

На правах рукописи



Куркина Ирина Владимировна

РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ ОЛИГОТРОФНЫХ БОЛОТ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

03.02.04 – зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2012

Работа выполнена в лаборатории геоинформационных технологий отделения геофизических исследований Учреждения Российской академии наук Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения РАН

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор
Бобров Анатолий Александрович

кандидат биологических наук
Прейс Юлия Ивановна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Бабенко Андрей Сергеевич

доктор биологических наук, профессор
Мазей Юрий Александрович

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова Российской академии наук

Защита состоится «16» февраля 2012 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ФГБОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36.
Факс: (3822)529853, 529840

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан « » января 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета, доктор биологических наук



В. П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Раковинные амёбы (Amoebozoa et Rhizaria), или тестации, – одноклеточные организмы, широко распространённые по всему земному шару и обитающие в различных типах почв, пресных и морских водоёмах. Раковинные амёбы являются элементом нанофауны почв и занимают важное место в трофических цепях в составе почвенной биоты, способствуя деструкции целлюлозы и лигнина, участвуя в высвобождении азота при разложении грибного мицелия, обеспечивая биогенную аккумуляцию элементов минерального питания растений и микроорганизмов [Гельцер и др., 1985]. На олиготрофных болотах раковинные амёбы вносят существенный вклад в формирование минеральной части торфяных болотных почв [Алексеев, 1984].

Раковинные амёбы используются в палеоэкологических исследованиях для реконструкции водного режима болот в различных странах Северной Америки и Европы [Charman, Warner, 1992; Booth et al., 2006; Schnitchen et al., 2006 и др.]. Повышенное внимание к раковинным амёбам обусловлено разработкой методов количественной экологии, позволяющих проводить реконструкцию условий среды на количественном уровне [Mitchell et al., 2008].

В России исследования раковинных амёб болот проведены на качественном уровне, преимущественно в Европейской части [Алексеев, 1984; Bobrov et al., 1995; Мазей, Бубнова, 2008 и др.]. Известна только одна работа с количественной оценкой их экологических предпочтений [Бобров и др., 2002]. Палеоэкологические исследования с использованием анализа раковинных амёб единичны, проведены на качественном уровне [Bobrov, Minaeva, 2000; Бобров, 2003; Andreev et al., 2004 и др.]. По Западной Сибири существуют отдельные сведения о раковинных амёбах, населяющих болота, которые имеют описательный характер [Ратькова, 1970; Рахлеева, 2002; Булатова, 2004; Чернышов, 2010].

Цель исследования: выявить видовое разнообразие раковинных амёб и установить закономерности распространения видов относительно уровня болотных вод в олиготрофных болотах Западно-Сибирской равнины.

Задачи, поставленные в исследовании:

- изучить видовой состав и структуру сообществ раковинных амёб в типичных микроландшафтах олиготрофных болот Западной Сибири и в торфяных отложениях олиготрофного болота;
- определить оптимумы видов раковинных амёб по уровню болотных вод;
- установить закономерности формирования сообществ раковинных амёб на уровне широтной ландшафтно-географической зоны, микроландшафта, микрорельефа;
- провести реконструкцию водного режима болота по видовому составу и плотности сообществ раковинных амёб.

Научная новизна работы. 14 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб обнаружены на олиготрофных болотах Западной Сибири впервые.

Выявлены характерные видовые комплексы раковинных амёб на олиготрофных болотах Западно-Сибирской равнины.

Впервые для территории Западной Сибири: 1) определены количественные видовые оптимумы раковинных амёб по уровню болотных вод; 2) проведен ризоподный анализ торфяного разреза болота подзоны южной тайги; 3) на основе полученных оптимумов видов раковинных амёб проведена количественная реконструкция уровней болотных вод в торфяной залежи голоценового возраста.

Впервые предложено реконструировать степень облесенности болота в палеоэкологическом исследовании по доле относительного обилия в сообществе раковинных амёб видов, содержащих симбиотические зоохлореллы.

Практическая значимость работы. Результаты работы могут быть использованы в палеоэкологических исследованиях торфяных отложений возрастом до 11 тысяч лет и более для реконструкции водного режима болот. Данные по видовой структуре сообществ раковинных амёб в различных типах местообитаний могут быть использованы в мониторинге современного состояния болотных систем на территории Западной Сибири.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Видовой состав раковинных амёб характеризуется постоянством сочетаний видов и их долей относительного обилия в разных микроместообитаниях олиготрофных болот.

2. Изменение различных показателей структуры сообществ раковинных амёб проявляется на разных уровнях исследования: на уровне широтной ландшафтно-географической зоны – плотность населения, видовое разнообразие и видовое богатство; на уровне болотного микроландшафта – качественный видовой состав сообщества; на уровне микрорельефа болота – относительные обилия видов.

Апробация результатов работы. Материалы исследования доложены на 6-ом Международном симпозиуме «Контроль и реабилитация окружающей среды» (Томск, 2008), X Международной научной школе-конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2008), 5-ом Международном Симпозиуме по раковинным амёбам (Монбилиар, 2009), Восьмом и Девятом Сибирском совещании по климато-экологическому мониторингу (Томск, 2009, 2011), VII Всероссийском симпозиуме «Контроль окружающей среды и климата «КОСК-2010»» (Томск, 2010), Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные вопросы географии и геологии» (Томск, 2010), VIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные проблемы биомониторинга и биоиндикации» (Киров, 2010), Второй Всероссийской (с международным участием) полевой школе по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых (Пенза, 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 1 статья в издании, рекомендованном ВАК РФ.

Структура диссертации. Диссертация изложена на 172 страницах, состоит из введения, шести глав и выводов, дополнена пятью приложениями.

Список литературы включает 199 источников, в том числе 107 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 52 рисунками и 8 таблицами. Приложения содержат перечень выявленных видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб и информацию о характерных видовых комплексах раковинных амеб в современных условиях и в торфяных отложениях болот.

Благодарности. За постоянную помощь в работе, обучение, ценные консультации автор искренне признателен своим научным руководителям доктору биологических наук, профессору А. А. Боброву и кандидату биологических наук Ю. И. Прейс. Автор выражает благодарность к.б.н. С. А. Николаевой, к.б.н. Д. А. Савчуку, к.б.н. У. А. Булатовой за обсуждение рукописи и ценные критические замечания, а также Н. К. Шныреву и Н. В. Климовой за помощь в сборе полевого материала в экспедициях. Автор благодарен всем сотрудникам Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, проявившим интерес к работе и оказавшим поддержку в ее выполнении.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Раковинные амебы болотных местообитаний, экология их сообществ и индикаторная роль в палеоэкологическом исследовании (обзор литературы)

В главе кратко изложена общая биологическая характеристика раковинных амеб, история их исследований в болотных местообитаниях. Обсуждается влияние на сообщества раковинных амеб абиотических факторов среды, среди которых лимитирующим являются гидрологические условия. Проанализированы ответные реакции сообществ тестаций на изменения условий среды и их значимость как индикаторов водного режима на болотах разных регионов земного шара. Обсуждается применение ризоподного анализа в палеоэкологических исследованиях. Приведена характеристика почвы как среды обитания и населяющих ее беспозвоночных, рассматривается специфика болотных почв, особое внимание уделено олиготрофным болотным почвам. Показана роль раковинных амеб как основных обитателей почв олиготрофных болот.

ГЛАВА 2. Объекты и методы исследований

В главе представлено описание природных и климатических условий районов исследований, находящихся на территории Западно-Сибирской равнины. В зоне лесотундры – это плоскобугристо-ложбинно-топяной комплекс (76°30' с.ш., 66°31' в.д.); в подзоне северной тайги – плоскобугристо-топяно-озерковый комплекс (74°32' с.ш., 63°47' в.д.); в подзоне средней тайги – болота Кондинской низменности (60°51' с.ш., 63°31' в.д.) и болото Кукушкино (60°58' с.ш., 70°11' в.д.); в подзоне южной тайги – Бакчарский болотный массив (56°03' и 56°57' с.ш., 82°22' и 82°42' в.д.). Торфяной разрез «Темное» глубиной 425 см заложен на олиготрофном болоте Темное (56°56' с.ш., 84°39' в.д.) в подзоне южной тайги.

Пробы мохового очеса отобраны на разных элементах микрорельефа болот, в южнотаежной подзоне – в микроландшафтах с различной степенью обле-

сенности. Всего проанализировано 115 проб мохового очеса, из них 16 – в лесотундре, 17 – в северной тайге, 15 – в средней тайге и 67 – в южной тайге.

В торфяном разрезе 81 проба отобрана выборочно с шагом 1 – 2 см для верхних 50 см и подряд с шагом 5 см для остальной его части (50–420 см).

Для выявления сообществ раковинных амёб готовили водную суспензию свежих проб очеса и торфа [Рахлеева, Корганова, 2005]. Капля полученной суспензии просматривалась под световым бинокулярным микроскопом МИКМЕД-2 при увеличении $\times 100$ и $\times 400$. Идентификация видов раковинных амёб осуществлялась при помощи практических руководств [Гельцер и др., 1985; Мазей, Цыганов, 2006]. В каждой пробе определено не менее 300 раковинок. Проведен расчет относительного обилия каждого вида. Также определены плотность, общая и каждого вида, в пересчете на 1 г абсолютно сухого вещества (а.с.в.).

Для всех проб мохового очеса определены рН водной вытяжки, зольность [ГОСТ 11306-83], для проб из южной тайги проведено измерение глубины уровня болотных вод (УБВ) в каждом микроместообитании (сентябрь, 2008 г.).

Для видов тестаций, встреченных в трех и более пробах очеса болот южной тайги, определены оптимумы по отношению к УБВ и толерантность. Видовой оптимум рассчитан как взвешенное среднее значение УБВ с учетом плотности вида в 1 г а.с.в., а толерантность – как среднее квадратическое отклонение взвешенного среднего [ter Braak, van Dam, 1989].

Погрешность вычисления значения УБВ по оптимумам раковинных амёб определена на основе массива данных по их сообществам в моховом очесе. При этом для каждой исследованной пробы очеса в южнотаежной подзоне рассчитано значение УБВ по оптимумам раковинных амёб и проведено его сравнение со значением УБВ, измеренным во время отбора пробы. При расчете значения УБВ для каждой отдельной пробы она исключалась из процесса вычислений, чтобы убрать влияние кольцевого аргумента. Так, УБВ рассчитывался для пробы по данным всех оставшихся. Погрешность вычисления УБВ выражена как среднее квадратичное отклонение рассчитанных и измеренных значений.

Для выявления степени воздействия абиотических факторов на структуру сообществ раковинных амёб, а также поиска наибольших вариаций показателей структуры их сообществ на разных уровнях исследования проведен канонический корреспондентский анализ. Структура сообществ раковинных амёб выражена как в относительных обилиях видов, так и в плотности их населения.

Видовое разнообразие сообществ раковинных амёб оценивалось при помощи индекса Шеннона и показателя выровненности структуры сообщества.

Для оценки сходства сообществ между собой по видовому составу использован индекс сходства Раупа-Крика, а с учетом относительного обилия каждого вида – индекс сходства Мориситы.

Сравнение и определение значимости различий между выборками данных проведено при помощи непараметрического теста U-критерия Манна-Уиттни при уровне 95 %.

Для анализа данных использованы программные приложения Statistica 6.0, PAST 1.87, Tilia 2.0.2.

ГЛАВА 3. Видовой состав и структура сообществ раковинных амёб олиготрофных болот Западной Сибири в современных условиях

В олиготрофных болотах Западно-Сибирской равнины выявлено 95 видов, форм и вариететов раковинных амёб из 24 родов, 13 семейств в современных условиях. 14 видов и внутривидовых форм обнаружены в олиготрофных болотах Западной Сибири впервые.

Список видов раковинных амёб олиготрофных болот Западной Сибири

* – виды, впервые отмеченные для олиготрофных болот Западной Сибири;

иерархичность системы отражена в разном количестве точек отступа от левого края (точки отступа обозначены «•») [Adl et al., 2005]

АМОЕВОЗОА Luehe, 1913, emend. Cavalier-Smith, 1998

•Tubulinea Smirnov in Adl et al., 2005

••Testacealobosia De Saedeleer, 1934

•••Arcellinida Kent, 1880

Сем.: Arcellidae Ehrenberg, 1843

Arcella arenaria Greeff, 1866

A. arenaria v. *compressa* Chardez, 1974

A. arenaria v. *sphagnicola* f. *undulata* Decloitre

A. artocrea v. *pseudocatinus* Deflandre, 1928

A. catinus Penard, 1890

A. catinus v. *sphaerocysta* Deflandre, 1928

A. discoides Ehrenberg, 1843

A. discoides v. *pseudovulgaris undulata* Deflandre, 1928

A. discoides v. *scutelliformis* Playfair, 1918

A. jurassica Olivier, 1945

A. rotundata Playfair, 1918

A. rotundata v. *aplanata* Grospietsch, 1954

A. rotundata v. *stenostoma* Deflandre, 1928

A. rotundata v. *stenostoma* f. *undulata* Deflandre, 1928

A. vulgaris Ehrenberg, 1830

A. vulgaris v. *polymorpha* Deflandre, 1928

Сем.: Centropyxidae Jung, 1942

Centropyxis aculeata (Ehrenberg, 1838) Stein, 1857

C. aerophila Deflandre, 1929

C. constricta v. *minima* Decloitre, 1954

C. ecornis (Ehrenberg, 1841) Leidy, 1879

C. laevigata Penard, 1890

C. sylvatica (Deflandre, 1929) Bonnet et Thomas, 1955

C. sylvatica v. *minor* Bonnet et Thomas, 1955

Cyclopyxis eurystoma Deflandre, 1929

C. eurystoma v. *parvula* Bonnet et Thomas, 1960

Trigonopyxis arcula (Leidy, 1879) Penard, 1912

T. minuta Schoenborn et Peschke, 1988

Сем.: Plagiopyxidae Bonnet et Thomas, 1960

Bullinularia indica (Penard, 1911) Deflandre, 1953

B. indica v. *minor* (Penard, 1911) Deflandre, 1953
Plagiopyxis labiata Penard, 1910
 Cem.: Diffugiidae Wallich, 1864
 **Diffugia angulostoma* Gauthier-Lievre et Thomas, 1958
D. bacillifera Penard, 1890
D. bacilliarum Perty, 1849
D. globulosa Dujardin, 1837
D. globulus (Ehrenberg, 1848) Hopkinson, 1909
 **D. leidy* Wailes, 1912
D. penardi (Penard, 1890) Hopkinson, 1909
 Cem.: Heleoperidae Jung, 1942
Heleopera petricola Leidy, 1879
H. petricola v. *amethystea* Penard, 1902
H. sylvatica Penard, 1890
 Cem.: Hyalospheniidae Schultze, 1877
Hyalosphenia elegans Leidy, 1879
H. papilio Leidy, 1875
H. papilio v. *stenostoma* Deflandre, 1931
 Cem.: Nebelidae Taranek, 1882
Nebela bohémica Taranek, 1882
 **N. carinata* (Archer, 1867) Leidy, 1879
N. collaris (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879
 **N. marginata* Penard, 1902
N. militaris Penard, 1890
N. tenella Penard, 1893
N. tinctoria (Leidy, 1879) Awerintzew, 1906
Schoenbornia humicola (Schoenborn, 1964) Decloitre, 1964
 **S. smithi* Beyens et Chardez, 1997
 Cem.: Phryganellidae Jung, 1942
Phryganella acropodia (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909
 **Ph. acropodia* v. *australica* Playfair, 1917
Ph. hemisphaerica Penard, 1902
 Cem.: Cryptodiffugiidae Jung, 1942
 **Cryptodiffugia bassini* Bobrov, 2001
 **C. c.f. voigti* Schmidt, 1926
 **Diffugiella minuta* Playfair, 1917
D. oviformis Bonnet et Thomas, 1955
D. oviformis f. *fusca* Penard, 1890
 **D. sacculus* v. *sakotschawi* Tarnogradski, 1959
 RHIZARIA Cavalier-Smith, 2002
 •Cercozoa Cavalier-Smith, 1998, emend. Adl et al., 2005
 ••Silicofilosea Adl et al., 2005 [Imbricatea Cavalier-Smith and Chao, 2003]
 •••Euglyphida
 Cem.: Euglyphidae Wallich, 1864
Assulina muscorum Greef, 1888

A. muscorum v. *stenostoma* Schoenborn, 1964
A. seminulum (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879
Euglypha anodonta v. *magna* Schoenborn, 1964
E. ciliata f. *glabra* Wailes, 1915
E. compressa Carter, 1864
E. compressa f. *glabra* Wailes, 1915
E. cristata Leidy, 1879
E. cristata v. *decora* Jung, 1942
E. cuspidata Bonnet, 1959
**E. denticulata* Brown, 1912
E. filifera Penard, 1890
E. rotunda Wailes, 1915
E. strigosa (Ehrenberg, 1871) Leidy, 1878
E. strigosa f. *glabra* Wailes, 1928
E. tuberculata Dujardin, 1841
E. tuberculata v. *minor* Taranek, 1882
**Placocista jurassica* Penard, 1905
P. lens Penard, 1899
P. spinosa (Carter, 1865) Leidy, 1879
**Sphenoderia lenta* Schlumberger, 1845
Tracheleuglypha dentata (Vejdovsky, 1882) Deflandre, 1928
Сем.: Trinematidae Hoogenraad et de Groot, 1940
Corythion delamarei Bonnet, Thomas, 1960
C. dubium Taranek, 1881
C. dubium v. *orbicularis* Penard, 1910
C. pulchellum Penard, 1890
Trinema complanatum Penard, 1890
T. enchelys (Ehrenberg, 1938) Leidy, 1878
T. lineare Penard, 1890
T. lineare v. *truncatum* Chardez, 1964
T. penardi Thomas et Chardez, 1958
••Incertae Sedis Cercozoa: Сем.: Amphitremidae Poche, 1913
Archerella flavum (Archer, 1877) Loeblich et Tappan, 1961
**Amphitrema wrightianum* Archer, 1869
••Incertae Sedis Cercozoa: Сем.: Pseudodifflugiidae de Saedeleer, 1934
Pseudodifflugia gracilis v. *terricola* Bonnet et Thomas, 1960

Наиболее представлены по богатству родов и видов семейства Centropyxidae, Euglyphidae, Nebelidae, Trinematidae, Cryptodifflugiidae; по видовому богатству – роды *Arcella*, *Euglypha*, а также *Centropyxis*, *Difflugia*, *Nebela*.

По относительному обилию и по встречаемости наиболее представленными оказались семейства Hyalospheniidae, Euglyphidae, Trinematidae и Phryganellidae. Основной комплекс родов по относительному обилию составляют: *Corythion*, *Phryganella*, *Assulina*, *Hyalosphenia*, *Nebela*, *Archerella*, *Trinema*, *Euglypha*, *Cryptodifflugia*, *Difflugiella*, *Schoenbornia*, *Arcella*.

В целом, по сравнению с данными других авторов по олиготрофным болотам Европейской части России и Европы [Tolonen et al., 1992; Woodland et al., 1998; Mitchell et al., 1999; Bobrov, Minaeva, 2000; Lamentowicz, Mitchell, 2005; Мазей и др., 2007] видовой состав сообществ тестаций имеет много общего. Основной список наиболее часто встречающихся и наиболее обильных видов совпадает. Отличие заключается в том, что на болотах Западной Сибири повышена частота встречаемости и доля относительного обилия представителей родов *Phryganella*, *Cryptodiffugia*, *Diffugiella*, *Schoenbornia*.

Доминантами являются 13 видов раковинных амеб: *Archerella flavum*, *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Diffugiella minuta*, *D. oviformis*, *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *Nebela militaris*, *N. tenella*, *Phryganella acropodia* v. *australiana*, *Ph. hemisphaerica*, *Schoenbornia smithi*, *Trinema lineare*. Их относительное обилие в сообществах варьирует от 15 до 79 %.

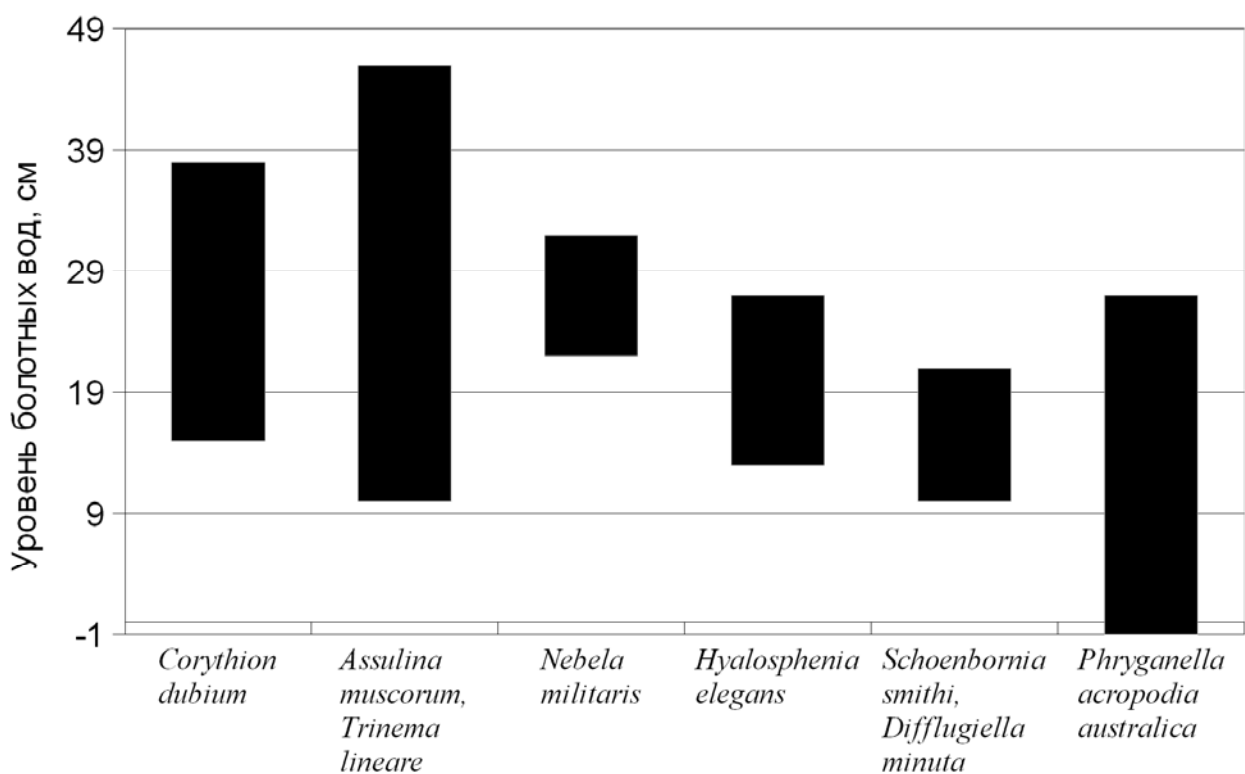
Замечено, что каждому доминанту соответствует определенная группировка видов, в которой каждый вид достигает определенной доли относительного обилия. Иногда одному и тому же доминанту при различной степени его доминирования соответствуют разные видовые группировки. Важно то, что при этом складывается характерный видовой комплекс с достаточно устойчивой структурой, которая постоянно повторяется в природных условиях. На основе анализа видового состава и относительного обилия видов всех исследованных сообществ раковинных амеб в очесе болот разработана система их характерных комплексов и вариантов. Характерные комплексы выделены по доминирующему или содоминирующим видам раковинных амеб. Остальные виды сообщества распределены по классам относительного обилия: 1) 10–15 %, 2) 5–10 %, 3) 1–5 %, 4) < 1 %. В комплексах выделены варианты по сходству состава сопутствующей группировки видов.

В каждой исследованной ландшафтно-географической зоне и подзоне выделено от 4 до 6 характерных видовых комплексов раковинных амеб.

По встречаемости комплексов при определенном значении УБВ в подзоне южной тайги, они выстроены в экологический ряд (рис. 1), где каждому комплексу присвоено название по соответствующему элементу микрорельефа.

Комплекс высоких сфагновых кочек с доминантами *Assulina muscorum* и *Trinema lineare* встречается только в облесенных болотных микроландшафтах. А комплекс сильных сфагновых понижений с доминантом *Phryganella acropodia* v. *australiana* отличается большим разнообразием вариантов и более богат типичными топяными видами тестаций из родов *Diffugia*, *Heleopera*, *Hyalosphenia*, *Nebela* в открытых микроландшафтах, в отличие от облесенных.

В разных ландшафтно-географических зонах и подзонах наблюдается сходство структуры выделенных характерных комплексов. Преобладают одни и те же виды: на повышениях микрорельефа – *Assulina muscorum*, *Trinema lineare*, *Corythion dubium*, на промежуточных элементах – *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *Nebela militaris*, в понижениях – *Phryganella acropodia* v. *australiana*, *Ph. hemisphaerica*, *Archerella flavum*, *Nebela tenella*. Отличия связаны с колебаниями долей относительного обилия отдельных часто встречающихся видов раковинных амеб друг относительно друга.



Характерные комплексы, названные по доминантам

Рисунок 1 – Диапазоны значений уровня болотных вод, при которых встречены характерные видовые комплексы тестаций на олиготрофных болотах южной тайги Западной Сибири

ГЛАВА 4. Проявление вариаций показателей структуры сообществ раковинных амёб на разных уровнях исследования на олиготрофных болотах Западной Сибири

Результаты канонического корреспондентского анализа показали, что наибольшие значимые ($p < 0,05$) вариации плотности и видового богатства сообществ раковинных амёб проявляются на уровне ландшафтно-географической зоны и подзоны. На уровне микроландшафта и элементов микрорельефа олиготрофных болот вариации данных двух показателей оказались незначимыми.

В пробах очеса олиготрофных болот Западной Сибири плотность населения раковинных амёб колеблется от 7 до 254 тыс. экз./г а.с.в. В моховом очесе при движении с севера на юг наблюдается тенденция увеличения среднего значения плотности сообществ раковинных амёб от 48 в зоне лесотундры до 103 тыс. экз./г а.с.в в южной тайге. Видовое богатство сообществ варьирует от 9 до 39 видов. Во всех исследованных ландшафтно-географических зонах и подзонах наблюдается повышение видового богатства с увеличением плотности сообществ раковинных амёб (рис. 2).

Для показателей разнообразия: индекса Шеннона и выровненности при помощи канонического корреспондентского анализа выявлены значимые ($p < 0,05$) вариации на уровне ландшафтно-географической зоны и на уровне микрорельефа болот. В сообществах раковинных амёб с повышением их плотности отмечено увеличение индекса Шеннона и выровненности. В южной тайге

формируются наиболее сложные по видовой структуре и выровненные сообщества раковинных амеб, отличающиеся наибольшей плотностью. По нашему мнению, это обусловлено улучшением температурного режима, а именно повышением среднегодовой температуры в подзоне южной тайги.

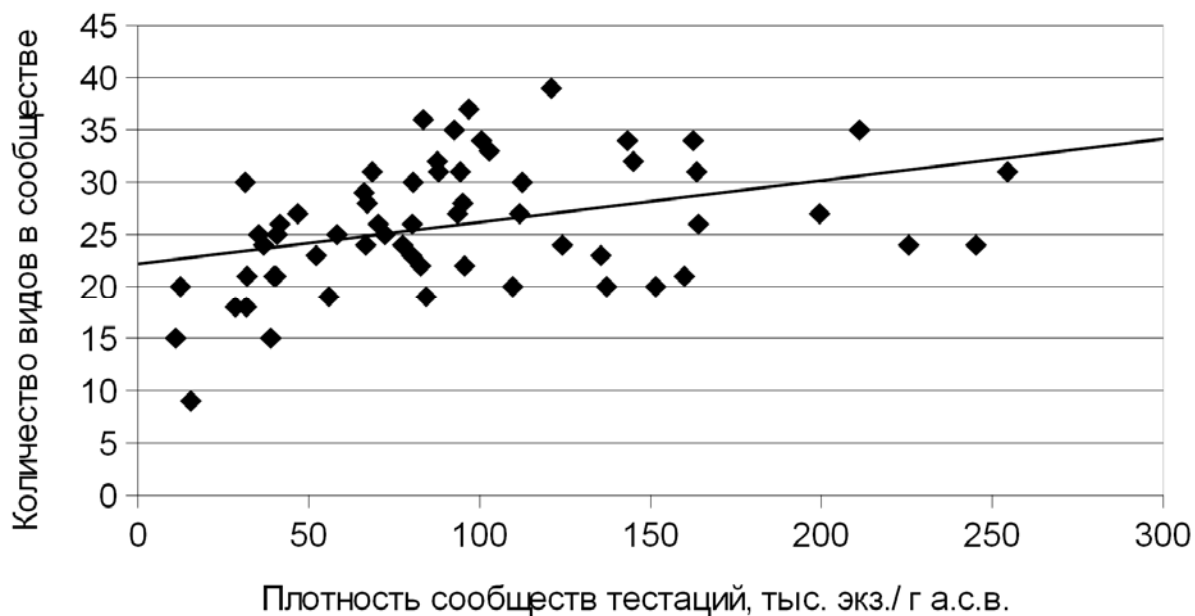


Рисунок 2 – Взаимосвязь плотности и видового богатства в сообществах раковинных амеб на олиготрофных болотах южной тайги Западной Сибири
Линией показан тренд линейной аппроксимации данных

На уровне микрорельефа наибольшими значениями индекса Шеннона и выровненности отличаются сообщества раковинных амеб, населяющие промежуточные элементы микрорельефа. По нашему мнению, это обусловлено эффектом экотона: в средних по обводненности условиях, характерных для промежуточных элементов микрорельефа, могут развиваться как гидрофильные, так и ксерофильные виды раковинных амеб.

Анализ встречаемости видов показал, что изменения видового состава сообществ раковинных амеб проявляются на всех исследованных уровнях: ландшафтно-географической зоны и подзоны, микроландшафта, микрорельефа.

На уровне ландшафтно-географической зоны и подзоны 6 видов раковинных амеб встречены исключительно в зоне лесотундры: *Arcella arenaria* v. *compressa*, *A. arenaria* v. *sphagnicola* f. *undulata*, *A. artocrea* v. *pseudocatinus*, *A. vulgaris* v. *polymorpha*, *Euglypha denticulata*, *Nebela marginata*; 2 вида: *Arcella vulgaris*, *Nebela collaris* – исключительно в подзоне северной тайги; 11 видов: *Arcella discoides*, *A. jurassica*, *A. rotundata* v. *aplanata*, *A. rotundata* v. *stenostoma*, *Assulina muscorum* v. *stenostoma*, *Centropyxis ecornis*, *C. sylvatica*, *Euglypha ciliata* f. *glabra*, *E. tuberculata*, *Hyalosphenia papilio* v. *stenostoma*, *Nebela bohemica* – исключительно в средней тайге; 10 видов: *Arcella arenaria*, *A. rotundata* v. *stenostoma* f. *undulata*, *Bullinularia indica*, *Cryptodiffugia bassini*, *Diffugiella sacculus* v. *sakotschawi*, *Schoenbornia humicola*, *Sphenoderia lenta*,

Tracheleuglypha dentata, *Trinema enchelys*, *T. penardi* – исключительно в южной тайге. Только для 2 видов раковинных амёб: *Heleopera petricola* и *Hyalosphenia papilio* выявлена тенденция увеличения их встречаемости при движении с севера на юг и уменьшения встречаемости для вида *Bullinularia indica* v. *minor*. Вероятнее всего, на данном уровне исследования проявляющиеся вариации видового состава сообществ раковинных амёб не значимы.

На уровне микроландшафта 7 видов раковинных амёб: *Diffflugia bacillifera*, *D. leidy*, *Euglypha cuspidata*, *E. filifera*, *Nebela carinata*, *Sphenoderia lenta*, *Tracheleuglypha dentata* обнаружены исключительно в открытых болотных микроландшафтах (топь, мочажина ГМК); 5 видов: *Arcella rotundata* v. *stenostoma* f. *undulata*, *Centropyxis constricta* v. *minima*, *Heleopera petricola* v. *amethystea*, *Phryganella acropodia*, *Trinema penardi* – исключительно в облесенных микроландшафтах (рослый рям); 4 вида: *Arcella arenaria*, *A. catinus* v. *sphaerocysta*, *A. discoides* v. *scutelliformis*, *Bullinularia indica* – исключительно в облесенных микроландшафтах с угнетенным древостоем (низкий рям, гряда ГМК).

На уровне микрорельефа 5 видов раковинных амёб: *Arcella arenaria* v. *compressa*, *A. rotundata* v. *aplanata*, *Centropyxis sylvatica*, *Euglypha denticulata*, *Nebela collaris* встречены исключительно на повышениях; 10 видов: *Arcella arenaria*, *A. rotundata* v. *stenostoma*, *Assulina muscorum* v. *stenostoma*, *Bullinularia indica*, *Centropyxis ecornis*, *Euglypha tuberculata*, *Hyalosphenia papilio* v. *stenostoma*, *Nebela bohémica*, *Trinema enchelys*, *T. Penardi* – исключительно на промежуточных элементах микрорельефа; 9 видов: *Arcella artocrea* v. *pseudocatinus*, *A. jurassica*, *A. vulgaris*, *A. vulgaris* v. *polymorpha*, *Diffflugia angulostoma*, *Euglypha ciliata* f. *glabra*, *E. filifera*, *Nebela marginata*, *Sphenoderia lenta* – исключительно в понижениях.

Что касается долей относительного обилия видов раковинных амёб, то их изменения тоже выявлены на всех уровнях исследования: ландшафтно-географической зоны и подзоны, микроландшафта, микрорельефа.

О вариациях относительного обилия видов раковинных амёб на уровне ландшафтно-географической зоны напрямую свидетельствуют вариации показателя выровненности их сообществ, связанного обратной зависимостью с показателем степени доминирования видов. В результате сравнительного анализа структуры аналогичных характерных видовых комплексов раковинных амёб в разных ландшафтно-географических зонах и подзонах выявлено увеличение доли относительного обилия доминантного вида при движении с юга на север. Вероятнее всего, это связано с повышением суровости условий среды.

По пробам болот южной тайги выявлены отличия по относительному обилию видов тестаций, содержащих симбиотические зеленые водоросли зоохлореллы, в разных микроландшафтах олиготрофных болот. К таким видам относятся *Archerella flavum*, *Amphitrema wrightianum*, *Hyalosphenia papilio*. В открытых микроландшафтах (топь, мочажина ГМК) их доля в сообществах была значимо выше (11,4 %), чем в облесенных (рослый и низкий рям, гряда ГМК) (5,2 %) (рис. 3). Мы считаем, что это обусловлено лучшими условиями освещенности открытых микроландшафтов.

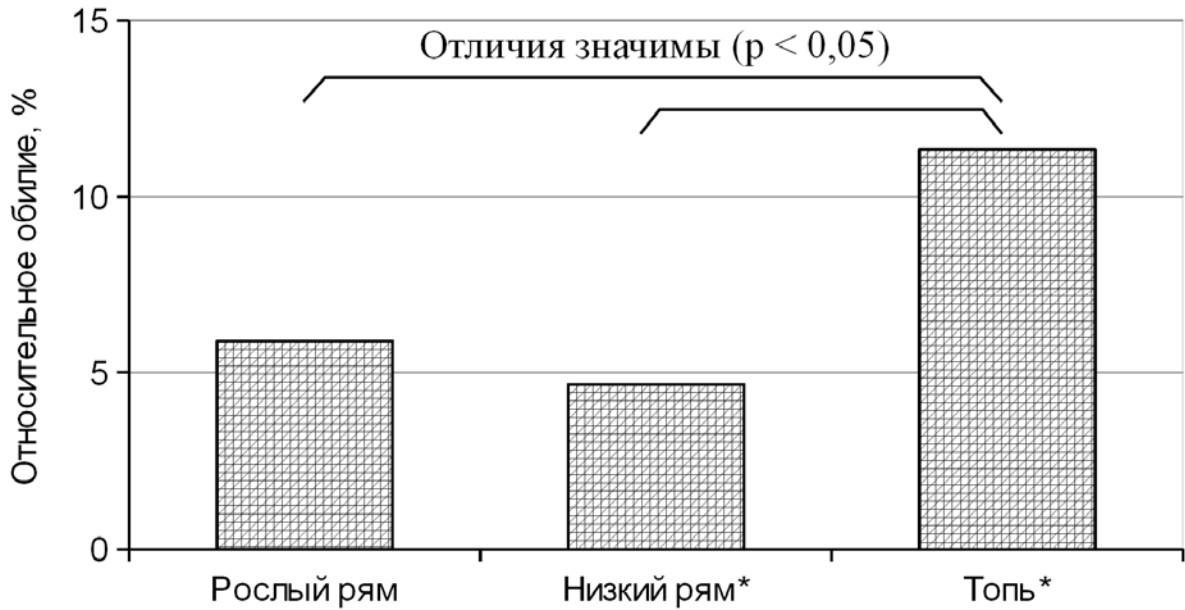


Рисунок 3 – Относительное обилие видов раковинных амёб, содержащих зоохлореллы, в облесенных (рямы) и открытых (топь) болотных микроландшафтах
 * – сообщества гряды ГМК присоединены к сообществам низкого ряма, а мочажины ГМК – к сообществам топи

Варьирование относительного обилия отдельных видов раковинных амёб на уровне элементов микрорельефа болот проявляется в структуре выделенных характерных видовых комплексов. Так, относительное обилие вида *Corythion dubium*, доминирующего (25–35 %) на кочках с очесом из гипновых мхов, не превышает 5 % на сфагновых кочках. Виды *Assulina muscorum* и *Trinema lineare*, доминирующие (15–28 %) в сообществах, населяющих повышения микрорельефа, имеют доли относительного обилия не более 10 % в сообществах понижений. А вид *Phryganella acropodia* v. *australica*, наоборот, – достигает относительного обилия 5–10 % на повышениях микрорельефа болот южной тайги, а в понижениях является доминантом (18–48 %).

Попарное сравнение сообществ раковинных амёб между собой при помощи индексов сходства показало, что на разных болотах и в разных болотных микроландшафтах, в основном, меняется видовой состав сообществ раковинных амёб. Это подтверждается тем, что на дендрограмме кластерного анализа сообщества из одного и того же микроландшафта (для южной тайги) и болота (для средней тайги) группируются между собой, только если для кластеризации используются расстояния, полученные на основе значений индекса сходства Раупа-Крика. В пределах одного болотного массива или болотного микроландшафта основные изменения в структуре сообществ связаны с вариациями относительного обилия отдельных видов раковинных амёб. Это подтверждается тем, что на дендрограмме кластерного анализа сообщества с одного и того же элемента микрорельефа группируются между собой независимо от типа микроландшафта или болота, только если для кластеризации используются расстояния, полученные на основе значений индекса сходства Мориситы. То есть, наи-

большие вариации видового состава сообществ раковинных амеб проявляются на уровне микроландшафта олиготрофных болот, а наибольшие вариации относительных обилий видов – на уровне элементов микрорельефа.

Таким образом, проявляющаяся значимость вариаций каждого показателя структуры сообществ раковинных амеб различна на разных уровнях исследования. Наибольшие изменения одних показателей структуры проявляются на одном уровне исследования, других – на другом.

ГЛАВА 5. Видовой состав и структура сообществ раковинных амеб торфяного разреза «Темное» (южная тайга, междуречье Оби и Чулыма, болото Темное)

Торфяной разрез «Темное» глубиной 425 см имеет возраст 8014 лет, состоит из нижнего слоя среднеразложившихся переходных травяных и древесно-травяных торфов и верхнего – слаборазложившихся верховых сфагновых торфов. Залежь имеет многочисленные прослойки, обогащенные остатками древесины, вересковых кустарничков, пушицы или *Sphagnum magellanicum*, топяных сфагновых мхов.

В торфяном разрезе «Темное» обнаружено 59 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб. Все эти виды часто встречаются в болотных местообитаниях в современных условиях (рис. 4). Сравнение видового состава сообществ раковинных амеб в торфяном разрезе с таковым в сообществах олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири в современных условиях показало отсутствие в сообществах разреза преимущественно представителей семейства *Euglyphidae*, раковинки которых, по данным ученых [Mitchell et al., 2008], отличаются низкой сохранностью. Кроме того, отсутствуют виды, которые в современных условиях на болотах исследуемой территории характеризуются низкой встречаемостью и малым относительным обилием.

10 видов раковинных амеб являются доминантами: *Archerella flavum*, *Arcella discoides* v. *scutelliformis*, *Assulina muscorum*, *Diffflugia globulosa*, *Difflogiella oviformis*, *D. sacculus* v. *sakotschawi*, *Nebela militaris*, *Pseudodifflogia gracilis* v. *terricola*, *Trigonopyxis minuta*, *Trinema lineare*; и 7 – содоминантами: *Arcella catinus*, *A. discoides* v. *pseudovulgaris*, *A. discoides* v. *foveosa*, *Difflogiella minuta*, *Heleopera petricola*, *Schoenbornia smithi*, *Trigonopyxis arcula* в сообществах торфяного разреза. Относительное обилие их достигает 10–60 %, а вида *Difflogiella oviformis* даже 70–90 %. По доминирующим видам выделено 12 характерных видовых комплексов раковинных амеб в торфяной залежи. Обнаружено высокое сходство структуры этих комплексов с выделенными комплексами в современных условиях. Отличия связаны с повышенной долей обилия видов *Trigonopyxis minuta* и *Difflogiella sacculus* v. *sakotschawi* в сообществах разреза «Темное». Возможно, это обусловлено тем, что сообщества раковинных амеб в моховом очесе болот и сообщества торфяных отложений исследованы на разных болотных массивах, которые могут различаться по уровню обводненности и химическому составу болотных вод.

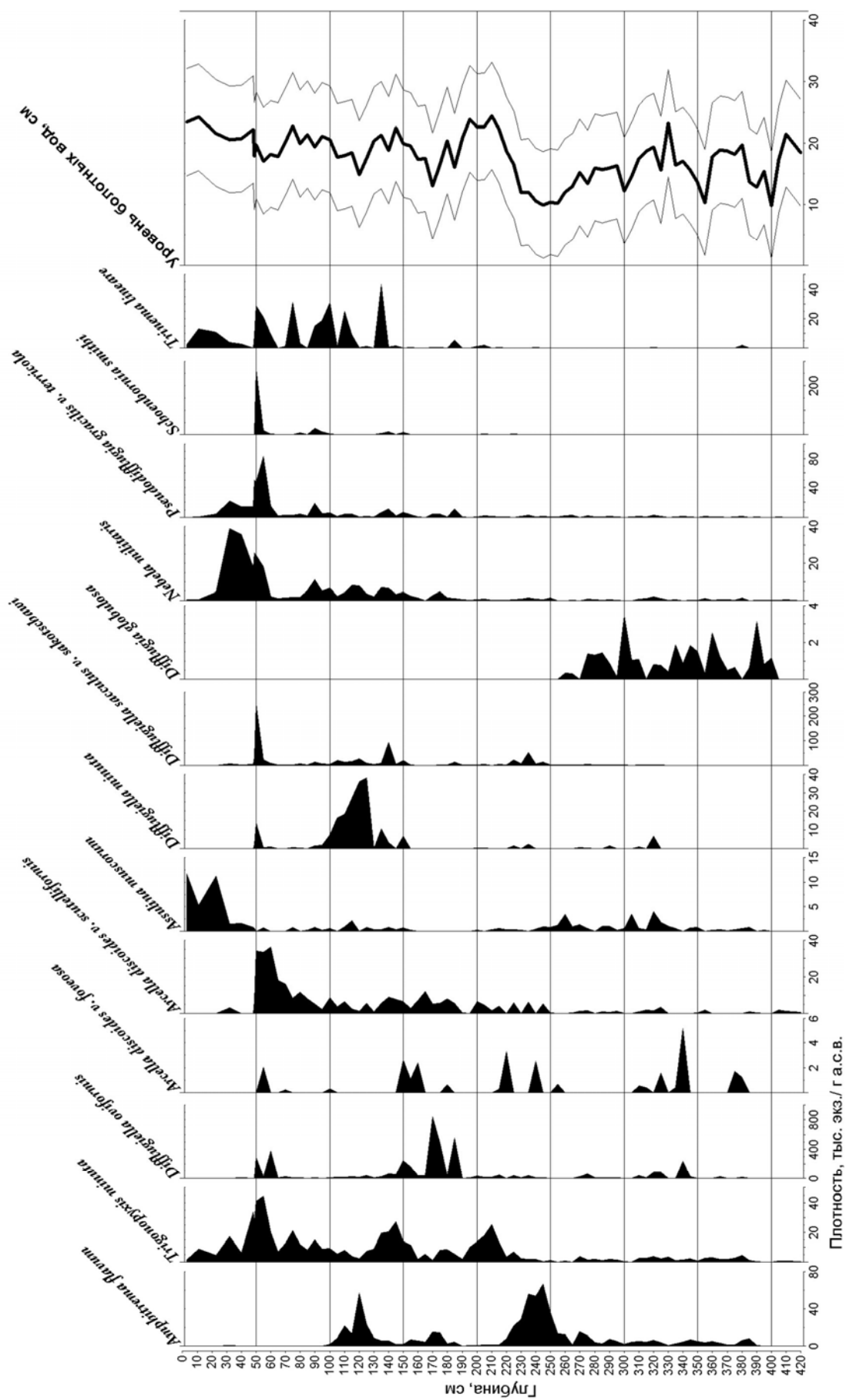


Рисунок 4 — Распределение видов тестаций в торфяном разрезе «Темное» южной тайги Западной Сибири и реконструкция уровня болотных вод по данным ризоподного анализа

В характерном комплексе торфяных отложений с доминантом *Diffugiella oviformis* выделено 6 вариантов, отличающихся по субдоминантным видам. Интересно, что все эти субдоминанты являются доминантами в других характерных комплексах разреза «Темное» и структуры этих комплексов с *Diffugiella oviformis* и без него имеют высокое сходство. Мы предполагаем, что данный вид в отдельные периоды, скорее всего, при общей неблагоприятности условий для сообщества тестаций, получал преимущество перед другими видами за счет своих экологических свойств (r-стратег) и его относительное обилие резко возрастало.

Среднее значение плотности в сообществах тестаций торфяного разреза составляет 113 тыс./г а.с.в. Это значение сопоставимо с таковым в сообществах раковинных амёб мохового очеса болот (103 тыс./г а.с.в.). Наблюдается постепенное снижение плотности по глубине залежи. Наименьшая плотность выявлена в придонных слоях торфа (395–420 см), что, скорее всего, обусловлено разрушением части раковинок.

Кроме того, на глубинах 340, 320–325, 185, 170–175, 150, 60, 50 см обнаружены резкие всплески плотности тестаций. В сообществах раковинных амёб этих слоев торфа наблюдаются нарушения структуры, выражающиеся в заниженных значениях индекса Шеннона и выровненности. Доминантом в этих сообществах является мелкий вид r-стратег *Diffugiella oviformis*. На глубинах 265, 220, 190, 180, 160–165, 130, 85, 65 см выявлено резкое падение плотности тестаций, которое сопровождается снижением показателя видового богатства. Таким образом, наблюдается тенденция периодических резких падений плотности и видового богатства сообществ раковинных амёб в торфяном разрезе, за которыми следуют сообщества с высокой плотностью и нарушенной видовой структурой вследствие повышенной доли относительного обилия одного вида r-стратега. По нашему мнению, сочетание указанных признаков отражает периоды воздействия неблагоприятных условий среды.

ГЛАВА 6. Оптимумы видов раковинных амёб по уровню болотных вод и реконструкция водного режима болота в торфяном разрезе «Темное»

Проанализировано влияние на структуру сообществ раковинных амёб абиотических факторов среды: гидрологических условий, трофности и кислотности микроместообитаний. В качестве показателя гидрологических условий для сообществ подзоны южной тайги использован показатель уровня болотных вод, трофности – зольность очеса, кислотности – рН водной вытяжки. Результаты канонического корреспондентского анализа показали, что совокупность указанных абиотических факторов оказывает значимое влияние ($p < 0,01$) на относительное обилие доминирующих видов раковинных амёб. Наибольшей силой воздействия отличается показатель уровня болотных вод, влияние зольности и рН второстепенно (рис. 5).

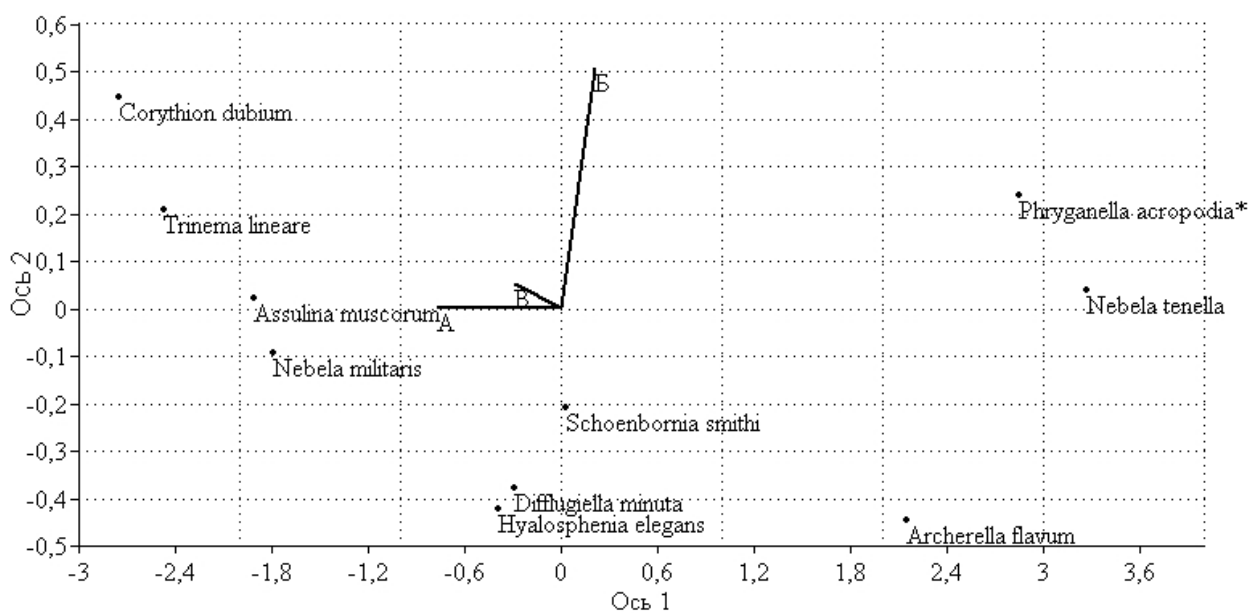


Рисунок 5 – Ординация показателей абиотических факторов среды и доминирующих видов раковинных амеб в каноническом корреспондентском анализе на примере сообществ раковинных амеб олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири

Ось 1 соответствует значениям первого канонического корня, Ось 2 – второго корня;

А – уровень болотных вод; В – зольность; В – рН водного раствора;

*Phryganella acropodia** - *Phryganella acropodia* v. *australiana*

Несмотря на минимальный уровень варьирования рН (от 3,2 до 4,0) и зольности (от 1 до 4 %), характерный для олиготрофных болот, факторы кислотности и трофности значимо влияют на структуру сообществ раковинных амеб. Это свидетельствует о высокой чувствительности раковинных амеб к изменениям данных факторов и подчеркивает высокую индикационную значимость видов.

По пробам из южной тайги для 63 видов и внутривидовых таксонов тестаций определены их оптимумы и толерантность по уровню болотных вод (рис. 6). Погрешность расчета УБВ по оптимумам тестаций составляет 8,7 см.

Сопоставление полученных видовых оптимумов раковинных амеб с данными других авторов осложнено по нескольким причинам: 1) в разных исследованиях пробы отобраны в разные периоды вегетационного сезона при различном уровне обводненности болот; 2) отдельными авторами [Woodland et al., 1998] использованы среднегодовые значения УБВ, а не текущие на момент отбора проб; 3) идентификация видовой принадлежности раковиннок осуществлена разными авторами с разной степенью точности. Исследование А. А. Боброва с соавторами [Бобров и др., 2002] свидетельствует о необходимости определения раковинных амеб до уровня внутривидовых вариантов и форм, так как последние отличаются различными экологическими свойствами. Между тем, этого придерживаются далеко не все исследователи.

Оптимумы УБВ и толерантность видов раковинных амеб

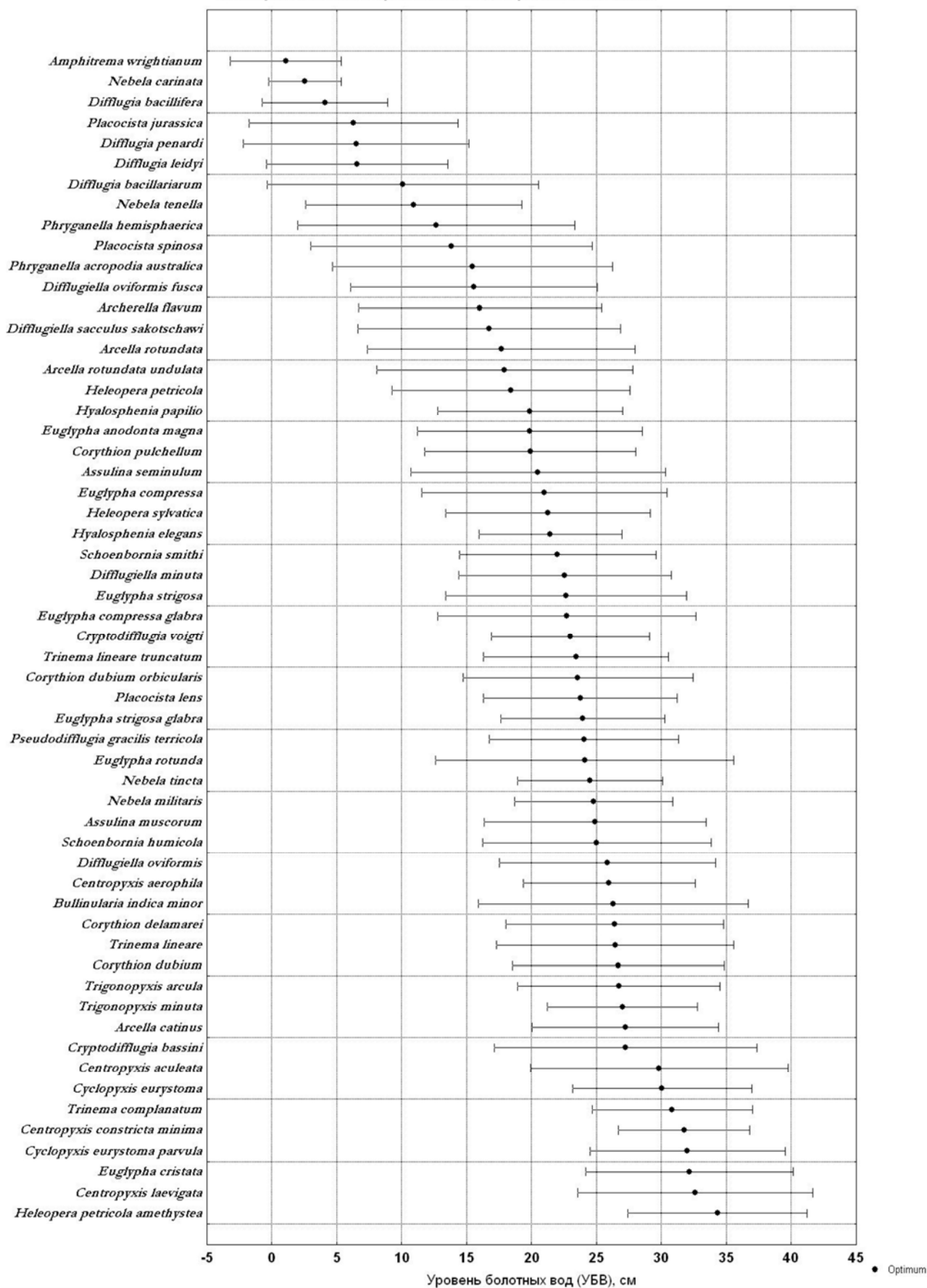


Рисунок 6 – Оптимумы и толерантность видов раковинных амеб на олиготрофных болотах южной тайги Западной Сибири

В целом, несмотря на перечисленные трудности сопоставления, ранжированная последовательность видовых оптимумов раковинных амёб сходна [Курьина, Прейс, 2008] с таковой, полученной в других работах [Бобров и др., 2002; Mitchell et al., 2008].

Реконструированные по оптимумам тестаций значения уровней болотных вод отражают изменения водного режима в ходе формирования торфяной залежи (рис. 4) и варьируют от 10 до 24 см. В целом, в разрезе «Темное» прослеживается тенденция снижения уровня болотных вод по мере формирования торфяной залежи. Мы предполагаем, что с глубиной залежи увеличивается погрешность вычисления уровня болотных вод. Во-первых, это связано с разрушением раковинок. Так, на глубине 390–420 см расчет УБВ выполнен по оптимумам всего 2–6 видов тестаций. Во-вторых, влияние оказывает тип торфа. Согласно данным специального исследования [Mitchell et al., 2008], в минеротрофных торфяных отложениях, в отличие от олиготрофных, постоянно идет искажение реконструированного значения уровня болотных вод из-за низкой сохранности сообществ тестаций. Между тем, нижние слои исследуемого разреза сложены преимущественно переходными торфами.

Таким образом, реконструкция уровня болотных вод по экологическим оптимумам тестаций оказывается наиболее объективной для олиготрофных стадий развития болота.

В качестве индикатора степени облесенности болота в прошлом рассмотрено участие в сообществах раковинных амёб видов, содержащих симбиотические зоохлореллы. Среднее значение суммарного относительного обилия этих видов в сообществах верхней части отложений составляет 2 %, за исключением слоев торфа на глубинах 100–130 и 220–250 см, в которых оно достигает среднего значения, соответственно 20 % и 48 % (рис. 7).

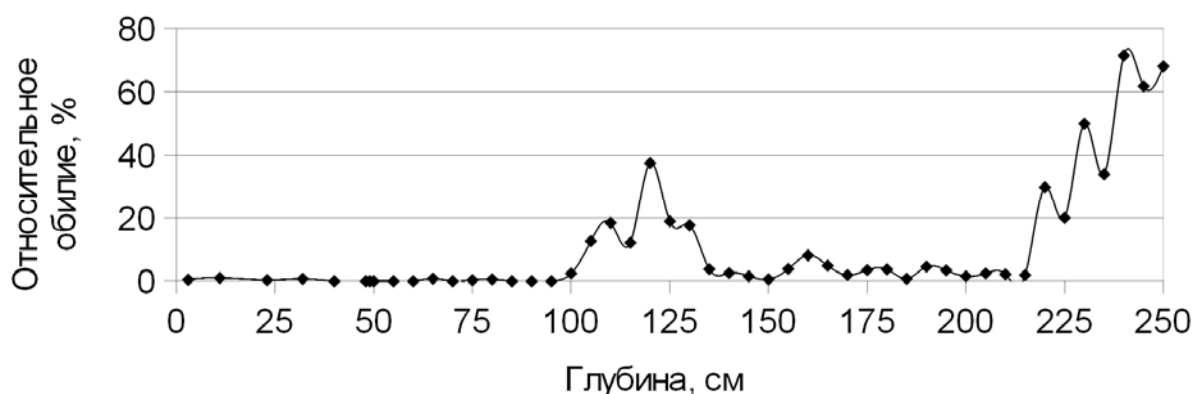


Рисунок 7 – Относительное обилие видов раковинных амёб, содержащих зоохлореллы, в верхней части торфяного разреза «Темное»

В данных случаях повышение относительного обилия видов тестаций, содержащих зоохлореллы, свидетельствует о существовании стадии безлесного болота, что подтверждается анализом растительных остатков в торфе. Следовательно, данный признак может быть использован для диагностики степени облесенности болота в прошлом для спорных по ботаническому составу слоев

торфа. Выявленная нами закономерность подтверждается и на данных палео-экологических исследований других авторов [Booth, Jackson, 2003; Davis, Wilkinson, 2004; Hughes et al., 2006], в которых при увеличении остатков кустарничков и древесины в слоях торфяных отложений наблюдается снижение относительного обилия видов раковинных амёб с зоохлореллами.

ВЫВОДЫ

1. В олиготрофных болотах Западной Сибири обнаружено 95 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб из 24 родов, 13 семейств. Из них 14 видов и внутривидовых форм обнаружены в олиготрофных болотах Западной Сибири впервые. Подавляющее большинство видов широко распространены на болотах различных регионов умеренной зоны Северного полушария. Наиболее представлены по богатству видов и родов семейства Centropyxidae, Euglyphidae, Nebelidae, Trinematidae, Cryptodiffugiidae.

2. Наибольшая плотность сообществ раковинных амёб, максимальное видовое разнообразие, выровненность и видовое богатство наблюдается на олиготрофных болотах подзоны южной тайги, по сравнению с подзонами средней и северной тайги и зоной лесотундры.

3. Сообщества раковинных амёб отличаются друг от друга преимущественно по видовому составу на уровне болотного микроландшафта, по относительным обилиям отдельных видов – на уровне элементов микрорельефа болот.

4. Оптимумы по уровню болотных вод для 63 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб, населяющих олиготрофные болота южной тайги, варьируют от 1 до 34 см. Среднее квадратичное отклонение прогнозируемых по оптимумам раковинных амёб значений уровня болотных вод от наблюдаемых составляет 8,7 см.

5. В торфяном разрезе олиготрофного болота южной тайги Западной Сибири выявлено 59 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб из 21 рода, 13 семейств. Все эти виды встречаются на болотах Западной Сибири в современных условиях.

6. Реконструированные по оптимумам раковинных амёб значения уровня болотных вод варьируют от 10 до 24 см. Выявлена тенденция постепенного снижения уровня болотных вод в месте отбора торфяного разреза.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

1. **Курьина И. В.**, Прейс Ю. И., Бобров А. А. Раковинные амёбы болотных местообитаний средней тайги Западной Сибири // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 4. С. 423–429.

Публикации в других научных изданиях:

2. **Курьина И. В.** Раковинные амёбы как индикаторы изменений гидрологического режима болот (на примере торфяного разреза «Озеро» водораздельного Иксинского болота в южной тайге Западной Сибири) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан, 2008. Выпуск 12. Том I. С. 182.

3. **Курьина И. В.**, Прейс Ю.И. Раковинные амёбы как индикаторы условий увлажнения олиготрофных болотных местообитаний лесной зоны Западной Сибири // Материалы VI Международного симпозиума «Контроль и реабилитация окружающей среды». Томск, 2008. С. 90–91.

4. **Курьина И. В.**, Прейс Ю.И., Сороковенко О.Р. Диагностика торфов озерного генезиса по болотным тестациям (Rhizopoda, Testacea) // Материалы Восьмого Сибирского совещания по климатологическому мониторингу. Томск, 2009. С. 264–266.

5. **Kurina I.**, Preis Yu. Ecology of testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) in peatlands in the middle taiga of Western Siberia // Proceedings of the 5th International Symposium on Testate Amoebae. Montbeliard, 2009. P. 24.

6. **Курьина И. В.**, Прейс Ю.И. Применение раковинных амёб для количественной оценки уровня грунтовых вод на олиготрофных болотах юга лесной зоны Западной Сибири // Материалы VII Всероссийского симпозиума «Контроль окружающей среды и климата «КОСК-2010»». Томск, 2010. С. 68–70.

7. **Курьина И. В.**, Прейс Ю.И. Методические особенности реконструкции водных режимов болот в голоцене по раковинным амёбам (Protozoa, Rhizopoda) в условиях континентального климата Западной Сибири // Материалы Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные вопросы географии и геологии». Томск, 2010. С. 310–312.

8. **Курьина И. В.**, Прейс Ю.И. Влияние сезонных колебаний уровня вод олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири на сообщества раковинных амёб // Сборник материалов VIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные проблемы биомониторинга и биоиндикации». Киров, 2010. Ч. 2. С. 14–17.

9. Прейс Ю. И., Сороковенко О.Р., **Курьина И.В.** Реконструкция водных режимов южнотаежных болот Западной Сибири по данным комплексного исследования торфяного разреза Темное // Материалы VII Всероссийского симпозиума «Контроль окружающей среды и климата «КОСК-2010»». Томск. 2010. С. 121–123.

10. **Курьина И. В.**, Прейс Ю.И. Реконструкция водного режима торфяного разреза Пангода по ризоподному анализу // Материалы Третьего Международного полевого симпозиума «Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее». Новосибирск, 2011. С. 32–33.

11. **Курьина И.В.**, Прейс Ю.И. Оценка облесенности болота в палеоэкологическом исследовании при помощи ризоподного анализа // Материалы Девятого Сибирского совещания по климатологическому мониторингу. Томск, 2011.С. 187–189.