На правах рукописи

Булатова Устинья Анатольевна

Фауна и экологические особенности раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) долины нижней Томи

03.02.04 – Зоология

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Томск 2010

Работа выполнена на кафедре защиты растений Биологического института ГОУ ВПО «Томский государственный университет»

Научный руководитель:	доктор биологических наук, профессор Бабенко Андрей Сергеевич
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук, Сибатаев Ануарбек Каримович
	доктор биологических наук, профессор Мазей Юрий Александрович
Ведущая организация:	Кемеровский государственный университет

Защита диссертации состоится 16 декабря 2010 г. в 16 час. на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, Томск, пр. Ленина, 36, факс: 8(3822)529853.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: г. Томск, пр. Ленина, 34а.

Автореферат разослан « » ноября 2010 г.

Учёный секретарь диссертационного совета, доктор биологических наук В.П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Высокое естественное плодородие почв в значительной мере определяется скоростью круговорота веществ, в котором обязательным звеном является деятельность почвенных беспозвоночных. Всестороннее исследование функциональной значимости каждой отдельной группы почвенных животных необходимо для создания целостной картины их деятельности в почвообразовательных процессах (Стриганова, 2002; Звягинцев, 2005).

Раковинные амёбы являются одними из немногих почвенных беспозвоночных, которые являются первичными деструкторами целлюлозы и лигнина, они принимают участие в гумификации трудно разложимых сортов гумуса в лесных почвах (Шенборн, 1971). Кроме того, функциональную роль тестацей рассматривают как важный фактор, определяющий темпы биотрансформации и синтеза минералов в современной динамике таёжных лесов (Стриганова и др., 2002).

Представители этой группы нанофауны активно заселяют верхние органогенные и органоминеральные горизонты почв лесных и луговых местообитаний, достигая во многих из них высоких значений численности, биомассы и видового разнообразия (Bonnet, 1953; Thomas, 1954; Couteaux, 1976; Гельцер и др., 1979). Раковинные амёбы среди почвенных простейших являются одним из самых удобных объектов для почвенно-зоологических исследований, что связано с наличием твёрдой раковинки, сохраняющейся в почве даже после отмирания самой амёбы и дающей сведения не только о таксономическом статусе организма, но и о составе жизненных форм и экологических групп в локальной фауне. Во многих работах отмечается, что тестацеи тяготеют к хорошо увлажнённым регионам, предпочитая местообитания с низкими темпами разложения органического вещества (Гельцер и др., 1985; Рахлеева, 1998, 2002; Бобров, 1999, 2005; Beyens et al., 1999). Таким условиям отвечают обширные территории Западной Сибири и, прежде всего, сосняки с трудноразлагающейся подстилкой. Однако сведения по раковинным амёбам для этой территории крайне малочисленны. Кроме пробелов в изученности фауны почвенных раковинных амёб на территории Западной Сибири, практически не освещены вопросы их сезонной динамики и взаимодействия с другими организмами. Имеются работы по фауне тестацей отдельных болотных экосистем (Цыганов, 2007; Бубнова, 2007; Курьина и др., 2010), таёжных почв Сургутского Полесья (Рахлеева, 2002), северной и юго-западной части Западной Сибири (Чернышов, 2010), по пойменным почвам Каргасокского района Томской области (Ратькова, 1971, цит. по Коргановой, 1978). Поэтому изучение пространственного распределения тестацей на территории Томской области представляет большой интерес. Необходимость иссле-

дования фауны педобионтов продиктована также тем, что на территории данного региона активно ведутся вырубки хвойных лесов, которые часто не восстанавливаются, а зарастают берёзой и осиной (Бех и др., 2009).

Ряд исследователей предлагают использовать раковинных амёб в качестве индикаторов процессов трансформации в почве (Гельцер, Корганова, 1980; Бобров, Гельцер, 1987; Мазей, Цыганов, 2006). Для этого необходимо, прежде всего, выяснить их фоновый видовой состав и основные популяционные характеристики видов (плотность, структуру и т.д.).

Цель работы: изучение видового разнообразия и особенностей экологии раковинных амёб долины реки Томи в нижнем течении.

Задачи исследования:

1. Выявить видовой состав и структуру населения фауны тестацей поймы и надпойменных террас р. Томь.
2. Изучить особенности биотопического распределения раковинных амёб и изменение их численности по биотопам.
3. Установить закономерности вертикального и горизонтального (микростациального) распределения тестацей в почвах сосняков и факторы определяющие его.
4. Проследить сезонную динамику численности раковинных амёб.
5. Оценить индикационную роль раковинных амёб в лесных и антропогенно трансформированных почвах.

Научная новизна работы. Впервые для юга Томской области приводится фаунистический список раковинных амёб из 83 внутривидовых таксонов вида и видов из 12 семейств и 19 родов. Выявлены закономерности биотопического распределения видов, особенности вертикального и горизонтального распределения тестацей в почве. Изучена сезонная динамика численности и её зависимость от влажности почвы. Установлена связь почвенных микроорганизмов (бактерий, актиномицетов, грибов) и раковинных амёб в почвенной пищевой цепи. Оценена индикаторная роль раковинных амёб в сельскохозяйственных почвах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Данные о видовом составе раковинных амёб вносят существенный вклад в изучение биоразнообразия Сибири, так как для изученной территории к настоящему времени имелись лишь единичные сведения. Результаты работы могут быть использованы при составлении кадастра фаун для мониторинговых исследований и реализации программ по сохранению биоразнообразия. Установленные закономерности биотопического распределения тестацей и особенности заселения почв в горизонтальном и вертикальном направлениях необходимы для понимания путей формирования протозойной фауны изучаемой территории. Закономерности заселения тестацей на новые территории при уничтожении их популяций путём различных вариан-

тов антропогенной трансформации позволяют оценивать восстановление естественных процессов в экосистемах, что имеет особое значение для огромных территорий рекультивируемых земель после добычи полезных ископаемых.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Наибольшее разнообразие раковинных амёб характерно для почв сосняков надпойменных террас нижней Томи, где выявлено 72 внутривидовых таксона и вида из 10 семейств, среди которых преобладают виды доминантной группы, характерной для почв с гумусом типа «мор», и эврибионтные виды.
2. На изменение численности населения тестацей в подстилке большое влияние оказывают колебания влажности почвы в течение вегетационного сезона.
3. Численность раковинных амёб в подстилке коррелирует с общей численностью микроорганизмов (бактерий, актиномицетов и грибов), составляющих основу трофической базы тестацей.

Апробация результатов работы. Результаты исследований доложены в рамках работы VII окружной конференции молодых учёных «Наука и инновации XXI века» (Сургут, 2007), русско-французской конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования Сибири в глобальном контексте» (Томск, 2007), научной студенческой конференции биолого-почвенного факультета ТГУ “Старт в науку” (Томск, 2007), XIV и XV Международных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых “Ломоносов–2007” и “Ломоносов–2008” (Москва), Всероссийской конференции с элементами научной школы для молодежи в области рационального природопользования «Агроэкологические проблемы техногенного региона» (Кемерово, 2009), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009), Молодёжной научной конференции ТГУ «Проблемы естествознания» (Томск, 2009).

Публикации. Всего по теме диссертации опубликовано 11 работ, из которых 1 статья в рецензируемом научном журнале, рекомендованном ВАК.

Структура и объём диссертации. Диссертационная работа изложена на 140 страницах и состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы. Работа иллюстрирована 30 рисунками и 8 таблицами. Список литературы содержит 144 источника, из которых 38 на иностранном языке.

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю, профессору Томского государственного университета А.С. Бабенко за ценные рекомендации по выполнению данной работы, помощь в описании биотопов и сборе материалов, профессору МГУ им. М.В. Ломоносова

А.А. Боброву за помощь в планировании работы, к. б. н. О.М. Минаевой за помощь в статистической обработке результатов, И.В. Курьиной за поддержку и консультации в определении видов и всем сотрудникам кафедры защиты растений Биологического института ТГУ за поддержку во время написания диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ РАКОВИННЫХ АМЁБ

(обзор литературы)

Раковинных амёб от других групп простейших отличает наличие раковинки, благодаря которым они освоили наземные экосистемы. Строение тестацей простое: однокамерная раковинка с цитоплазматическим телом, в котором одно или несколько ядер. Раковинки бывают нескольких типов: органические; идиосомные из пластинок аморфного диоксида кремния, синтезированного самой клеткой; ксеносомные из агглютинированный экзогенных минеральных частиц. Особенности морфологии раковинок лежат в основе выделения низших таксонов. В главе дана систематическая характеристика раковинных амёб, приведена история их изучения. Рассматриваются особенности биологии, размножения тестацей, обсуждается специфика почвы как среды обитания амёб. Проанализированы закономерности горизонтального и вертикального распределения раковинных амёб, факторы, определяющие это распределение. Рассматривается индикационная роль тестацей в почве, участие в разложении подстилки и других почвенных процессах.

ГЛАВА 2. РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе представлено описание природных условий района исследования. Окрестности г. Томска, где был набран основной материал для работы, входят в состав подтаежной подзоны, которая является переходной от темнохвойной тайги и сосновых лесов к березовым и к лесным лугам. Пойма р. Томи представлена аллювиально-дерновыми почвами. На второй и третьей надпойменных террасах преобладают дерново-подзолистые почвы легкого гранулометрического состава. На первой надпойменной террасе доминируют серые лесные глеевые, а также луговые, лугово-черноземные и лугово-болотные почвы.

Для сбора образцов были выбраны биотопы с разной степенью увлажнения, ряд гидроморфных почв (катена): от берега Томи, как самого влажного местообитания до зрелых сосняков второй и третьей террас. Приводится геоботаническая характеристика исследованных биотопов.

Исследования проводили в течение летних сезонов 2004–2010 гг. Всего обработано 172 качественных и количественных проб, просмотрено

около 850 препаратов, в которых изучено более 10000 экземпляров раковинных амёб.

Для изучения особенностей биотопического распределения раковинных амёб по биотопам была заложена катена от берега Томи, через пойму до третьей террасы. Образцы отбирали по стандартной методике (Гельцер и др., 1985). На пробных участках готовили смешанные пробы из середины генетических горизонтов почвы. Образцы отбирали до максимальной глубины встречаемости тестацей (около 20 см). Для исследования микростациального распределения раковинных амёб было выбрано 4 сосняка на I–III террасах. В каждом сосняке была проложена трансекта от одного модельного дерева до другого и взяты образцы с 5 участков (у стволов, в подкроновых и межкроновом пространстве).

Для выявления таксономического состава и количественного учёта тестацей готовили водную суспензию почвенного образца. Для изучения сезонной динамики численности тестацей и соотношения трофозоитов и пустых раковинок почвенные пробы фиксировали 70% спиртом с последующим окрашиванием эозином, а также измеряли влажность почвы.

Виды тестацей идентифицировали по определителям почвенных и пресноводных раковинных амёб (Гельцер и др.,1985, 1995; Мазей, Цыганов, 2006).

Фаунистическое сходство между биотопами оценивали по формуле Жаккара, индексу видового разнообразия Шеннона, кластерному анализу и коэффициенту корреляции. Все расчёты проводили при помощи программ MS Excel 2003, Statistica 6.0, Past 1.89.

ГЛАВА 3. ФАУНА РАКОВИННЫХ АМЁБ ДОЛИНЫ НИЖНЕЙ ТОМИ

Видовое богатство раковинных амёб почв долины нижней Томи составляет 83 вида и внутривидовых таксона из 12 семейств и 19 родов (табл. 1). Около 82% видового состава тестацей изученных местообитаний относятся к пяти семействам: Centropyxidae (19 видов), Trinematidae (14), Euglyphidae (14), Plagiopyxidae (11), Nebelidae (9). Анализ фауны раковинных амёб показал, что только 4 вида являются общими для всех биотопов. Это обычные, широко распространённые виды, из них 2 эврибионтных (*Cyclopyxis eurystoma, Euglypha laevis*), гидрофильный вид *Cyclopyxis aerophila* и один из крупных почвенных видов – *Cyclopyxis kahli*. Несмотря на большое число родов раковинных амёб (19), только 8 из них являются массовыми – *Centropyxis, Cyclopyxis, Euglypha, Plagiopyxis, Nebela, Trinema, Corythion* и *Difflugia*. Из них только 6 родов входят в эдафический комплекс, за исключением *Nebela* и *Difflugia*. При этом массовость рода *Difflugia* относится только к начальной части катены, к переувлажнённым

пойменным лугам, а обилие представителей рода *Nebela*, вероятно, связано с наличием зеленомошного покрова. Присутствие таких родов как *Nebela, Corythion, Plagiopyxis, Assulina* характерно для почв с грубым гумусом, какими и являются почвы под сосняками на исследованной территории. Виды *Centropyxis elongata* и *Centropyxis platystoma*, характерные для почв с мягким мюллевым гумусом, в изученных почвах были отмечены единично.

Большинство обнаруженных видов раковинных амёб, относится к доминантной группе почв с гумусом типа мор, а также несколько видов, толерантных к характеру органического вещества.

Таблица 1. Видовой состав населения тестацей долины нижней Томи

Виды и внутривидовые таксоны	1	2	3	4
1	2	3	4	5
Сем. Centropyxidae Jung, 1942				
***Centropyxis* Stein, 1857**				
Centropyxis aculeata Stein, 1857	+	-	-	-
C. aerophila Deflandre, 1929	+	+	+	+
C. aerophila v. *sphagnicola* Deflandre, 1929	-	+	+	+
C. cassis Deflandre, 1929	-	-	-	+
C. constricta Deflandre, 1929	-	+	+	+
C. cryptostoma Bonnet, 1959	-	-	-	+
C. ecornis Leidy, 1879	+	-	-	-
C. elongata Thomas, 1959	-	+	-	-
C. orbicularis Deflandre, 1929	-	+	+	+
C. plagiostoma Bonnet, Thomas,1955	-	+	-	+
C. platystoma Deflandre, 1929	-	-	-	+
C. sylvatica Bonnet, Thomas, 1955	-	+	+	+
***Cyclopyxis* Deflandre, 1929**				
Cyclopyxis ambigua Bonnet, Thomas,1960	-	-	-	+
C. eurystoma Deflandre, 1929	+	+	+	+
C. eurystoma v. *gautieriana* Bonnet, Thomas, 1960	-	-	-	+
C. eurystoma v. *parvula* Bonnet, Thomas, 1960	-	-	-	+
C. kahli Deflandre, 1929	+	+	+	+
***Trigonopyxis* Penard, 1912**				
Trigonopyxis arcula Penard, 1912	+	-	-	+
T. arcula v. *major* Chardez, 1960	-	-	-	+

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
Сем. Arcellidae Ehrenberg, 1843				
***Arcella* Ehrenberg, 1843**				
Arcella catinus Penard, 1890	-	+	+	+
Сем. Euglyphidae Wallich, 1864				
***Assulina* Leidy, 1879**				
Assulina muscorum Greef, 1888	-	-	-	+
A. seminulum Leidy, 1879	-	-	-	+
***Euglypha* Dujardin, 1841**				
Euglypha laevis Perty, 1849	+	+	+	+
E. ciliata glabra Leidy, 1878	-	-	+	+
E. ciliata Leidy, 1878	-	+	-	+
E. compressa Carter, 1864	-	-	-	+
E. cristata f. *decora* Jung, 1915	-	-	-	+
E. denticulata Brown, 1912	-	-	-	+
E. rotunda Wailes, Penard, 1911	-	-	-	+
E. strigosa Leidy 1878	+	-	-	-
***Tracheleuglypha* Deflandre, 1928**				
Tracheleuglypha acolla Bonnet, Thomas,1955	-	-	-	+
T. acolla v. *aspera* Bonnet, Thomas, 1955	-	+	+	+
T. acolla v. *stenostoma* Bonnet, Thomas, 1955	-	-	-	+
Сем. Plagiopixidae Bonnet, 1959				
***Plagiopyxis* Penard, 1910**				
Plagiopyxis angularis Bonnet, 1960	-	-	-	+
P. bathystoma Bonnet, 1961	-	-	-	+
P. callida f. *grandis* Thomas, 1958	-	+	-	+
P. callida Penard, 1910	-	+	-	+
P. declivis Thomas, 1955	-	-	-	+
P. intermedia Bonnet, 1959	-	-	+	+
P. labiata Penard 1910	-	+	-	-
P. minuta Bonnet, 1959	-	+	+	+
P. oblonga Bonnet, Thomas, 1960	+	+	-	+
P. penardi Thomas, 1958	-	-	-	+
***Bullinularia* Deflandre, 1953**				
Bullinularia indica Deflandre, 1953	-	-	-	+

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
Сем. Nebelidae Taranek, 1882				
***Nebela* Leidy, 1879**				
Nebela bohemica Taranek, 1882	-	-	-	+
N. collaris Leidy, 1879	-	-	-	+
N. lageniformis Penard, 1902	-	-	-	+
N. militaris Penard, 1890	-	-	-	+
N. minor Penard, 1902	-	-	-	+
N. tincta Aerintzev, 1906	-	-	-	+
N. tincta v. *stenostoma* Jung, 1936	-	-	-	+
N. wailesi Deflandre, 1936	-	-	-	+
***Schonbornia* Decloitre, 1964**				
Schonbornia humicola Schoenborn, 1964	-	-	+	+
Сем. Heleoperidae Jung, 1942				
***Heleopera* Leidy, 1879**				
Heleopera petricola Leidy, 1879	-	+	-	+
H. sylvatica Penard, 1890	-	-	-	+
Сем. Difflugiidae Wallich, 1864				
***Difflugia* Leclerc, 1815**				
Difflugia globulosa Dujardin, 1837	+	-	-	+
D. lemani Blanc, 1892	-	+	+	-
D. limnetica Penard, 1912	+	-	-	-
D. lucida Penard, 1890	-	-	-	+
D. sp. 1	+	-	-	-
D. sp. 2	+	-	-	-
D. sp. 3	+	-	-	-
Сем. Trinematidae Hoogenraad, de Groot, 1940				
***Corythion* Taranek, 1881**				
Corythion delamarei Bonnet, Thomas, 1960	-	-	-	+
C. dubium f. *minima* Chardez, 1969	-	-	-	+
C. dubium Taranek, 1882	-	+	+	+
C. dubium v. *orbicularis* Penard, 1910	-	-	-	+
C. dubium v. *terricola* Shonborn, 1964	-	-	-	+
C. pulhellum Penard, 1890	-	+	-	+
***Trinema* Dujardin, 1841**				
Trinema complanatum Penard, 1890	-	+	+	+
T. complanatum v. *elongata* Decloitre, 1973	-	+	-	+

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5
T. complanatum v. *globulosa* Chardez, 1959	-	-	-	+
T. complanatum v. *inequalis* Decloitre, 1969	-	-	-	+
T. complanatum v. *platystoma* Shonborn, 1964	-	-	-	+
T. enchelys Leidy, 1878	-	+	+	+
T. lineare Penard, 1890	-	+	+	+
T. penardi Thomas, Chardez, 1958	-	+	+	+
Сем. Pseudodifflugiidae de Saedeleer, 1934				
***Pseudodifflugia* Shlumberger, 1845**				
Pseudodifflugia gracilis Shlumberger, 1845	-	-	-	+
P. gracilis v. *terricola* Bonnet, Thomas, 1960	-	-	-	+
Сем. Phryganellidae Jung, 1942				
***Phryganella* Penard, 1902**				
Phryganella acropodia Horkinson, 1909	-	+	+	+
Ph. paradoxa Penard, 1902	-	-	-	+
Сем. Cryptodifflugiidae Jung, 1942				
Cryptodifflugia Penard, 1890				
Cryptodifflugia oviformis Penard, 1890	-	-	-	+
C. oviformis v. *fusca* Penard, 1890	-	+	-	+
Сем. Lesquereusidae Jung, 1942				
***Quadrulella* Cockerell, 1909**				
Quadrulella symmetrica Shulze, 1875	+	-	-	-
Всего	15	29	21	72

Примечание: 1 – заливаемая часть поймы, 2 – пойменные луга, 3 – заболоченные участки и лиственные леса первой террасы, 4 – сосняки.

3.1. Видовой состав тестацей пойменных лугов

Видовое богатство раковинных амёб различных лугов поймы Томи насчитывает 40 видов и вариететов из 10 семейств и 14 родов. Основную массу тестацей составляют представители пяти семейств: Centropyxidae (12 видов), Trinematidae (7), Difflugidae (6), Plagiopyxidae (5), Euglyphidae (4). Видовой состав тестацей лугов поймы нижней Томи очень неоднороден и имеет всего два общих вида *Cyclopyxis eurystoma* и *Trinema complanatum*. Плотность населения тестацей в почве лугов низкая: в опаде до 3200 экз./г воздушно-сухой почвы, в дерновом горизонте не больше 400 экз./г. Это свидетельствует о том, что в опаде сформировались немногочисленные популяции амёб с одним доминантным видом, а в дерновом горизонте обнаружение амёб можно отнести к случайному, так как в нём отмечены лишь единичные экземпляры.

Пойменные луга, являясь экотонными сообществами, обогащаются видами простейших с прилегающих территорий – водными и лесными, причём последние задерживаются в этих биотопах за счёт мохового почвенного покрова. Доля уникальных видов относительно невысока и составляет 12–30%.

3.2. Видовой состав тестацей лиственных лесов и заболоченных притеррасных участков

Видовое разнообразие раковинных амёб лиственных лесов и заболоченных участков первой надпойменной террасы реки Томи насчитывает 21 вид и вариетет раковинных амёб из 8 семейств и 11 родов.

По числу видов в почве осинника преобладает семейство Centropyxidae (5 видов). Видовая структура населения амёб нечёткая, виды отмечены единично, доминантов не выделено.

Кроме наличия лесной группы тринематид, здесь обнаружены также представители семейства Euglyphidae (3 вида). Среди них отмечен крупный подвид *Euglypha strigosa glabra*, тяготеющий к переувлажнённым участкам, также как и его типовой вид с шипами.

Плотность населения раковинных амёб в изученных биотопах низкая, только в подстилке заболоченного леса она достигает значительных показателей до 16 тыс. экз./ г воздушно-сухой почвы, в остальных слоях всех лиственных и заболоченных биотопов насчитывается не более 1500 экз./ г. Население тестацей лиственных лесов и заболоченных участков бедное, малоразнообразное, доля уникальных видов не высока (27–36%). Видовая структура сообщества не выражена, большинство видов отмечено единично. Для всех участков пойменных почв характерно резкое снижение численности и видового состава тестацей с глубиной, что подтверждается работами других авторов (Laminger et al., 1980; Рахлеева, 1999).

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАКОВИННЫХ АМЁБ В СОСНЯКАХ I–III ТЕРРАС НИЖНЕЙ ТОМИ

Высокая влажность и медленный темп разложения подстилки в сосняках определяют развитие богатого комплекса почвенных тестацей. В исследованном районе видовой состав раковинных амёб сосняков представлен 72 видами и внутривидовыми таксонами из 10 семейств и 18 родов. Представленность семейства Plagiopyxidae составляет 14% видового списка. Анализ фауны раковинных амёб сосняков показал, что 29 видов являются общими для всех сосняков. Наибольшее число видов в еловососновом лесу (59 видов) с высоким проективным покрытием (70%), редким подлеском и местами с зеленомошным покровом. Почти такое же большое разнообразие амёб (56 видов) в разновозрастном сосняке со сплошным зеленомошным покровом. Меньшее количество видов тестацей

в сосняке брусничном (49), где сосны имели меньшую сомкнутость крон, и отсутствовал подлесок. Наименьшее количество видов раковинных амёб (39) в молодом мёртвопокровном сосняке, где мощность подстилки не превышала 6 см. В целом, состав населения раковинных амёб почв сосняков состоит из типичных обитателей грубогумусных субстратов; высока доля моховых форм, это приводит к тому, что фауна сосняков слегка напоминает облик бриофильной группировки, свойственный верховым болотам, но в отличие от однородных слоёв торфа, подстилка сосняков делится на подгоризоты с более резкими морфологическими отличиями, которые отличаются в первую очередь по степени разложения опада. О высокой гетерогенности хвойной подстилки свидетельствует большое число внутривидовых таксонов. В изученных сосняках число вариетов тестацей колеблется от 10 до 14. Наиболее богаты раковинными амёбами почвы зрелых сосняков, расположенных на третьей террасе, в основном, благодаря наличию мохового покрова и высокой мощности подстилки.

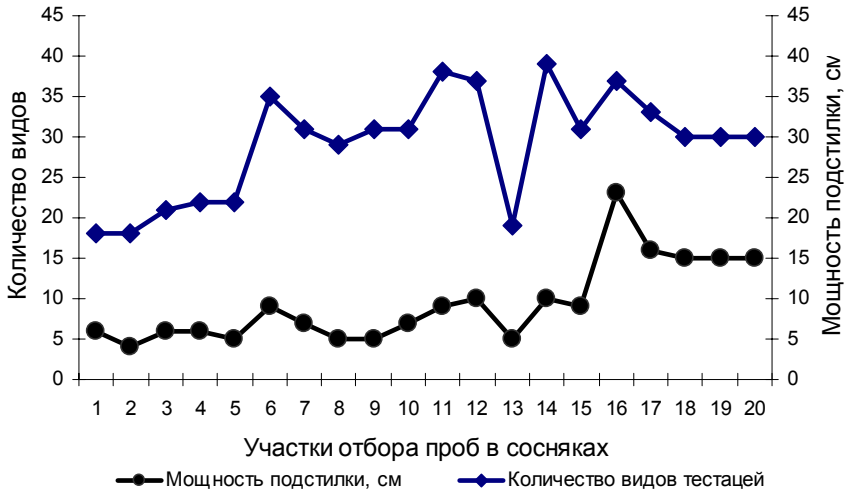

Рис. 1. Зависимость количества видов тестацей от мощности подстилки в сосняках

Распределение видового богатства раковинных амёб по микростациям в различных сосняках различается, но имеет общие закономерности. На обилие видов тестацей большое влияние оказывает мощность подстилки. Изменения в мощности подстилки влекут за собой аналогичные изменения в количестве видов (рис. 1). По-видимому, мощность подстилки является лишь одним из факторов, определяющим видовое разнообразие, так

как корреляция между эти показателем и числом видов тестацей не высокая ($r = 0,56$ при $p<0,05$).

Таким образом, на видовое разнообразие раковинных амёб влияет не столько расположение участка внутри биотопа относительно деревьев или элементов ландшафта, сколько мощность подстилки и условия внутри отдельных подгоризонтов (микроусловия).

Гетерогенность почвенного профиля определяет неоднородность населения тестацей почвы с глубиной. Видовой состав и численность раковинных амёб различных почвенных горизонтов не одинаковы (рис. 2). По видовому составу тестацей среди рассмотренных горизонтов наиболее обильны ферментативный и перегнойный подгоризонты подстилки.

Из всего видового списка раковинных амёб сосняков, 39 видов населяют все подгоризонты подстилки (L, F, H), из которых 30 проникают и в подзолистый горизонт. В число этих тридцати входят два вида, которые были отмечены в каждой пробе (за исключением опада мёртвопокровного сосняка, большинство проб которого были пустыми), это эврибионтный вид *Cyclopyxis eurystoma* и *Corythion dubium*. Эти виды, благодаря своим размерам и широкому экологическому преферендуму, способны заселять все органогенные слои почвы.

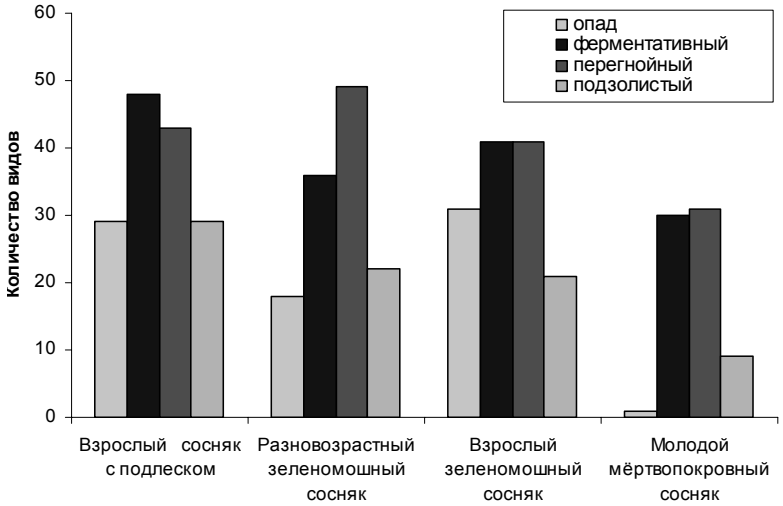

Рис. 2. Распределение количества видов тестацей по органогенным горизонтам почв различных сосняков

Для того чтобы оценить, в каком горизонте почвы складываются наиболее благоприятные условия для обитания раковинных амёб, нами была проанализирована плотность их населения. Наиболее высокие показатели

отмечены в ферментированном и перегнойном подгоризонтах подстилки (рис. 3), они составляют 32–100,8 тыс. экз./г воздушно-сухой почвы.

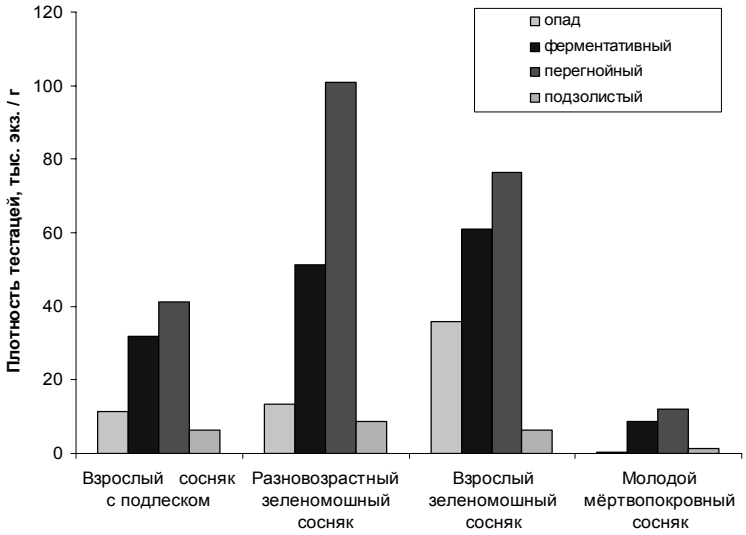

Рис. 3. Плотность населения раковинных амёб в различных органогенных горизонтах сосняков

Распределение тестацей в почве по горизонтам носит закономерный характер. Плотность их населения невелика в опаде, в средних подгоризонтах подстилки она увеличивается, а затем с увеличением плотности почвы численность тестацей уменьшается с глубиной. Глубже подзолистого горизонта раковинные амёбы встречаются редко, попадая туда случайным образом с корнями растений и ходами почвенных животных.

ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ТЕСТАЦЕЙ В ПОДСТИЛКЕ СОСНЯКОВ

В главе описывается сезонная динамика численности раковинных амёб в одном из наиболее богатых тестацеями подгоризонтов подстилки (F). Сезонная динамика раковинных амёб рассмотрена на основе данных 2010 г. Нами были проанализированы пробы из ферментированного подгоризонта подстилки разновозрастного сосняка, где ранее была отмечена наибольшая плотность тестацей. Пробы отбирались каждую декаду летнего сезона в период с конца мая и до середины сентября (рис. 4).

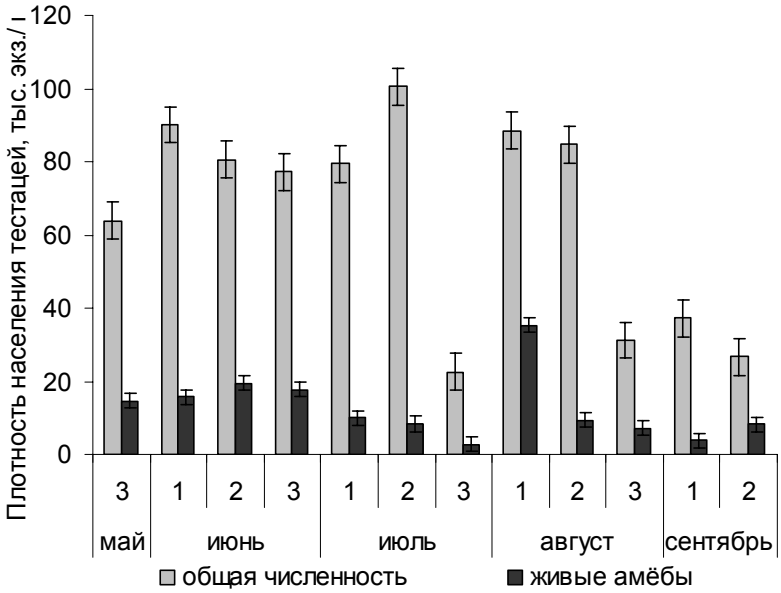

Рис. 4. Плотность населения раковинных амёб в ферментированном подгоризонте по декадам вегетационного сезона 2010 г.

Общая численность раковинных амёб в течение летнего сезона варьирует: с конца мая отмечается высокая плотность тестацей, которая составляет 63,91 тыс. экз./г воздушно-сухой почвы, в начале июня (декада 2) плотность раковинных амёб выше (90,2 тыс. экз./ г). Максимальная плотность отмечена в середине июля (100,6), минимальная – в третьей декаде июля (22,6). Самые низкие значения общей плотности отмечены с конца августа и до середины сентября (26,6–31,2).

Плотность трофозоитов ферментативного слоя подстилки разновозрастного сосняка варьирует от 3,86 тыс. экз./ г воздушно-сухой почвы до 75 тысяч. Доля живых амёб в среднем составляет 19,7% и в течение сезона колеблется от 8,3 до 39,8%.

Показана сезонная зависимость плотности населения живых раковинных амёб от влажности почвы (рис. 5).

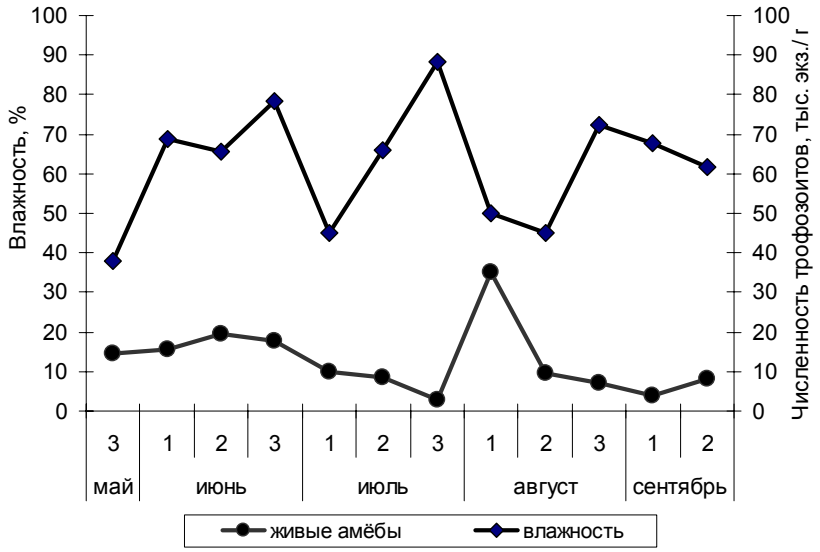

Рис. 5. Изменение плотности населения живых особей раковинных амёб в течение сезона в зависимости от влажности почвы

Колебания плотности населения раковинных амёб по декадам вегетативного сезона носят закономерный характер. Количество экземпляров тестацей увеличивается вслед за повышением влажности почвы с некоторой задержкой (приблизительно в 10–14 дней). Самый явный пик влажности на графике в конце июля соответствует пику плотности амёб, который наступает в следующей декаде (начале августа), и количество трофозоитов резко увеличивается с 2,83 тыс. экз./ г до 35,24 тыс. экз./ г, то есть примерно в 12,5 раз.

ГЛАВА 6. МЕСТО РАКОВИННЫХ АМЁБ В ПОЧВЕННЫХ ПИЩЕВЫХ ЦЕПЯХ

Нами была сделана попытка оценить связь микроорганизмов и тестацей в пищевой цепи почвы. Была подсчитана численность микроорганизмов и раковинных амёб в почвенных пробах двух сосняков.

Распределение численности раковинных амёб практически совпадает с обилием микроорганизмов по горизонтам почвы (отличается только их обилие, микроорганизмов на два порядка больше).

Для подтверждения этой закономерности нами были рассчитаны коэффициенты корреляции между плотностью тестацей и общей численностью микроорганизмов в почвах рассматриваемых сосняков (рис. 6).

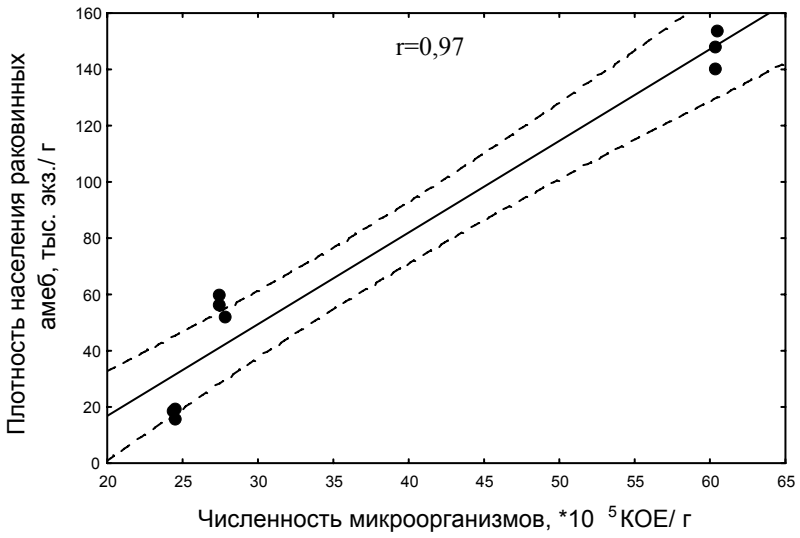

Рис. 6. Корреляция между плотностью населения тестацей и общей численностью микроорганизмов в почве разновозрастного сосняка

Как видно из представленных рисунков, наблюдается высокая положительная статистически значимая ($p<0,05$) корреляция между количественными показателями микроорганизмов и раковинных амёб. Значимое увеличение плотности тестацей при повышении численности микроорганизмов в почве объясняется тем, что раковинные амёбы в почве, по-видимому, находятся в тесной связи с бактериями и грибами. Можно было бы предположить, что они занимают сходные экологические ниши и питаются разлагающимся органическим веществом в почве. Тем не менее, необходимо учитывать, что если скорость размножения микроорганизмов исчисляется минутами и часами (Бабьева, Зенова, 1983), то тестацеи – это простейшие с замедленным метаболизмом. Следовательно, раковинные амёбы не способны создать конкуренцию быстроразмножающимся микроорганизмам, а вероятно, питаются за счёт них. Опыты с простейшими и бактериями показали, что вслед за вспышками роста микроорганизмов всегда следует подъём численности простейших (Звягинцев и др., 2005). Однако для раковинных амёб подобные связи с микроорганизмами в доступной нам литературе не описаны.

ГЛАВА 7. ИНДИКАЦИОННАЯ РОЛЬ ТЕСТАЦЕЙ В ЛЕСНЫХ И АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ПОЧВАХ

Для изучения индикаторной роли раковинных амёб были рассмотрены биотопы, претерпевшие различные виды антропогенной трансформации: пропашные земли и выкашиваемые луга. Под посадками различных сельскохозяйственных культур (декоративных хвойных, плодово-ягодных, бобовых и злаковых) было обнаружено 15 видов тестацей из 5 семейств и 6 родов. Наибольшее разнообразие раковинных амёб обнаружено под хвойными культурами. Видовой состав тестацей почв под плодово-ягодными, бобовыми и злаковыми культурами беднее в 2 раза. Под плодово-ягодными культурами выявлено 7 видов раковинных амёб, среди них эврибионтный вид *Cyclopyxis eurystoma* и два его подвида: *C. eurystoma* v. *gautieriana* и *C. eurystoma* v. *parvula*. Под бобовыми и злаковыми культурами найдено всего 6 видов тестацей, в том числе представители вида-геофила *Plagiopyxis minuta*, не отмеченного в других агроценозах.

Доказательством того, что раковинные амёбы при распашке полностью исчезают и заселяются заново (цисты амёб приносятся ветром, на лапках птиц и животных), является тот интересный факт, что по нашим данным в почве под 1–2-х летними посадками сельскохозяйственных культур раковинных амёб не обнаружено.

Наши исследования показали, что фауна амёб в агроценозах бедна (не более 13 видов), нестабильна и находится на этапе заселения. Восстановление сообщества тестацей идёт только под многолетними посадками сельскохозяйственных культур, протекает достаточно долго, устойчивые сообщества способны образоваться лишь через десятки лет. Например, в пробах с разнотравно-злакового луга (сенокос) было обнаружено 7 видов тестацей – такое сообщество восстановилось примерно за 50 лет, хотя фоновые почвы, используемые под сельскохозяйственные угодья, представляли собой таёжные леса с богатой фауной тестацей.

Таким образом, видовой состав тестацей можно использовать как один из индикаторов восстановления естественных условий в почве, восстановления её структуры, системы капилляров, аэрации и т.д.

ВЫВОДЫ

1. В почвах долины нижней Томи выявлено 83 внутривидовых таксона и вида раковинных амёб из 12 семейств и 19 родов. Большая часть обнаруженных видов широко распространена на территории Центральной России и относится к доминантной группе почв с грубым типом гумуса.

2. Биотопическое распределение и структура населения тестацей зависит от мезорельефа и от характера растительности. Наибольшего видового

разнообразия раковинные амёбы достигают в почвах сосняков II и III надпойменных террас с максимальной мощностью подстилки (до 23 см).

3. Плотность тестацей в почвах изученного района варьирует от 3,5 до 148 тыс. экз./ г воздушно-сухой почвы, достигая максимального значения в подстилке сосняков (210 тыс. экз./г) и закономерно уменьшается с глубиной.

4. Сезонная динамика тестацей в подстилке в основном зависит от влажности почвы; доля живых амёб составляет в среднем 19,7% и в течение сезона колеблется от 8,3 до 39,8%; плотность раковинок, составляющих некроценоз, в течение сезона изменяется незначительно.

5. Раковинные амёбы могут служить индикаторами восстановления естественных свойств в нарушенных почвах; устойчивые сообщества тестацей образуются примерно за 30–50 лет.

6. Между плотностью раковинных амёб и общей численностью микроорганизмов в почве существует высокая положительная статистически значимая корреляция.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

1. Булатова У.А. Фауна и экология раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) сосновых лесов Томской и Кемеровской областей // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 2 (10). 2010. С. 58–67.

Публикации в других научных изданиях:

2. Булатова У.А. Фауна раковинных амёб (Testacea) зелёных мхов Бакчарского района Томской области // Вестник ТГУ. Приложение: Материалы I Всероссийской школы-семинара с международным участием «Концептуальные и практические проблемы исследований в области зоологии беспозвоночных». 2004. № 11. С. 11–13.

3. Булатова У.А. Почвенные раковинные амёбы (Rhizopoda, Testacea) Бакчарского районов Томской области // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Выпуск № 9. Абакан: Изд-во Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова. 2005. Том 1. С. 71–72.

4. Булатова У.А. Фауна тестацей (Rhizopoda, Testacea) некоторых почв Томской области // Наука и инновации XXI века: мат-лы VII окружной конференции молодых учёных. Сургут: изд-во СурГУ. 2007. Том 1. С. 70–72.

5. Булатова У.А. Раковинные амёбы (Rhizopoda, Testacea) Бакчарского района Томской области // Актуальные проблемы экологии и природо-

пользования Сибири в глобальном контексте: сборник статей в двух частях. Часть вторая. Томск: Издательство Томского политехнического университета. 2007. С. 53–57.

6. Булатова У.А. Видовой состав раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) некоторых почв Томской области // “Ломоносов - 2007”: Сб. тезисов докладов XIV Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Москва. 2007. С. 83–84.

7. Булатова У.А. Почвенные раковинные амёбы (Rhizopoda, Testacea) Бакчарского и Каргасокского районов Томской области // “Старт в науку”: Сб. материалов 56 научной студенческой конференции биолого-почвенного факультета Томского государственного университета. Томск. 2007. С. 5–6.

8. Булатова У.А., Нужнов П.А. Раковинные амёбы (Rhizopoda, Testacea) в естественных сообществах и агроценозах // Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике: сборник трудов региональной научно-практической конференции, посвящённой 15-летию Томского сельскохозяйственного института. Томск: Изд-во UFO-Print. 2008. Вып. 11. С. 13–17.

9. Булатова У.А. Особенности распределения раковинных амёб (RHIZOPODA, TESTACEA) в естественных сообществах и агроценозах // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Рязань: НП «Голос губернии». 2009. С. 49–51.

10. Булатова У.А. Использование раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) как индикаторов восстановления антропогенно нарушенных почв // Агроэкологические проблемы техногенного региона: материалы всероссийской конференции с элементами научной школы для молодежи в области рационального природопользования. Кемерово: Издание Кемеровского ИИО. 2009. С. 14–18.

11. Булатова У.А., Бабенко А.С. Биоиндикационные возможности почвенной микрофауны в таёжных экосистемах Западной Сибири // Труды Томского государственного университета. Серия общенаучная. Т. 273. Вып. 2: Проблемы естествознания. 2010. С. 24–26.