регионов число видов определяется разнообразием местообитаний; ведущую роль здесь играют градиенты факторов среды, позволяющие формироваться разным типам сообществ. В географическом масштабе главную роль играет специфика отдельных регионов, связанная с особенностями эволюционной истории или климатических (гидрологических) факторов. Протозооценозы – системы, контролируемые в наименьшем масштабе – биологически, в среднем – физически, в максимальном – сукцессионно.
5. Динамика протозооценозов проявляется в разных временных масштабах. Флуктуации измеряются часами и сутками и связаны с популяционными процессами, а также стохастическими изменениями среды. Циклические и направленные сукцессии длятся недели, месяцы и годы и обусловлены процессами самоорганизации и разрушения сообщества. Общесукцессионные изменения происходят в более продолжительные периоды и связаны с крупномасштабными изменениями биогеоценозов (сукцессией и эволюцией экосистем). Главным механизмом, обеспечивающим динамику сообщества, является циклическая (сезонная) сукцессия. Она обусловлена направленностью процесса самоорганизации сообщества при регулярно повторяющихся условиях среды и усложняется наличием мелкомасштабных флуктуаций, различными темпами протекания процессов в конкретных локусах и мозаикой микросукцессий.
6. Динамические процессы реализуются двумя принципиально различными механизмами: а) быстрыми, приводящими, с одной стороны, к нарушениям стабильного состояния сообщества, а, с другой, к развертыванию процессов самоорганизации (весной в ходе сезонной сукцессии, в процессе колонизации свободных участков, при разложении органических веществ); б) медленными, обеспечивающими стабильность организации нишевой структуры, видового состава и обилия организмов во флуктуирующей среде.
7. Мелкие и быстроразмножающиеся гетеротрофные жгутиконосцы формируют самую тонкую гетерогенность ценозов (масштабом несколько сантиметров) по сравнению с более крупными раковинными амёбами и инфузориями. Вдоль градиентов солёности и влажности разные таксоценозы изменяются сходным образом. Влияние остальных факторов связано со спецификой их восприятия разными размерно-экологическими группами простейших.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Монография

1. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., 2006. Пресноводные раковинные амёбы. М.: КМК. 300 с.

### Статьи в центральных рецензируемых журналах

(\* – публикация в печатном издании перечня ВАК РФ)

2. \*Бурковский И.В., Мазей Ю.А., 2001. Структура сообщества инфузорий в зоне смешения речных и морских вод // **Зоол. журн.** Т. 80. Вып. 3. С. 259–268.

3. \*Бурковский И.В., Мазей Ю.А., 2001. Влияние опреснения на структуру морского псаммофильного сообщества инфузорий (полевой эксперимент) // **Зоол. журн.** Т. 80. Вып. 4. С. 389–397.

4. \*Бурковский И.В., Мазей Ю.А., 2001. Изучение колонизации незаселенного песка в эстуарии Белого моря // **Океанология.** Т. 41. № 6. С. 882–890.

5. \*Мазей Ю.А., Бурковский И.В., Сабурова М.А., Поликарпов И.Г., Столяров А.П., 2001. Трофическая структура сообщества псаммофильных инфузорий в эстуарии р. Чёрной // **Зоол. журн.** Т. 80. Вып. 11. С. 1283–1292.

6. Сабурова М.А., Поликарпов И.Г., Бурковский И.В., Мазей Ю.А., 2001. Макромасштабное распределение интерстициального микрофитобентоса в эстуарии реки Чёрной (Кандалакшский залив, Белое море) // **Экология моря.** Вып. 58. С. 7–12.

7. \*Мазей Ю.А., Бурковский И.В., 2002. Пространственно-временные изменения структуры сообщества псаммофильных инфузорий в эстуарии Белого моря // **Успехи соврем. биол.** Т. 122. № 2. С. 183–189.

8. \*Мазей Ю.А., Бурковский И.В., Столяров А.П., 2002. Солёность как фактор формирования сообщества инфузорий (эксперименты по колонизации) // **Зоол. журн.** Т. 81. Вып. 4. С. 387–393.

9. \*Азовский А.И., Мазей Ю.А., 2003. Инфузории мягких грунтов Северо-восточного побережья Черного моря // **Зоол. журн.** Т. 82. Вып. 8. С. 809–912.

10. Azovsky A.I., Mazei Yu.A., 2003. A conspectus of the Black Sea fauna of benthic ciliates // **Protistology.** Vol. 3. № 2. P. 72–91.

11. Mazei Yu.A., Burkovsky I.V., 2003. Vertical structure of the interstitial ciliate community in the Chernaya river estuary (the White Sea) // **Protistology.** Vol. 3. № 2. P. 107–120.

12. Bobrov A.A., Mazei Yu.A., 2004. Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea, Testaceafilosea) in natural populations // **Acta Protozool.** Vol. 43. P. 133–146.

13. \*Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О., Столяров А.П., Мазей Ю.А., Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Ильинский В.В., Сабурова М.А., Колобов М.Ю., Пономарев С.А., 2004. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солёности в эстуарии Белого моря // **Океанология.** Т. 44. № 4. С. 549–560.

14. \*Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Мыльников А.П., 2005. Видовая структура сообщества и обилие гетеротрофных жгутиконосцев в малых пресных водоёмах // **Зоол. журн.** Т. 84. Вып. 9. С. 1027–1041.

15. \*Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Мыльников А.П., 2005. Распределение гетеротрофных жгутиконосцев в малых пресных водоёмах Ярославской области // **Биол. внутр. вод.** № 4. С. 33–39.

16. Azovsky A.I., Mazei Yu.A., 2005. Distribution and community structure of benthic ciliates in the northeastern part of the Black Sea // **Protistology.** Vol. 4. № 2. P. 83–90.

17. Mazei Yu.A., Burkovsky I.V., 2005. Species composition of benthic ciliate community in the Chernaya river estuary (Kandalaksha gulf, White Sea) with a checklist of total White Sea benthic ciliate fauna // **Protistology**. Vol. 4. № 2. P. 107–120.
18. \*Стойко Т.Г., Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Тихоненков Д.В., 2006. Структура сообщества зооидриобионтов в озере, испытывавшем влияние уничтожения химического оружия // **Известия АН. Сер. Биол.** № 2. С. 225–231.
19. \*Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., Белякова О.И., 2006. Биоразнообразие гетеротрофных жгутиконосцев эпигейных и эпифитных мхов // **Биол. внутр. вод.** № 2. С. 30–34.
20. Mazei Yu.A., Burkovsky I.V., 2006. Patterns of psammophilous ciliate community structure along salinity gradient in the White Sea estuary // **Protistology**. Vol. 4. № 3. P. 251–268.
21. Tsyganov A.N., Mazei Yu.A., 2006. Morphology, biometry and ecology of *Arcella gibbosa* Penard, 1890 (Rhizopoda, Testacealobosea) // **Protistology**. Vol. 4. № 3. P. 279–294.
22. Tsyganov A.N., Mazei Yu.A., 2006. Morphology and biometry of *Arcella intermedia* (Deflandre, 1928) nov. comb. from Russia and review of hemispheric species of the genus *Arcella* (Testacealobosea: Arcellinida) // **Protistology**. Vol. 4. № 4. P. 361–369.
23. Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., 2006. Heterotrophic flagellates from freshwater biotopes of Matveev and Dolgij (Long) Islands (the Pechora Sea) // **Protistology**. Vol. 4. № 4. P. 327–337.
24. Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., Mylnikov A.P., 2006. Species diversity of heterotrophic flagellates in White Sea littoral sites // **Eur. J. Protistol.** Vol. 42. № 3. P. 191–200.
25. \*Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2006. Распределение гетеротрофных жгутиконосцев на литорали эстуария реки Чёрной (Кандалакшский залив, Белое море) // **Биология моря.** № 5. С. 333–340.
26. \*Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., 2006. Гетеротрофные жгутиконосцы сублиторали и литорали юго-восточной части Печорского моря // **Океанология.** Т. 46. № 3. С. 397–405.
27. \*Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., 2006. Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 1. Фауна и морфоэкологические особенности видов // **Зоол. журн.** Т. 85. Вып. 11. С. 1267–1280.
28. \*Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., 2006. Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 2. Структура сообщества // **Зоол. журн.** Т. 85. Вып. 12. С. 1395–1401.
29. \*Азовский А.И., Мазей Ю.А., 2007. Структура сообществ псаммофильных инфузорий сублиторали и литорали Печорского моря // **Океанология.** Т. 47. № 1. С. 60–67.
30. \*Азовский А.И., Мазей Ю.А., 2007. Новые данные о бентосных инфузориях литорали и сублиторали Печорского мелководья и анализ баренцевоморской цилиофауны // **Зоол. журн.** Т. 86. Вып. 4. С. 387–402.
31. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., 2007. Изменения видовой структуры сообщества раковинных амёб вдоль средовых градиентов в сфагновом болоте, восстанавливаемом после выработки торфа // **Поволж. экол. журн.** № 1. С. 24–33.
32. \*Цыганов А.Н., Мазей Ю.А., 2007. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб заболоченного озера в Среднем Поволжье // **Успехи соврем. биол.** № 3. С. 305–315.
33. \*Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А., 2007. Структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте верховий реки Суры (Среднее Поволжье) // **Известия АН. Сер. Биол.** № 4. С. 462–474.

34. \*Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А., 2007. Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных амёб мохового болота в Среднем Поволжье // **Зоол. журн.** Т. 86. Вып. 10. С. 1155–1167.
35. \*Мазей Ю.А., Бубнова О.А., 2007. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте на начальном этапе его становления // **Известия АН. Сер. Биол.** № 6. С. 738–747.
36. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2007. Видовой состав и распределение гетеротрофных жгутиконосцев в заболоченных биотопах Среднего Поволжья // **Поволж. экол. журн.** № 3. С. 227–234.
37. Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., 2007. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in a sphagnum bog (Middle Volga region, Russia) // **Protistology.** Vol. 5. № 2. (в печати).
38. Мазей Ю.А., Бубнова О.А., 2007. Структура сообщества раковинных амёб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в напочвенных сфагномах смешанных лесов Среднего Поволжья // **Вестн. зоол.** Т. 41. № 6. (в печати).
39. Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., Mylnikov A.P., Kireev A.V., 2007. Morphology of the some loricate heterotrophic flagellates species with emphasis to taxonomical problems of asexual protists species // **Вестн. зоол.** Т. 41. № 6. (в печати).
40. \*Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2007. Динамика сообщества сфагнобионтных гетеротрофных жгутиконосцев // **Успехи соврем. биол.** Т. 127. № 6. (в печати).
41. \*Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2008. Биоразнообразие и структура сообществ гетеротрофных жгутиконосцев пресных водотоков // **Биол. внутр. вод.** № 1. (в печати).
42. \*Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., 2008. Деградационная сукцессия сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в микрокосмах // **Журн. общ. биол.** Т. 69. № 1. (в печати).
43. \*Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2008. Пространственная структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в сфагновом болоте // **Журн. общ. биол.** (в печати).
44. Mazei Yu.A., 2008. Biodiversity patterns in protozoan communities: linking processes and scales // **Protistology.** Vol. 5. № 3. (в печати).

#### Статьи в региональных изданиях

45. Мазей Ю.А., 1999. О некоторых чертах организации сообщества пресноводных раковинных амёб // **Экология животных и проблемы регионального экологического образования** / Сб. тр. под ред. Е.В. Лысенкова. Саранск: МГПИ. С. 8–13.
46. Мазей Ю.А., 1999. Фауна раковинных корневожков (Protista: Rhizopoda) водоёмов Пензенской области // **Экология животных и проблемы регионального экологического образования** / Сб. тр. под ред. Е.В. Лысенкова. Саранск: МГПИ. С. 13–18.
47. Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., 2003. Фауна и распределение гетеротрофных жгутиконосцев малых водоёмов окрестностей пос. Борок (Ярославская обл.) // **Вестник молодых ученых ПГПУ им. В.Г. Белинского.** № 2. С. 26–32.
48. Цыганов А.Н., Мазей Ю.А., 2003. Морфология раковинной амёбы *Arcella gibbosa* Renard, 1890 // **Вестник молодых ученых ПГПУ им. В.Г. Белинского.** № 2. С. 44–47.
49. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2005. Первые данные о фауне гетеротрофных жгутиконосцев водоёмов бассейна р. Суры // **Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского.** № 1(3). Ч. 1. С. 37–39.
50. Филимонова Т.А., Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., 2005. Морфология и экология раковинной амёбы *Centroxyxis ecornis* (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1879 // **Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского.** № 1(3). Ч. 1. С. 39–43.
51. Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Ембулаева Е.А., 2007. Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 1. Общие подходы // **Мониторинг природных эко-**

систем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА. С. 85–97.

52. Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Ембулаева Е.А., 2007. Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 2. Сфагнобионтные раковинные амёбы // Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА. С. 97–104.

53. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., Бубнова О.А., 2007. Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 3. Геобионтные раковинные амёбы // Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА. С. 105–112.

#### **Материалы конгрессов, съездов, конференций, симпозиумов, семинаров**

54. Мазей Ю.А., 1998. Фауна раковинных корненожек (Protista: Rhizopoda) водоёмов Пензенской области // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. Мат. Всерос. конф. Пенза: ПГПУ. С. 331–334.

55. Мазей Ю.А., 2000. Структура сообщества инфузорий эстуария Белого моря // Ломоносов – 2000. Мат. межд. конф. М: МГУ. С. 41.

56. Burkovsky I.V., Mazei Yu.A., 2001. Peculiarities of ciliate community structure in the estuary // XI International Congress of Protozoology. Abstracts. Salzburg: Salzburg Univ. P. 25.

57. Мазей Ю.А., 2003. Многовариантность сообщества пресноводных раковинных амёб бассейна р. Суры // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 3. Мат. межд. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 163.

58. Мазей Ю.А., Бурковский И.В., 2003. Трофические группы, пищевые стратегии и спектры питания псаммофильных инфузорий в беломорском эстуарии // Трофические связи в водных экосистемах. Мат. межд. конф. Борок: ИБВВ РАН. С. 77–78.

59. Мазей Ю.А., 2005. О видовом богатстве сообщества как функции объема выборки // Популяции в пространстве и времени. Мат. VIII Всерос. популяционного семинара. Новгород: ННГУ. С. 204–205.

60. Mazei Yu.A., Stoiko T.G., Tikhonenkov D.V., Tsyganov A.N., 2005. Biodiversity patterns of micro- and meiofauna: scaling effect // Aquatic ecology at the dawn of XXI century. Proceed. Int. conf. commemorating the 100th anniversary of prof. G.G. Winberg. St. Petersburg: St. Petersburg Univ. P. 61

61. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2005. Гетеротрофные жгутиконосцы сфагновых болот окрестностей деревни Чёрная река (Карелия, Лоухский район) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов европейского севера. Мат. межд. конф. Вологда: ВГПУ. Ч. 2. С. 187–190.

62. Azovsky A.I., Mazei Yu.A., 2006. Biodiversity of the Black Sea benthic ciliates // Black Sea Ecosystem. 2005 and Beyond. 1st biannual sci. conf. Abstracts. Istanbul. P. 54.

63. Цыганов А.Н., Мазей Ю.А., 2006. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб озера Светлое (Пензенская область) // Ломоносов – 2006. Мат. межд. конф. М: МГУ. С. 243–244.

64. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Тихоненков Д.В., 2006. Разнообразие сообществ морских и пресноводных простейших // Мат. IX Съезда гидробиол. об-ва РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН. Т. 2. С. 4.

65. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2006. Структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев эстуария реки Чёрной (Кандалакшский залив, Белое море) // Мат. IX Съезда гидробиол. об-ва РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН. Т. 2. С. 194.

66. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2006. Видовое разнообразие и структура сообщества бентосных гетеротрофных жгутиконосцев эстуария р. Чёрной и пролива Вели-

- кая Салма (Кандалакшский залив, Белое море) // Мат. X науч. конф. Беломорской биол. станции МГУ. Сб. статей. М: МГУ. С. 83–87.
67. Цыганов А.Н., Мазей Ю.А., 2006. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб сфагновых болот побережья Белого моря // Мат. X науч. конф. Беломорской биол. станции МГУ. Сб. статей. М: МГУ. С. 90–92.
68. Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., 2006. Community structure of testate amoebae in Russian Sphagnum bogs at different scales // Int. Symp. on testate amoebae. Book of abstracts. Antwerp: Univ. Antwerp. P. 32.
69. Tsyganov A.N., Mazei Yu.A., 2006. Morphological variability in the *Arcella gibbosa*–*A. hemisphaerica* group // Int. Symp. on testate amoebae. Book of abstracts. Antwerp: Univ. Antwerp. P. 53.
70. Burkovsky I.V., Mazei Yu. A., 2007. Changes of psammophilous ciliate community structure during 16-th year period in the White Sea estuary // Proc. Int. Symposium on Ciliate Biology. Delhi: Univ. Delhi. P. 26–27.
71. Цыганов А.Н., Мазей Ю.А., Бубнова О.А., 2007. Структура сообщества раковинных амёб в сфагновых биотопах южной тайги // Ломоносов – 2007. Мат. межд. конф. М: МГУ. С. 82.
72. Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., Mazei N.G., 2007. Patterns of heterotrophic flagellate communities in different spatial scales // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Proc. III Int. conf. Odessa: OSU. P. 265–266.
73. Tsyganov A.N., Mazei Yu.A., Bubnova O.A., 2007. Species composition and community structure of testate amoebae in Verkhozimskoe raised bog (Middle Volga Region, Russia) // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Proc. III Int. conf. Odessa: OSU. P. 266.
74. Azovsky A.I., Mazei Yu.A., 2007. Macroecological patterns in diversity of marine benthic ciliates // Protistology. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 13.
75. Bubnova O.A., Mazei Yu.A., 2007. Patterns of the testate amoebae community structure along the moisture gradient: microspatial view // Protistology. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 17.
76. Burkovsky I.V., Mazei Yu.A., 2007. Spatial and temporal patterns of the structure of marine interstitial ciliate communities // Protistology. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 17–18.
77. Embulaeva E.A., Mazei Yu.A., 2007. Testate amoebae from soils of forest-steppe ecosystems // Protistology. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 26.
78. Mazei Yu.A., 2007. Patterns of protozoan community structure: linking processes and scales // Protistology. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 53–54.
79. Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., 2007. Structure of free-living heterotrophic flagellate communities in different types of freshwater and marine ecosystems // Protistology. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 79.
80. Tsyganov A.N., Mazei Yu.A., 2007. Patterns of spatial and temporal variability of testate amoebae community in sphagnum bog // Protistology. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 80–81.
81. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2007. Структура сообществ гетеротрофных жгутиконосцев заболоченных озер // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. межд. конф. Минск–Нарочь: БГУ. С. 260–261.

82. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., 2007. Количественное развитие и структура сообществ бентосных гетеротрофных флагеллят в разнотипных пресноводных экосистемах // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов. Матер. межд. конф. Борок: ИБВВ РАН. С. 285–290.

### **Благодарности**

Выполнение настоящей работы было бы невозможно, если бы в основе её не лежали усилия большого числа людей. Прежде всего, автор приносит глубокую благодарность своим учителям Игорю Васильевичу Бурковскому и Тамаре Григорьевне Стойко, которые не только руководили моей работой, но и благодаря своему энтузиазму вдохновляли на научный поиск, формировали мировоззрение, являлись примером ученых-исследователей. Значительная часть материала получена и обсуждена в дружеской и творческой атмосфере с коллегами – А.И. Азовским, А.А. Бобровым, А.П. Мыльниковым, а также с учениками – Д.В. Тихоненковым, А.Н. Цыгановым, О.А. Бубновой, Е.А. Ембулаевой. На протяжении многих лет автор обсуждал отдельные вопросы этой работы и общенаучные проблемы с коллегами и друзьями – Н.В. Кучеруком, О.В. Максимовой, Г.А. Коргановой, В.В. Хлебовичем, Н.Н. Марфениным, С.И. Фокиным, А.А. Рахлеевой, М.В. Чертопрудом, А.А. Удаловым, Е.С. Чертопруд, В.О. Мокиевским, А.П. Столяровым, М.А. Сабуровой, И.Г. Поликарповым, М.Ю. Колобовым, А.О. Плотниковым, В.В. Жариковым, И.В. Довгалем, Д.Б. Гелашвили, А.И. Ивановым, А.Ф. Сажиним, Ю.Б. Швейнковой, сотрудниками каф. зоологии и экологии ПГПУ, каф. гидробиологии МГУ, лаб. экологии прибрежных экосистем ИО РАН, лаб. микробиологии ИБВВ РАН, лаб. протозоологии ИЭВБ РАН, каф. экологии ПФ МНЭПУ, аналитической лаборатории РЦГЭКиМ по Пензенской обл. Их неизменно доброжелательный интерес, ценные замечания и помощь существенно способствовали выполнению данной работы. Автор благодарен своей жене Н.Г. Мазей и семье за постоянную поддержку.

Работа выполнялась при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 00-04-48013а, 00-04-49175а, 02-04-06058мас, 03-04-48018а, 04-04-48338а, 06-04-48106а, 06-04-030136, 07-04-00185а, 07-04-10012к) и гранта Президента РФ для молодых ученых – кандидатов наук (проект МК-7388.2006.4).

Мазей Юрий Александрович  
ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ПРОСТЕЙШИХ  
Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук