

УДК 593.11+574.587+574.47

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЁБ В РАЗНЫХ ТИПАХ ГРАНИЧНЫХ СТРУКТУР В КОНТАКТНОЙ ЗОНЕ «ВОДА – СУША»

Е. А. Малышева¹, Ю. А. Мазей¹, М. В. Ермохин²

¹ Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37

E-mail: yurimazei@mail.ru

² Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410026, Саратов, Астраханская, 83

E-mail: ecoton@rambler.ru

Поступила в редакцию 10.11.10 г.

Структурирование сообществ раковинных амёб в разных типах граничных структур в контактной зоне «вода – суша». – Малышева Е. А., Мазей Ю. А., Ермохин М. В. – Исследованы закономерности изменения видового богатства, обилия, видового состава и видовой структуры сообществ раковинных амёб вдоль шести типов границ «вода – суша» в р. Медведица (бассейн р. Дон): новая граница, реогенная и терригенная окраины, реогенный и терригенный гемизкотоны, полный экотон. На всех типах границ локальные сообщества корненожек разделяются на наземные и водные варианты. В водных типах сообществ доминируют представители гидрофильных видов из родов *Arcella*, *Difflugia*, *Cyphoderia*, *Pseudodifflugia*. Для наземных сообществ характерны представители педо- и эврибионтных групп из родов *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*, *Trinema*. В пограничных зонах снижается обилие и видовое богатство раковинных амёб.

Ключевые слова: граница «вода – суша», экотон, раковинные амёбы, структура сообщества, р. Медведица, типы границ.

Testate amoebae community structurization in different types of boundary structures in the water – land contact zone. – Malysheva E. A., Mazei Yu. A., and Yermokhin M. V. – The patterns of changes in the species richness, abundance, species composition, and species structure of testate amoebae communities along six types of water–land boundaries in the Medveditsa River (Middle Volga region) were studied, namely, a new frontier, terrigenous and reogeneous borders, reogeneous and terrigenous hemiecotones, and the full ecotone. The testate amoebae communities are divided into terrestrial and aquatic variants for all types of boundaries. Hydrophilic species of the genera *Arcella*, *Difflugia*, *Cyphoderia*, *Pseudodifflugia* predominate in the aquatic types of the communities, while pedobiont and eurybiont groups from the genera *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*, *Trinema* are characteristic of the terrestrial communities. A decrease in the abundance and species richness of testate amoebae in the boundary zones was detected.

Key words: water–land boundary, ecotone, testate amoebae, community structure, aquatic–terrestrial boundary, Medveditsa river, types of the boundaries.

ВВЕДЕНИЕ

Маргинальные структуры биоценозов, формирующиеся на границах раздела сред, отличаются повышенной продуктивностью, биоразнообразием, однако все еще остаются слабо изученными (Kolasa, Zalewski, 1995; Wang, Yin, 2002; McClain et al., 2003). Пространственное определение границ или переходных зон, в реальной

практике чаще размытых, осуществляется исследователями в большинстве случаев интуитивно, во многом условно и на основании разных признаков. Само существование границ биогеоценозов и их основы – фитоценозов – послужило основанием длительной, периодически возобновляющейся дискуссии в рамках концепций континуальности и дискретности сообществ (Козлова и др., 1997; Миркин и др., 2002; Ермохин, 2007; Tabacchi et al., 1990; Ward, Stanford, 1995). В последнее время становится понятным, что сами границы иерархически организованы и что для разных размерных блоков биогеоценозов граничные эффекты могут пространственно расходиться (Fortin et al., 2000; Fagan et al., 2003; Camarero et al., 2006).

Среди разных типов границ особенно интересны переходные зоны «пресные воды – суша». Они занимают ключевое место в экосистемах речных пойм, регулируя миграцию вещества и потоки энергии между наземными и водными биогеоценозами (Залетаев, 1997; Pinay et al., 1990; Naiman, Decamps, 1997; Ward et al., 2002). Поэтому изучение их естественной структуры – важная задача современной экологии (Ермохин, 2007; Naiman et al., 1993). На основе ландшафтно-морфологических и фитоценологических признаков выделяются несколько типов водно-наземных границ в речных поймах (Ермохин, 2007). Вместе с тем остается неясным, насколько выделяемые макромасштабные типы граничных структур отражаются на организации систем (сообществ), образованных мелкими организмами, существующими в ином пространственно-временном масштабе по сравнению с макроорганизмами. В связи с этим целью настоящей работы явилось изучение особенностей структурирования микробных сообществ (на примере ассоциаций раковинных амёб) в основных типах границ в контактной зоне «вода – суша» р. Медведица (бассейн р. Дон). В конкретные задачи входило выяснение того, как изменялось видовое богатство, обилие и видовая структура сообществ раковинных корненожек при переходе из водной среды в наземную.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в июле 2008 г. на р. Медведица, расположенной в Лысогорском районе Саратовской области (52° с.ш., 44°42' в.д.). Пробы отбирались на 6 типах граничных структур, выделенных и подробно описанных в работе (Ермохин, 2007): новая граница, реогенная окраина, терригенная окраина, терригенный гемизкотон, реогенный гемизкотон, полный экотон.

Новые (физические) границы характеризуются наличием наиболее резкого перехода всех физических характеристик от наземной среды к водной. Геоморфологически – это обрыв, где происходит размытие участков берега.

Реогенные и терригенные окраины характеризуются достаточно резкими границами биоценозов, где затрудняется переход организмов из одного типа биоценоза в другой. Грунт на реогенной окраине песчаный; задернение наземных участков отсутствует в связи с ежегодными паводками; органическое вещество практически не накапливается; потоки вещества и энергии направлены в сторону суши; морфологическое перекрытие при контакте двух биоценозов отсутствует. Терригенная окраина представлена обрывающимся берегом с резко возрастающей глубиной; в наземных биотопах формируется почвенный покров с довольно рыхлой почвой; наземная растительность развита довольно хорошо, но на водные участки не проникает.

На *реогенных и терригенных гемизкотонах* происходит морфологическое перекрывание биоценозов. Терригенный гемизкотон характеризуется проникновением наземной флоры на водные участки; на наземных участках образуются дерновины растений, которые препятствуют проникновению водной растительности на сушу; биоогенные потоки направлены в сторону воды. Для реогенного гемизкотона свойствен пологий берег с грунтом из мелкого песка с небольшим количеством наилка; для этого типа границ характерно проникновение гидрофитов (стрелолист, рдест) на наземные участки при затрудненном проникновении наземных растений в воду, что связано с особенностями грунта гидроценоза; поток вещества и энергии направлен от воды к суше.

Полный экотон представляет собой широкую зону перекрывания с равным пространственным проникновением смежных биоценозов в пределах переходной зоны. Гидрофиты (кубышка, стрелолист) проникают в наземные участки биоценозов, в то время как наземные растения (осока, белокопытник) проникают в водные участки.

Исследования проводили на трансектах по направлению от водных точек к наземным (рис. 1). Каждая трансекта состояла из нескольких линий: на новой границе – 7 линий, на окраинах и терригенном гемизкотоне – по 10 линий, в полном экотоне и реогенном гемизкотоне – по 11 линий. В пределах каждой линии пробы отбирались в трёх повторностях. Общий объём материала, таким образом, составил 177 образцов. Пробы отбирались градуированным цилиндром площадью сечения 1 см² на глубину 1 см и фиксировалась 4%-ным раствором формальдегида.

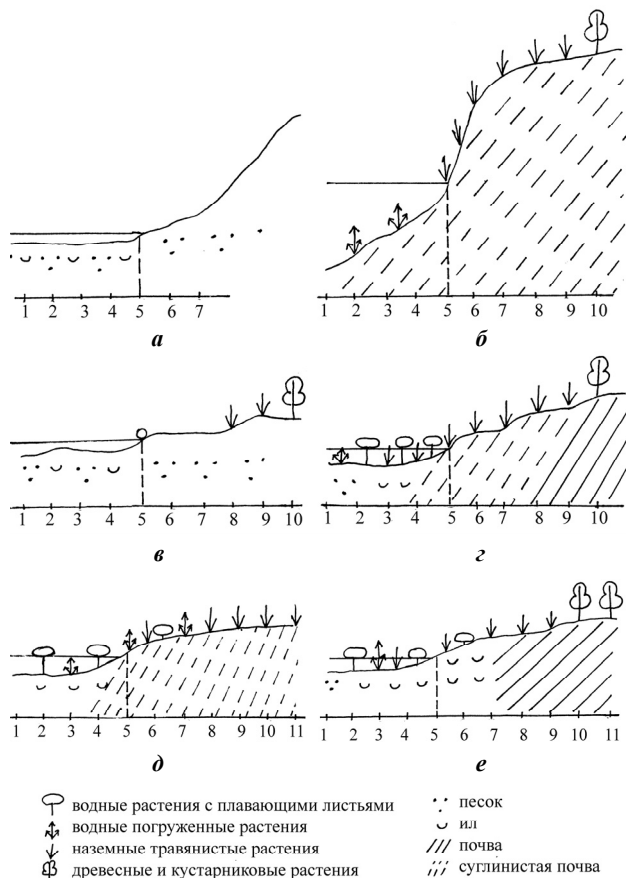


Рис. 1. Схемы исследованных трансект: а – новая граница, б – терригенная окраина, в – реогенная окраина, г – терригенный гемизкотон, д – реогенный гемизкотон, е – полный экотон

Пробы раковинных амёб исследовались по общепринятой методике (Мазей, Ембулаева, 2008, 2009). Определяли видовой состав раковинных амёб, подсчитывали количество живых тестаей и пустых раковин. В каждой пробе было подсчитано не менее 150 экземпляров. Полученные величины численности раковинок пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата. Доминирующими считали таксоны, относительное обилие которых в локальных сообществах превышало 10% от общей численности раковинок.

Классификацию сообществ осуществляли при помощи последовательного кластерного анализа методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Раупа–Крика для данных по присутствию–отсутствию видов и индексов сходства Брэя–Кертиса для данных по относительным обилиям видов. Достоверность различий между параметрами сообществ оценивали при помощи теста Крускалла–Уоллиса (Hammer et al., 2001). Достоверными считали различия при $p < 0.1$. Расчеты проводили при помощи пакета статистических программ PAST 1.89 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Новая граница (см. рис. 1, а). Видовое богатство (рис. 2, а) раковинных корненожек минимально (3 – 7 видов) в переходной зоне на границе водного и наземного биотопов (линии 3 – 5) и приграничных зонах и достоверно ($p = 0.08$) выше в остальных, как водных, так и наземных биотопах (10 – 13 видов). В сообществах ризопод из наземных биотопов (линии 6 – 7) обилие раковинок (рис. 2, б) достоверно ($p = 0.07$) выше (4.0 – 10.5 тыс. экз./г), чем в местообитаниях переходной зоны (0.3 – 0.6 тыс. экз./г).

По видовому составу (рис. 2, в) локальные сообщества разделяются на две группы: водной и наземной (включая контактную зону) частей трансекты. Локальные сообщества водных участков образованы разнообразными представителями родов *Diffugia*, *Cyphoderia*, включающих аквальные виды, которые исчезают при переходе в наземные условия. В наземных биотопах появляются эври- и педобионтные виды из родов *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*. Разделение типов сообществ по критерию видовой структуры (рис. 2, г) сохраняется. На водных участках в сообществах преобладают как виды гидрофилы – типичные обитатели донных осадков пресных водоёмов и водотоков *Cyphoderia ampulla*, *C. a. papillata*, *Centropyxis aculeata*, *Diffugia shurmanni*, *D. elegans*, так и педобионтные виды *Plagiopyxis callida* и *P. penardi*. В аллювиальных почвах доминируют педо- и эврибионтные виды *Plagiopyxis penardi*, *Centropyxis orbicularis*, *C. aerophila sphagnicola*, *C. cassis*, *Euglypha tuberculata*, *E. acanthophora*, *E. rotunda*.

Терригенная окраина (см. рис. 1, б). Видовое богатство (рис. 3, а) минимально в контактной зоне (1 – 2 вида) и максимально на водных участках (8 – 12 видов). Однако все различия статистически недостоверны. Показатели численности имеют низкие значения (2.2 – 6.0 тыс. экз./г на водных участках и 0.2 – 1.5 тыс. экз./г на наземных (рис. 3, б) и статистически неразличимы за исключением локального сообщества, формирующегося в пойменном лугу (10-я линия), где оби-

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЁБ

лие раковинок достигает 16 тыс. экз./г сухого субстрата на фоне богатых почв и относительно стабильных условий существования организмов.

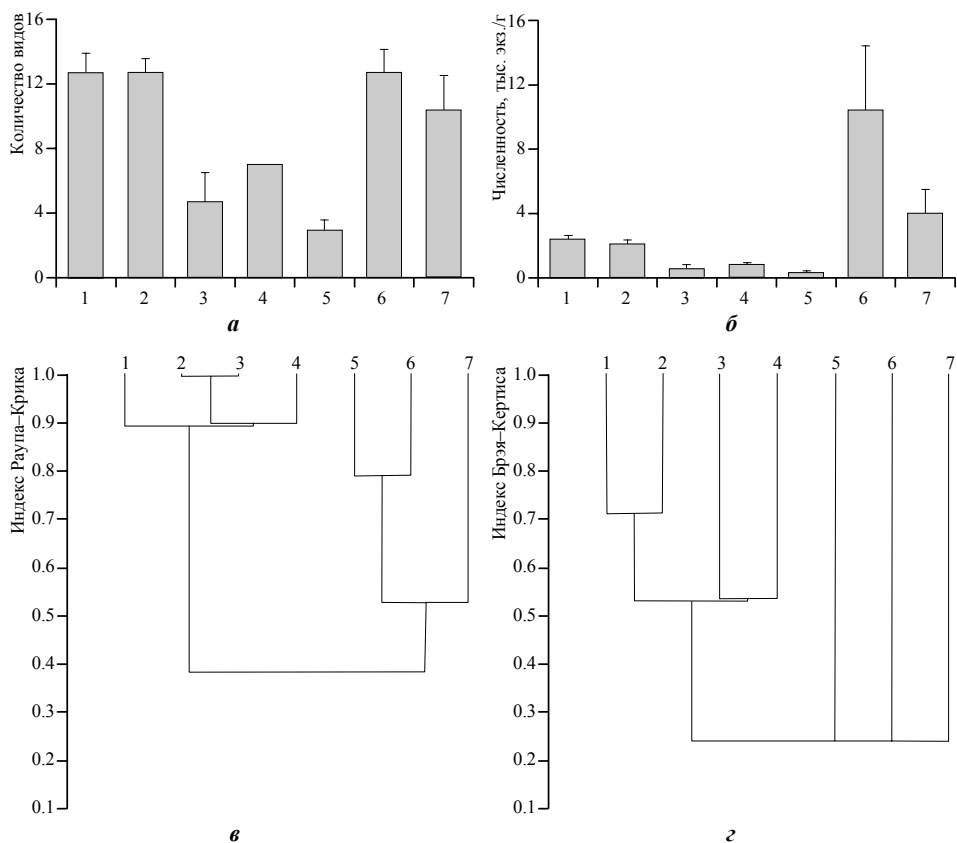


Рис. 2. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов новой границы по видовому составу (в) и видовой структуре (z); 1 – 7 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, а)

По видовому составу (рис. 3, в) все типы сообществ объединяются в 2 группы – гетерогенная из водных биотопов и гомогенная из наземных (включая контактную зону). При переходе в наземные условия (биотоп 5) исчезает большинство гидрофильных видов: *Centropyxis aculeata*, *Cyphoderia ampulla*, *Diffugia shurmanni*, *D. elegans*, *Arcella rotundata*, *A. gibbosa*, *Zivkovicia spectabilis*. Количество доминантов в различных биотопах невелико (5 – 6). По видовой структуре (рис. 3, z) исследованные локальные сообщества четко разделяются на 2 группы. Первая образована группой доминантов, представленной типичными гидрофилами *Cyphoderia ampulla*, *Diffugia shurmanni*, *D. elegans*, *Centropyxis aculeata*, *Arcella*

rotundata. В наземных условиях (включая зону контакта) преобладают педобионтные организмы *Centropyxis orbicularis*, *C. aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *Plagiopyxis penardi*, *P. callida*. При этом некоторые геофильные виды (*P. penardi*, *C. aerophila*) встречаются на протяжении всей трансекты, что соответствует особенностям распределения растительности на терригенных окраинах.

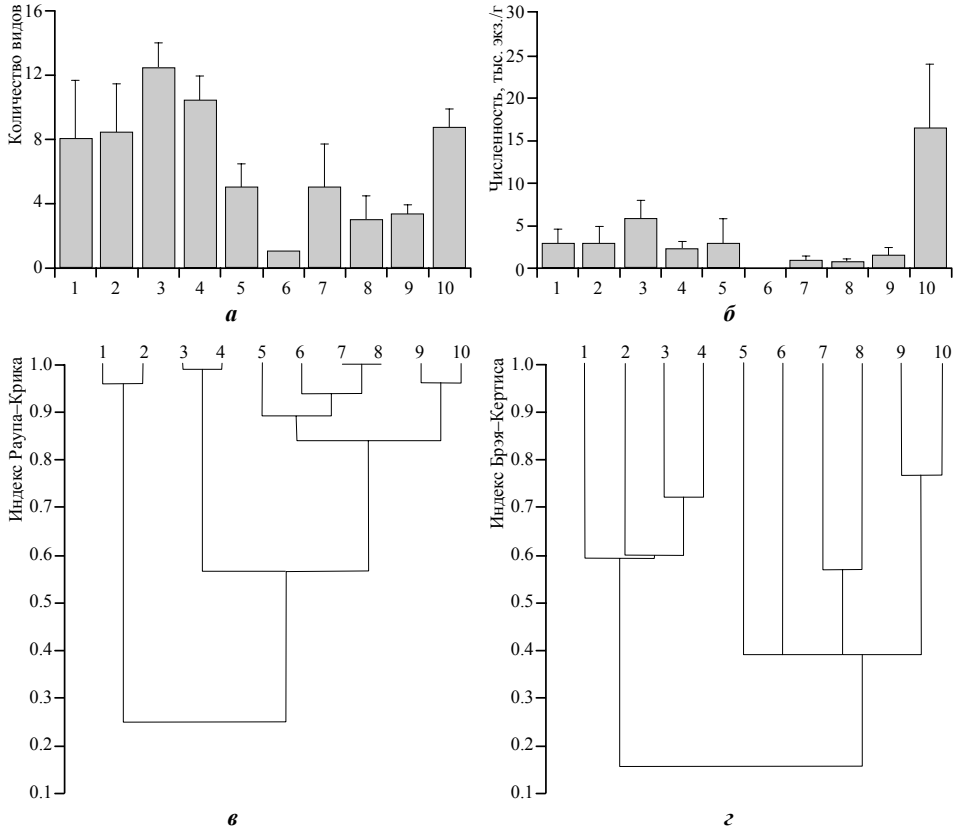


Рис. 3. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов терригенной окраины по видовому составу (в) и видовой структуре (г); 1 – 10 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1. б)

Реогенная окраина (см. рис. 1, в). Видовое богатство раковинных корненожек (рис. 4, а) достоверно ($p = 0.08$) ниже в водных пробах, включая зону контакта (6 – 12 видов в пробе), чем в наземных сообществах (13 – 21). Обилие раковинок (рис. 4, б) изменяется сходным образом. На водных участках численность амёб достоверно ($p = 0.07$) ниже (1.5 – 3.5 тыс. экз./г), чем в наземных (6.3 – 15.1 тыс. экз./г).

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

По видовому составу (рис. 4, а) происходит разделение сообществ тестацей на 2 группы. Первая группа объединяет водные ценозы (включая контактную зону), сформированные представителями гидрофильной группы *Centropyxis aculeata*, *Cyphoderia ampulla*, *C. a. crassa*, которые на суше отсутствуют. Для второй группы сообществ характерны геофильные корневожки *Centropyxis orbicularis*, *C. ecornis*, *C. cassis*, *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*. По видовой структуре (рис. 4, з) локальные сообщества разделяются на 3 группы. В первой доминируют типичные гидрофилы *Cyphoderia ampulla*, *C. a. crassa*, а также педобионты *Centropyxis ecornis*, *C. orbicularis*. Во второй – массово развиваются педобионты *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*. В третьей – преобладает геофил *Centropyxis cassis*.

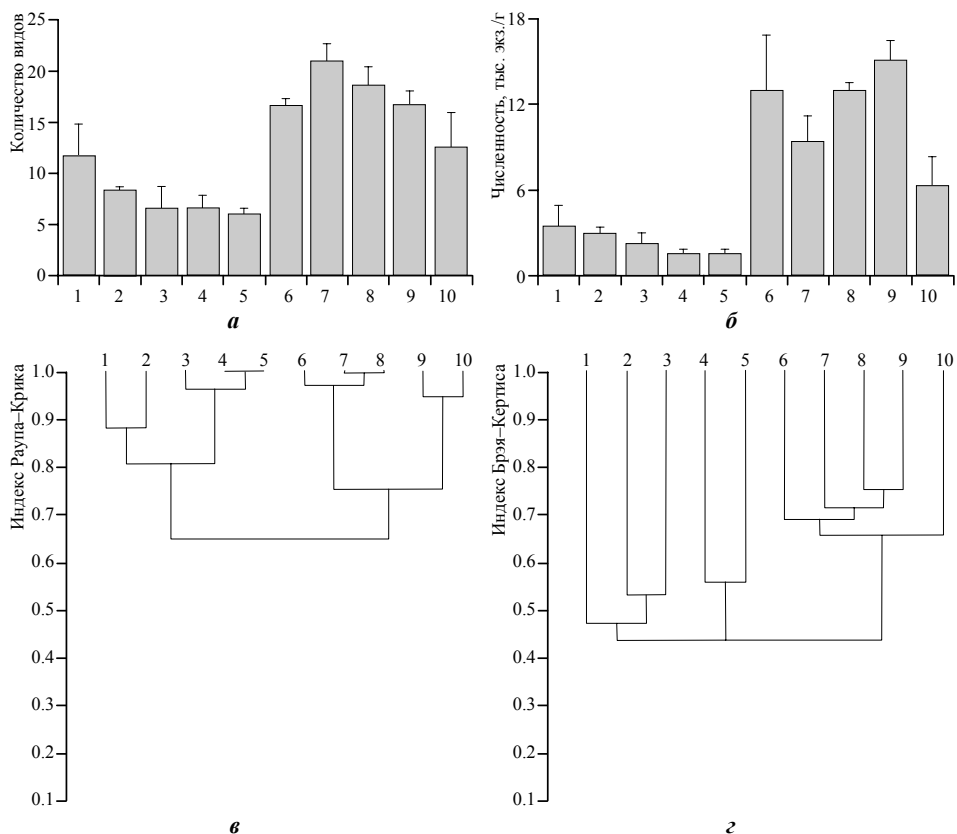


Рис. 4. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов реогенной окраины по видовому составу (в) и видовой структуре (з); 1 – 10 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, в)

Терригенный гемизэктон (см. рис. 1, з). По видовому богатству (рис. 5, а) локальные сообщества находятся на одном уровне со слабой выраженной (недостовой) тенденцией к снижению от водной среды к наземной. Обилие раковинок (рис. 5, б) достоверно ($p = 0.08$) выше в сообществах водных участков (12.8 – 34.1 тыс. экз./г), чем в наземных (1.2 – 6.8 тыс. экз./г).

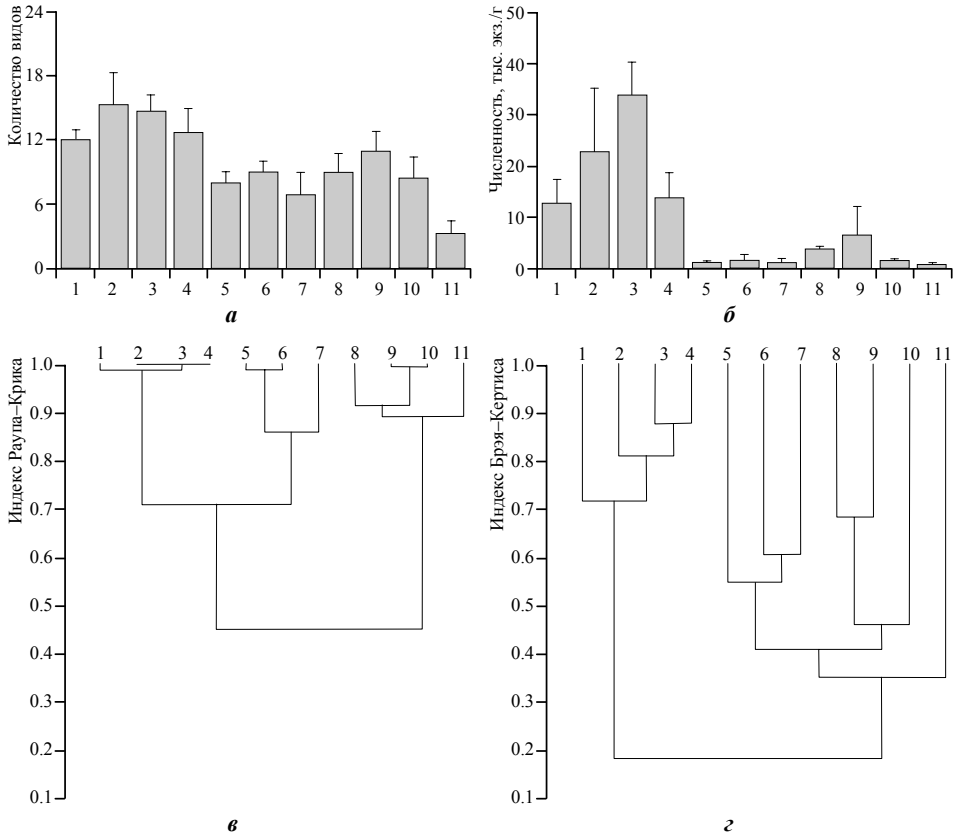


Рис. 5. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов реогенной окраины по видовому составу (в) и видовой структуре (з); 1 – 10 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, в)

По видовому составу (рис. 5, в) выделяются 3 группы локальных сообществ. Для водных участков (линии 1 – 4) характерны представители гидрофильных таксонов *Diffugia elegans*, *D. shurmanni*, *D. petricola*, *Cyphoderia ampulla*, для наземных (линии 8 – 11) – эврибионтные и педобионтные виды *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *C. orbicularis*. В переходной зоне (линии 5 – 7) список

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

видов включает некоторые пресноводные и наземных формы. По видовой структуре (рис. 5, *з*) сообщества распределяются на водные с доминированием гидрофилов *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia elegans*, *D. shurmanni* и наземные (включая контактную зону) с преобладанием педо- и эврибионтных видов *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *C. orbicularis*, *Euglypha rotunda*, *E. tuberculata*, *Pseudodiffflugia gracillis*, *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*.

Реогенный гемизкотон (см. рис. 1, *д*). Видовое богатство (рис. 6, *а*) несущественно различается в локальных сообществах трансекты, однако слабо выражена тенденция его возрастания в переходной зоне. Изменения численности корневожек (рис. 6, *б*) имеет сходную тенденцию. Минимальное значение (0.1 тыс. экз./г) отмечено на наземном участке (биотоп 8), максимальное (0.7 – 1.3 тыс. экз./г) – в зоне уреза воды и приурезных зонах (линии 3 – 7).

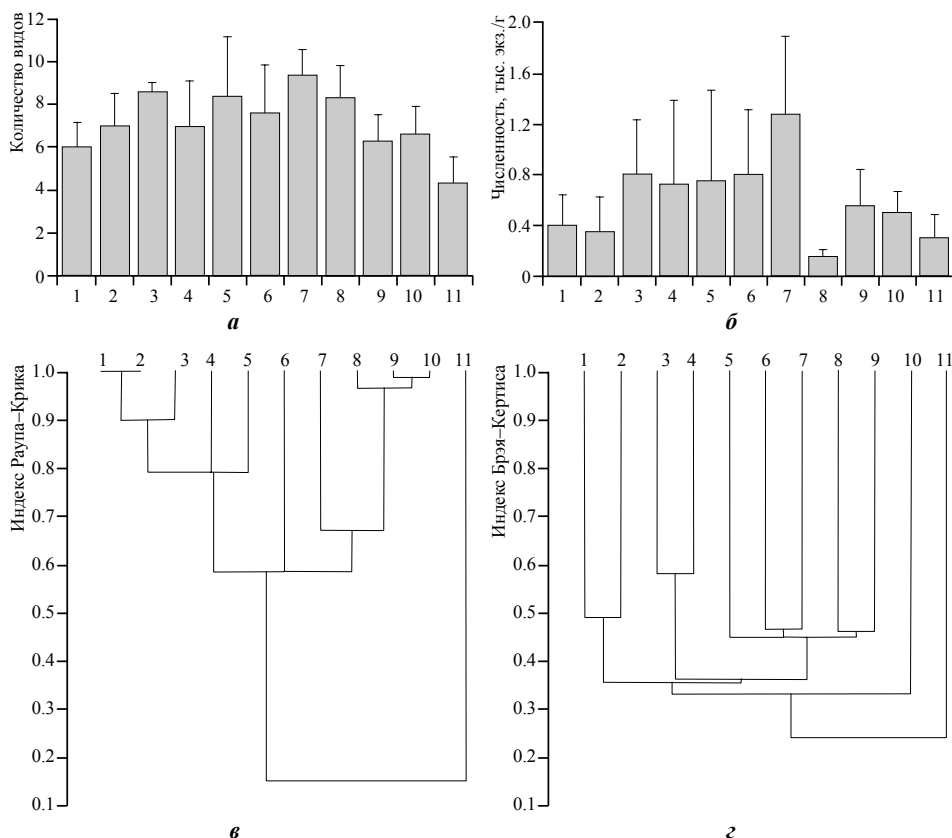


Рис. 6. Изменение видового богатства (*а*), обилия (*б*) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов реогенного гемизкотона по видовому составу (*в*) и видовой структуре (*з*); 1 – 11 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, *д*)

Видовой состав раковинных амёб на трансекте весьма однороден (рис. 6, в). Условная граница проходит на уровне линии 6, следующей за контактной зоной. Наиболее сильно отличается локальное сообщество биотопа 11, где обнаружено 3 специфические формы аквального происхождения (*Centropyxis aculeata oblonga*, *Diffflugia lineare*, *Netzelia oviformis*), что указывает на существенную переувлажненность всего гемизкотона. В целом видовой состав во всех локальных сообществах трансекты образован видами как водного, так и наземного происхождения. Состав доминирующей группировки (рис. 6, з) также не изменяется направленно и имеет смешанный состав, включая *Plagiopyxis penardi*, *P. callida*, *Centropyxis cassis*, *C. elongata*, *C. aculeata*, *C. aerophila*, *C. orbicularis*, *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia elegans*, *D. penardi*, *D. shurmanni*, *Pseudodiffflugia gracilis*. При этом, как наземные формы могут доминировать в водной среде, так и водные организмы в отдельных случаях массово развиваются в наземных биотопах.

Полный экотон (см. рис. 1, е). Видовое богатство (рис. 7, а) вдоль трансекты различается недостоверно. Максимальная величина (28 видов) отмечена на наземном участке (линия 11) и снижается (до 11 видов) по мере приближении к приурезовой зоне. Изменения обилия характеризуются аналогичными тенденциями (рис. 7, б) с абсолютным максимумом на линии 11 (более 60 тыс. экз./г). Достоверно ($p = 0.08$) более высокая численность раковинок (до 18.9 тыс. экз./г) формируется в водных местообитаниях по сравнению с наземными (0.6 – 0.8 тыс. экз./г).

В пределах полного экотона обнаружено максимальное количество видов (64) по сравнению с другими типами граничных структур. По видовому составу сообщества (рис. 7, в) объединяются в 2 большие группы – первая объединяет все водные биотопы (включая контактную зону), вторая – наземные. При этом обе группы весьма неоднородны, что свидетельствует о существовании разнотипных ярко выраженных участков, сменяющих друг друга вдоль полного экотона. Важно, что в контактной зоне (линии 4 – 5) формируется переходный тип сообществ, включающий как представителей водных родов *Diffflugia*, *Cyphoderia*, так и наземных *Centropyxis*, *Trinema*.

Количество доминантов в различных локальных сообществах невелико (5 – 6 видов). По видовой структуре (рис. 7, з) сообщества разделяются на 2 группы. В наземных биотопах доминируют эврибионты и геофилы *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Trinema lineare*. В водных участках массовы гидрофильные виды *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia ampulla*, *D. globulosa*, *D. elegans*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для выделения маргинальных структур биоценозов предложено несколько критериев (Козлова и др., 1997; Корганова, 1999; Ермохин, 2007): 1) наличие переходных форм в зоне контакта двух сред; 2) наличие функционального контакта, показывающее возможность возникновения различных экологических связей в переходной зоне; 3) преобладание по биомассе амфибионтных и гетеротопных форм, показывающее пространственное распределение видов, адаптированных только к существованию в переходных зонах, хотя бы в одной стадии онтогенеза; 4) полидоминантность сообщества; 5) возрастание численности и видового разно-

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЁБ

образа, причиной чего является обилие экологических ниш в переходной зоне между контактирующими биоценозами по сравнению с внутренними участками.

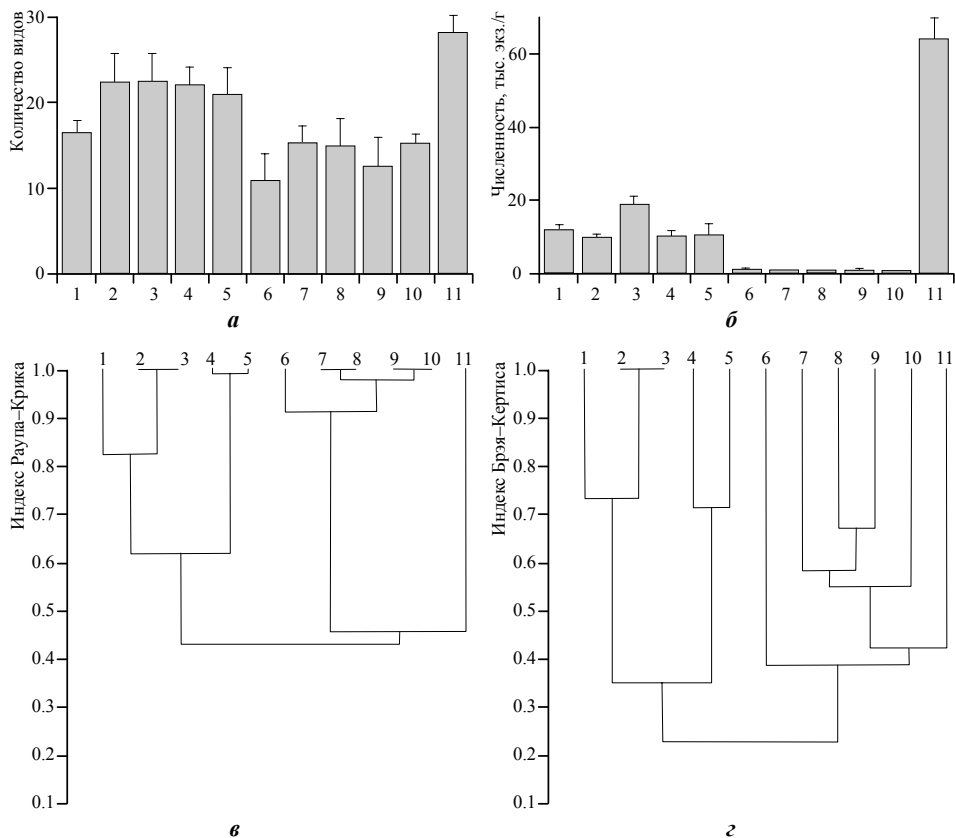


Рис. 7. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов полного экотона по видовому составу (в) и видовой структуре (z); 1 – 11 линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, е)

Проблемой изучения проявления эффекта экотона в сообществе раковинных амёб занимался чешский протозоолог В. Балик (Balík, 1996 a, b). При изучении границы «луг – ельник» краевой эффект в сообществе простейших был слабо выражен. Напротив, на границах в микромасштабе «мох – почвенная подстилка», «мох – лишайник» автор обнаружил ярко выраженный краевой эффект.

В настоящей работе нами исследованы основные типы границ, выделенных по геоморфологическим и фитоценотическим критериям (Ермохин, 2007) в зоне контакта «река – суша» р. Медведица. Во всех типах исследованных границ про-

исходит распределение локальных сообществ на группы водных и наземных участков (см. рис. 2 – 7). В локальных сообществах раковинных амёб, формирующихся на водных участках, преобладали типичные гидрофильные виды, характерные для пресноводных водоёмов и водотоков (Мазей, Цыганов, 2006 *a, б*) из родов *Arcella*, *Cyphoderia*, *Diffugia*. В сообществах из наземных участков преобладали педо- и эврибионтные виды, относящиеся к родам *Centropyxis*, *Plagiopyxis*, *Trinema*.

Наиболее четко разделение типов сообществ без морфологического перекрытия происходит на новой границе, где практически отсутствует почвенный покров, происходит сильное изменение режима влажности и размывание береговой линии, так как практически полностью отсутствует растительность, а следовательно, грунт не закрепляется и органическое вещество смывается течением. Сообщество из контактной зоны и по видовому составу, и по структуре ближе к наземным, чем к водным и существенно депрессированно по обилию и видовому богатству.

Довольно четкое разделение типов сообществ происходит на терригенной и реогенной окраинах, где также затруднены контакты между организмами соседних биотопов и, следовательно, ослаблен биогенный обмен веществом между наземными и водными биоценозами. Кроме того, для терригенной окраины характерен профиль берега с относительно резким увеличением глубины. При сезонных колебаниях уровня воды в водоёме происходит значительное изменение условий увлажнения, температуры и содержания питательных веществ, а это, в свою очередь, является лимитирующим фактором для развития переходного типа сообществ в приустьевой зоне водоёма, где происходит смена сред. Интересно, что локальное сообщество раковинных амёб, формирующееся в зоне контакта на терригенной окраине, ближе по видовому составу и структуре к наземным ценозам, а на реогенной окраине, напротив, к водной.

Для терригенного и реогенного гемизкотонов характерной особенностью является то, что в контактной зоне начинает формироваться переходный тип сообщества между наземным и водным. На данных типах границ происходит проникновение организмов в смежные биотопы, развиваются фитоценозы, а следовательно, формируется почвенный покров, который закрепляется корнями растений. Таким образом, грунты стабилизируются и обогащаются органическим веществом, что способствует нормальному формированию условий, пригодных для существования сообществ корненожек.

Наиболее выровненная структура сообщества раковинных амёб наблюдается в полном экотоне. Условия обитания для простейших здесь наиболее благоприятны. Течение на данном участке реки небольшое. Хорошо развивается как наземная, так и водная растительность. Формируется хорошо развитый почвенный покров, происходит обмен веществами и энергией. Условия сменяются плавно. При этом действуют факторы, способствующие взаимному проникновению организмов в смежные биотопы, что и отражается на структурной дифференциации сообществ раковинных корненожек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе исследованы закономерности изменения видового богатства, обилия, видового состава и видовой структуры сообществ раковинных амёб вдоль шести типов границ «вода – суша» в р. Медведица (бассейн р. Дон): новая граница, реогенная и терригенная окраины, реогенный и терригенный гемизкотоны, полный экотон. На всех типах границ локальные сообщества корненожек разделяются на наземные и водные варианты. В водных типах сообществ доминируют представители гидрофильных видов из родов *Arcella*, *Diffflugia*, *Cyphoderia*, *Pseudodiffflugia*. Для наземных сообществ характерны представители педо- и эврибионтных групп из родов *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*, *Trinema*. В пограничных зонах снижается обилие и видовое богатство раковинных амёб. Наиболее четкое (дискретное) разделение типов сообществ происходит на новой границе и окраинах. В гемизкотонах и полном экотоне наблюдается плавная смена типов сообществ от водных к наземным и формируется зона перекрывания с переходным типом сообщества.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 10-04-00496-а и 10-04-91155-ГФЕН-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ермохин М. В. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзоообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов : тематические лекции и материалы I Междунар. школы-конф. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 101 – 129.

Залетаев В. С. Мировая сеть экотонов, ее функция в биосфере и роль в глобальных изменениях // Экотоны в биосфере. М. : РАСХН, 1997. С. 77 – 89.

Козлова Г. И., Горбовская А. А., Третьяков В. Ю. Экотон поймы озера и его взаимодействие с водной системой // Экосистема озера Ильмень и его поймы. СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 1997. С. 97 – 150.

Корганова Г. А. Организация почвенных сообществ раковинных амёб (Protozoa, Testacea) // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 12. С. 1396 – 1406.

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

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

Мазей Ю. А., Цыганов А. Н. Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 1. Фауна и морфоэкологические особенности видов // Зоол. журн. 2006 а. Т. 85. С. 1267 – 1280.

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

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. М. : Логос, 2002. 264 с.

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

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

Camarero J., Gutierrez E., Fortin M.-J. Spatial patterns of plant richness across treeline ecotones in the Pyrenees reveal different locations for richness and tree cover boundaries // *Global Ecology and Biogeography*. 2006. Vol. 15, № 2. P. 182 – 191.

Fagan W., Fortin M.-J., Soykan C. Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analyses of ecological boundaries // *BioScience*. 2003. Vol. 53, № 8. P. 730 – 738.

Fortin M.-J., Olson R.J., Ferson S., Iverson L., Hunsaker C., Edwards G., Levine D., Butera K., Klemas V. Issues related to the detection of boundaries // *Landscape Ecology*. 2000. Vol. 15. P. 453 – 466.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST : Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologica electronica*. 2001. Vol. 4, iss. 1. P. 1 – 9.

Kolasa J., Zalewski M. Notes on ecotone attributes and functions // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 303. P. 1 – 7.

McClain M., Boyer E., Dent L., Gergel S., Grimm N., Groffman P., Hart S., Harvey J., Johnston C., Mayorga E., McDowell W., Pinay G. Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems // *Ecosystems*. 2003. Vol. 6. P. 301 – 312.

Naiman R., Decamps H. The ecology of interfaces : riparian zones // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1997. Vol. 28. P. 621 – 658.

Naiman R., Decamps H., Pollock M. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity // *Ecol. Appl.* 1993. Vol. 3. P. 203 – 212.

Pinay G., Decamps H., Chauvet E., Fustec E. Functions of ecotones in fluvial systems // *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones / eds. R. Naiman, H. Decamps*. Paris : Parthenon Publ. Group, 1990. P. 141 – 169.

Tabacchi E., Planty-Tabacchi A.-M., Deamps O. Continuity and discontinuity of the riparian vegetation along a fluvial corridor // *Landscape Ecology*. 1990. Vol. 5. P. 9 – 20.

Wang W., Yin Ch. The boundary filtration effect of reed-dominated ecotones under water level fluctuations // *Wetlands Ecology and Management*. 2002. Vol. 16, № 1. P. 65 – 76.

Ward W., Stanford J. The serial discontinuity concept : extending the model to floodplain rivers // *Regulated Rivers : Research and Management*. 1995. Vol. 10, № 2 – 4. P. 159 – 168.

Ward J., Tockner K., Arscott D., Claret C. Riverine landscape diversity // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47, № 4. P. 517 – 539.