

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт экологии и географии
Кафедра экологии и природопользования

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ И.Н. Безкоровайная

подпись

« _____ » _____ 20 ____ г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

05.03.06 – Экология и природопользование

05.03.06.01 – Экология

**СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ РАКОВИННЫХ АМЕБ ПОД КУЛЬТУРАМИ
ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД СИБИРИ**

Руководитель, к.г.н., доцент

А.В. Гренадерова

подпись, дата

Выпускник

Д.А. Хомчик

подпись, дата

Нормоконтролер

О.С. Бухно

подпись, дата

Красноярск 2018

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Раковинные амебы, общая характеристика жизненного цикла, биология и морфология	4
1.1. Раковинные амебы. Биология и морфология.....	9
1.2. Экологические условия обитания раковинных амеб. Зооценозы под разными культурами.....	10
1.3. Ризоподный анализ. История развития и становления ризоподного анализа.....	16
Глава 2. Объекты и методы.....	19
2.1. Физико-географическая характеристика района исследования.....	19
2.2. Описание ключевых участков.....	21
2.3. Лабораторный этап: пробоподготовка, микроскопирование.....	26
Глава 3. Характеристика сообществ раковинных амеб под основными лесообразующими культурами	28
3.1. Характеристика сообществ раковинных амеб под хвойными культурами..	28
3.2. Характеристика сообществ раковинных амеб под лиственными культурами, и на залежи.....	34
Заключение.....	37
Список литературы.....	38

ВВЕДЕНИЕ

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.

В почвах раковинные амёбы формируют значительную часть биоты по биомассе и биоразнообразию, также они считаются надёжными индикаторами микрoэкологических характеристик, таких как тип почвы, влажность, pH и т. д.. Раковинные амёбы потребляют в разнообразные организмы, микроводоросли, грибы и микрoклеточные, а также могут использовать мертвое органическое вещество. Разнообразие раковинных амёб интенсивно изучалось во многих регионах, включая таежную зону. При этом большинство исследований было проведено на территориях в той или иной степени испытывающих антропогенное воздействие.

Цель: изучение сообществ раковинных амёб в подстилке под культурами основных лесообразующих пород Сибири.

Задачи: 1) определить видовой состав сообществ раковинных амёб в подстилках под основными лесообразующими породами; 2) рассмотреть эдификаторную роль хвойных и лиственных культур в формировании сообществ раковинных амёб.

Глава 1. Раковинные амёбы, общая характеристика жизненного цикла, биология и морфология.

1.1 Раковинные амёбы. Биология и морфология.

Раковинные амёбы, характеризуются наличием внешнего скелетного образования раковинки. Раковинки тестацей преимущественно однокамерные (реже двухкамерные) с одним (реже двумя) отверстиями, устьями, для выхода псевдоподий. Раковинки построены из органического вещества, часто покрыты экзогенными (ксеносомы), либо эндогенными (идиосомы) кроющими элементами. В качестве экзогенных кроющих элементов используются створки диатомовых водорослей, цисты хризомонад, идиосомы других раковинных амёб, которые поступают с пищей или захватываются организмов из внешней среды. Эндогенные кроющие элементы образуются в цитоплазме амёбы и состоят преимущественно из кремния.

Реже встречаются раковинки, построенные из раковинки из соединений кальция. Основная функция раковинки – защита клетки, в основном, от иссушения и хищников. Раковинные амёбы в основном размножаются бесполом путем, т.е. делением клетки надвое. Половое размножение описано для некоторых видов, однако его роль в жизненном цикле этих организмов остается не до конца изученной.

Раковинные амёбы в отличие от голых амёб, выделяют на своей поверхности известковую раковину, состоящую из углекислого кальция, в которой помещается тело животного. Размеры таких раковин различны: от 20 микрометров до 5-6 см. Форма раковин разнообразна. Чаще всего раковины многокамерные, т.е. поделены внутри перегородками, число которых может достигать нескольких десятков. Перегородки имеют отверстия, и тело простейшего заполняет всю раковину, оставаясь единым целым. Наружные стенки раковин обычно тоже перфорированные: через поры и крупное главное отверстие животное выпускает тонкие псевдоподии, образующие вокруг раковины густую сеть, с помощью которой амёбы ловят свою добычу

бактерий, мелких простейших и даже микроскопических многоклеточных животных. Когда простейшему надо подняться вверх, оно выпускает псевдоподии площадь поверхности увеличивается, удельный вес уменьшается в результате животное всплывает. При втягивании псевдоподий происходит обратное – площадь уменьшается, удельный вес увеличивается, в результате животное начинает погружаться [21].

Размножаются раковинные амёбы простым делением. Деление амёба начинает с построения новой (второй) раковинки. Примерно половина ее протоплазмы как бы вываливается из устья и строит на своей поверхности вторую раковинку. Одновременно делится ядро и мигрирует в протоплазму этой раковинки. Какое-то время получившиеся из одной две амёбы еще связаны между собой прослойкой протоплазмы, причем раковинки лежат устьями друг к другу. Затем эта прослойка исчезает, и амёбы расходятся [21].

Молодая амёба, концентрируя в цитоплазме кальций, выделяет на поверхности тела известковую раковину. По мере роста животного раковина становится тесна, и тогда начинается процесс добавления новых камер. Когда амёбы отмирают, их тяжелые известковые раковины оседают на дно. Это либо псевдохитин, либо песчинки или другие твердые частички, предварительно проглоченные амёбой, а потом выложенные на эктоплазме в виде раковинки. У раковинки есть отверстие – устье. Через него амёба выпускает наружу псевдоподии.

Обитают раковинные амёбы в больших количествах: в прудах, моховых болотах и других пресных водоёмах. Наиболее обычны в наших водоемах различные виды родов *Arcella*, *Diffugia*, *Euglypha* и др. У арцеллы блюдцеобразная желтоватая раковина, состоящая из органического вещества. У рода *Diffugia* и некоторых других раковина состоит также из органического вещества, но при образовании раковины животное активно захватывает в цитоплазму песчинки, которые выделяются затем на поверхности тела.

Взаимосвязь строения и среды обитания. Раковинные амёбы широко распространены в пресных и соленых водоемах, иле, хорошо увлажненных

участках почвы, поверхности растений, болотных мхов. Среда их обитания влияет на определенные черты строения, например, у диффлюгии, которая является типичным жителем пресных водоемов, имеет одно устье (Рис.1), у морских амеб раковина насквозь пронизана известковыми иглами, поэтому ложноножки выходят из большого количества отверстий [18].

Особенности раковины амеб. Большая часть тела амеб находится в раковине. Эта структура размером от 50 до 150 мкм, имеет округлую или грушевидную форму. Через отверстие, которое называется устьем, раковинные амебы выпускают наружу ложноножки. Это необходимо для их передвижения.

Раковины могут быть образованы псевдохитином или органическим веществом. У некоторых они состоят из вещества, которое находится в окружающей среде. Процесс формирования таких раковин происходит в несколько этапов. Сначала амеба с помощью ложноножек начинает втягивать песчинки, фрагменты панцирей диатомовых водорослей или другие твердые частицы внутрь клетки. Далее они склеиваются при помощи цитоплазмы и выделяются наружу. Анатомически клетку раковинных амеб можно разделить на три части. У вершины в ее цитоплазме расположены ядро и различные виды включений - резервных питательных веществ. Посредине располагаются пищеварительные и сократительные вакуоли. А ближе к устью цитоплазма лишена и органелл, и включений. Из нее формируются ложноножки [21].

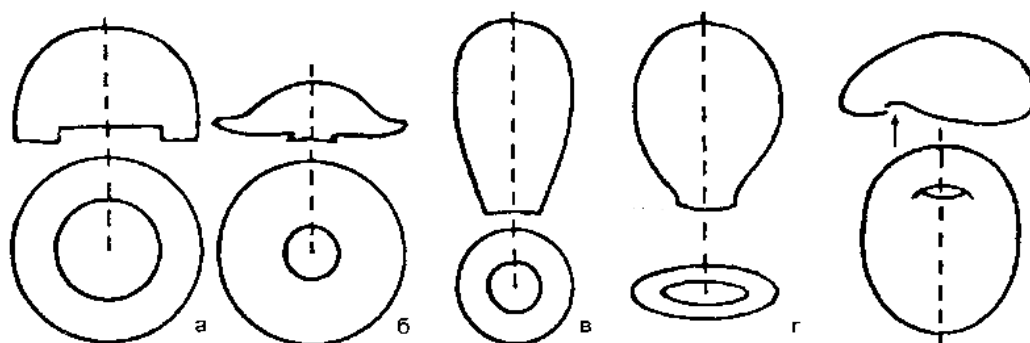


Рисунок 1– Основные варианты строения раковинок.

I–аксиально–симметричные формы, II – билатерально–симметричные (Plagiopoxidae); в верхнем ряду – вид сбоку (в случае в и г на препарате воспринимаются как “вид в плане”), в нижнем – вид в плане (для I внешний контур – границы раковинки, внутренний – устья), а– полусферические, в плане круглые раковинки (Cycloporidae), б – уплощенно–дисковидные, в плане круглые (Arcellidae), в – удлиненные, круглые в поперечном сечении (Diffugiidae), г – удлиненные, латерально сжатые (Hyalospheniidae). Стрелками показаны: для в и г контуры устья, видимые на препарате, для II –ложковидное углубление на скошенной внутрь брюшной поверхности у Plagiopoxis. Оси симметрии обозначены пунктиром [18].

Раковинные амёбы: отличительные черты.

Классификация раковинных амёб. Данные животные являются представителями подцарства Одноклеточные, принадлежащих к отряду Саркодовые. Их тело имеет непостоянную форму, поскольку лишено уплотненного пристеночного слоя. Передвигаются эти клетки с помощью ложноножек – временных выпячиваний цитоплазмы. Клетка имеет типичное для амёб строение. Она состоит из мембраны, цитоплазмы и органелл: ядра, митохондрий, сократительных и пищеварительных вакуолей. Эта группа почвенных простейших активно участвует в трофических связях, питаясь микрофлорой наиболее мелкими представителями микрофауны почв и представляя собой в свою очередь объект питания для почвенной микрофауны. Экспериментально показано их участие в процессах прямой деструкции растительного опада в почвах. Часть раковинных амёб относится к кремнийконцентрирующим организмам, которые используют монокремниевую кислоту почвенных растворов для строительства своих раковинок.

Раковинные амёбы в настоящее время рассматриваются как гетерогенный полифилетический комплекс, который объединяет сходная морфология (наличие раковинки), общая экология и возможность применения одной и той

же техники исследования [21, 23]. Согласно новой системе эукариот все раковинные амёбы входят в состав двух крупных группировок:

AMOEBOZOA Luehe. 1913. emend. Cavalier-Smith.

**Tubulinea* Smimov in Adl et al..2005

***Testacea lobosia* De Saedeleer. 1934

****Arcelmiida* Kent. 1380

Сем.: *Arcellidae* Ehrenberg, 1843

Arcella

Сем.: *Centropyxidae* Jung, 1942

Centropyxis

Cyclopyxis

Trigonopyxis

Сем.: *Plagiopyxidae* Bonnet et Thomas, 1960

Bullinularia

Plagiopyxis Сем.: *Diffugiidae* Wallich, 1864

**Diffugia angulostoma* Gauthier-Lievre et Thomas, 1958

Сем.: *Heleoperidae* Jung, 1942

Heleopera petricola Leidy, 1879

H. sylvatica Penard, 1890

Сем.: *Hyalospheniidae* Schultze, 1877

Hyalosphenia elegans Leidy, 1879

H. papilio Leidy, 1875

Сем.: *Nebelidae* Taranek, 1882

Nebela bohémica Taranek, 1882

N. collaris (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879

N. militaris Penard, 1890

Schoenbornia humicola (Schoenborn, 1964) Decloitre, 1964

Сем.: *Phryganellidae* Jung, 1942

Phryganella acropodia (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909

Сем.: *Cryptodiffugiidae* Jung, 1942

**Diffugiella minuta* Playfair, 1917
 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. seminulum (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879
Euglypha anodonta v. *magna* Schoenborn, 1964
E. ciliata f. *glabra* Wailes, 1915
E. compressa Carter, 1864
E. cristata Leidy, 1879
E. rotunda Wailes, 1915
E. strigosa (Ehrenberg, 1871) Leidy, 1878
 **Placocista jurassica* Penard, 1905
P. spinosa (Carter, 1865) Leidy, 1879
 **Sphenoderia lenta* Schlumberger, 1845
Tracheleuglypha dentata (Vejdovsky, 1882) Deflandre, 1928
 Cem.: *Trinematidae* Hoogenraad et de Groot, 1940
C. dubium Taranek, 1881
C. dubium v. *orbicularis* Penard, 1910
Trinema complanatum Penard, 1890
T. enchelys (Ehrenberg, 1938) Leidy, 1878
T. lineare Penard, 1890
T. penardi Thomas et Chardez, 1958
 ••*Incertae Sedis Cercozoa*: Cem.: *Amphitremidae* Poche, 1913
Archerella flavum (Archer, 1877) Loeblich et Tappan, 1961
 **Amphitrema wrightianum* Archer, 1869
 ••*Incertae Sedis Cercozoa*: Cem.: *Pseudodiffugiidae* de Saedeleer, 1934
Pseudodiffugia gracilis v. *terricola* Bonnet et Thomas, 1960 RHIZARIA

1.2 Экологические условия обитания раковинных амёб. Зооценозы под разными культурами

Раковинные амёбы – исходно водные организмы, благодаря наличию раковинки, защищающей клетку от иссушения, освоили значительный диапазон местообитания, включая пресные водоемы, мха, почвы, а также некоторые морские биотопы. Во мхах раковинные амёбы обитают в водных пленках, покрывающих побеги, либо в «микроводоемах», образующихся в пазухах «листьев». Тестацеи чутко реагируют на изменение увлажненности, а также на изменение многих других условий окружающей среды (кислотность, трофность и др.). При этом их раковинки устойчивы к разложению и сохраняются в торфяных и донных отложениях болот и водоемов. Благодаря сочетанию этих свойств, раковинные амёбы представляют ценный объект для биоиндикации и палеорекострукции, который может значительно дополнить существующие

Специфика населения тестацев отдельных микроформ (кочки, гряды, мочажины) определяется гидротермическим режимом болотного микроландшафта. На олиготрофном болоте О. Хил выделяет три ассоциации корненожек: 1) фауну затопленных участков: *Amphitrema stenostoma*, *A. wrightianum*, *Diffugia bacillifera*, *D. bacilliarum*, *D. brevicolla*, *Nebela carinana*, *Placocysta spinosa*; 2) фауну влажных сфанговых кочек: *Amphitrema flavum*, *Hyalosphenia papilio*, *Nebela tincta*, *Arcella catinus*, *Nebela militaris*, *Assulina seminulum*, *Heleopera rosea*; 3) фауну сухих кочек: *Nebela tincta*, *Assulina muscorum*, *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Euglypha strigosa*, *Nebela militaris*, *Trigonopyxis arcula*, *Bullinularia indica*, *Corythion spp.* М. Уорнер, изучая распределение раковинных амёб в торфяниках на юго-западе Канады, выделяет группировки относительно сухих местообитаний (влажность 78–89%): *Cyclopyxis arcelloides*, *Hyalosphenia subflava*, *Sphenoderia lenta*, а также влажных биотопов (90 – 95% воды): *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *Pryganella acropodia*, *Heleoptera sphagni*, *Nebela collaris*.

При исследовании лапландских верховых болот были выделены комплексы раковинных корненожек, предпочитающих те или иные местообитания: 1) фауну увлажненных или сухих местообитаний с низкой трофностью; 2) фауну увлажненных или сухих местообитаний высокой трофности; 3) фауну местообитаний с низкими значениями рН, низкой трофностью; 4) фауну сухих местообитаний, глубина уровня воды в сфагновых биотопах – один из самых жестких экологических градиентов. Боннэ предположил, что виды, населяющие верхние части сфагнума, должны быть устойчивыми к пониженной увлажненности, и являться ксерофилами, в то время как гигро- и гидрофилы должны преимущественно встречаться в нижних горизонтах. Это предположение подтверждается вертикальным распределением ксерофильного вида *A. muscorum* и гидрофильного вида *Nebella dentistoma*. Однако Хил показал, что распределение большей части видов не подчиняется этой закономерности (например, гидрофил *H. Papilio* преимущественно встречается в верхних горизонтах), и, по всей видимости, влажность субстрата не влияет на разделение видов в толще сфагновой сплавины в соответствии с их гидро-, гигро- и ксерофильными характеристиками. Тем не менее, влажность сфагнума, определяет характер вертикальной изменчивости структуры сообществ раковинных амёб. В целом, помимо таких факторов как свет, влажность субстрата и наличие строительного материала на вертикальное распределение раковинных амёб, по всей видимости, также влияют температура, содержание кислорода, пищевые и конкурентные отношения.

Разнообразие раковинных амёб, населяющих почвы, зависит от характера органического вещества оно выше в почвах с гумусом типа мор и мор-модер. Влияние гранулометрического состава почв на видовой состав и плотность раковинных амёб обусловлено особенностями органического вещества, гидрологического режима и трофностью местообитаний песчаных и суглинистых почв. Профильное распределение раковинных амёб зависит от характера распределения органического вещества в профиле [16].

Раковинные амёбы играют важную роль в круговороте веществ и являются деструкторами целлюлозы и лигнина, а также, благодаря составу своих раковин, накапливают минеральные вещества в верхних органогенных горизонтах почвы. Тестаии также играют значительную роль в качестве регуляторов численности и жизнедеятельности бактерий, актиномицетов и грибов, в том числе и фитопатогенных, так как состоят с ними в одной трофической цепи. Они являются хорошими индикаторами, так как многие виды тяготеют к определённым почвенным условиям.

Раковинные амёбы (Testacea) являются непреходящими компонентами почвенных биоценозов. Раковинные амёбы могут использоваться как индикаторы физических и химических свойств почв: отмечается тесная связь структуры населения и динамики популяций со значениями pH, C/N, регистрируется зависимость тестацей от температуры почвы, осадков, испарения [1], изменение плотности и биомассы раковинных амёб от удобрения почвы азотом и фосфором [2] и после внесения гербицидов [3]. Раковинные амёбы относятся к одноклеточным животным, покрытым защитной раковиной, широко распространены в болотных системах, это одна из немногих групп беспозвоночных, выживающих в условиях повышенной кислотности верховых и переходных болот [4].

Многие виды раковинных амёб, вероятно, толерантны к температурному фактору. В литературе имеются лишь отдельные факты, свидетельствующие о связи динамики *Nebela tincta* с температурной кривой. Этот вид достигает максимального развития в период с июня по сентябрь. Понижение температуры поверхности почвы ниже 0°C вызывает массовую гибель раковинных амёб, в том числе цист (Neal, 1964). При относительно низких температурах в большом количестве встречается *Nebela dentistoma*, обнаруженная зимой, ранней весной и осенью в интервале температуры от 1.1 до 21°C (максимум численности при 10 и 18°C). *Diffflugia lobostoma*, напротив, является типичной летней формой, численность которой увеличивается с повышением температуры (Wang, 1928). Согласно данным Хила (Neal, 1964) температура почвы ниже 0°C ведёт к

массовой гибели раковинных амёб и их цист. Однако раковинные амёбы имеют широкое распространение в почвах лесотаяжных экосистем и тундр, где глубина промерзания превышает 1 м, а зимние температуры опускаются ниже – 20°C.

В большинстве случаев температура влияет опосредовано, через весь комплекс биоклиматических факторов. В её власти запускать процессы эксцистирования и определять размеры раковинок. Смит (Smith, 1988) показал, что в природной популяции *Corythion dubium* при температурах 0–6°C размеры раковинок были меньше примерно на 14% по сравнению с лабораторной культурой при 20°C. Викал (Викал, 1992) выделяет эвритермные и стенотермные виды водных тестацей. К стенотермным видам он относит виды *Arcella megastoma*, *Centropyxis gibba*, *Diffflugia glans*, *D. oblonga*, с температурными границами встречаемости 17.6–28.7°C.

Освещенность является важным фактором распределения видов тестацей, содержащих симбиотические зеленые водоросли (Bonnet, 1958). Специфичной адаптацией раковинных амёб к обитанию в бедной питательными веществами и микрофлорой дернине сфагновых мхов на верховых болотах является 18 эндосимбиоз (Schönborn, 1964, 1966). Динамика эндосимбиотических видов тесно связана с освещенностью, в частности с продолжительностью светового дня (Heal, 1964). Виды, имеющие внутриклеточных симбионтов (*Archerella flavum*, *Hyalosphenia papilio*) попадают только в верхнем светопроницаемом слое сфагновой дернины, а глубина их проникновения зависит от степени сомкнутости растений (Meisterfeld, 1979). Данный факт можно использовать как признак сомкнутости сфагнового покрова при палеоэкологических реконструкциях. Однако распределение некоторых эндосимбиотических видов определяется балансом действующих факторов – освещенности и наличия материала для построения раковинок (Heal, 1962).

Большинство видов раковинных амёб являются бактерио- (*Euglypha*, *Trinema*, *Corythion*) и альгофагами (*Hyalosphenia*, *Diffflugia*, *Pontigulasia*, *Lesquereusia*). Однако существенные различия между альгофлорой верховых и

низинных болот не являются достаточно важным фактором, влияющим на распределение раковинных амеб (Graaf de, 1957). По данным Хила (Heal, 1964), размножение *Netzelia tuberculata* не происходило в культурах нитчатых (*Spirogira* sp.) и поддерживалось в культурах других 15 видов зеленых и диатомовых водорослей. Эти данные противоречат результатам исследований других авторов, которые наблюдали питание многих видов *Diffugia* нитчатыми водорослями (Stump, 1935, Hoogenraad, Groot de, 1941).

В оценке плотности тестацей (численности в расчете на определенную площадь) имеются значительные расхождения: если Шенборн (Schönborn, 1973) насчитывает около 10 млн. раковинок в 1 м² мягкого гумуса и около 45 млн. – сырого, то Фольц (Volz, 1967) и Хил (Heal, 1970) приводят данные, в несколько раз превышающие эти значения. Самому низкому показателю плотности в 5 млн./1 м² можно противопоставить максимальный в 10000 млн./1 м²; в большей части публикаций плотность не превышает 1000 млн./1 м². Такие различия можно объяснить сроками взятия проб: плотность может различаться по сезонам в разных растительных формациях в 4–10 раз (Coûteaux, 1969; Laminger, 1980). Максимальная численность в условиях субальпийских лугов Австрийских Альп приходилась на январь, минимальная – на июль-август. Изучая популяционную динамику в осиновом лесу (Канада) Лоуэзе показал, что среднегодовая биомасса и общая годовая продукция для *Nebelidae* равны 0.03 и 6.4 г/м² соответственно. Эуглифиды были функционально доминирующей группой по продуктивности, числу генераций и их продолжительности, интенсивности дыхания, составляя около половины среднегодовой биомассы в этом местообитании. Верх численности этих простейших приходился на осень, а зимой поддерживалась способность к размножению. В то же время *Centropuxidae* составляли приблизительно 20% общей продукции. Биомасса раковинных амеб в ельнике равнялась 5 г/м².

Содержание гумуса, развитость аккумулятивных горизонтов, качество и количество органического вещества, поступающего в почву с растительным опадом, пористость почв, гидрологический режим обуславливают вертикальное

распределение раковинных амёб (Гельцер и др., 1985). Горизонты А0, А1 имеют максимальное видовое богатство ризопод. В интервалах горизонтов А1 и А2 разнообразие и количество раковинных амёб обедняется. Согласно данным Тишлера (Tischler, 1949) наиболее подходящие условия для жизни раковинных амёб находятся на глубине 0–20 см. В составе массового комплекса различаются два размерных класса – более крупные (50–100 мкм) формы (в основном подкласса Testacealobosia) и виды мелкого размера порядка 20–45 мкм (Testaceafilosia). Соотношение этих размерных классов мы рассматриваем как один из характерных признаков структуры группировок тестацей гумусовых горизонтов. Преобладающим размерным классом здесь являются крупные организмы (в среднем 72%), в то время как в подстилке на их долю приходится лишь 25%, а основную массу составляют мелкие формы.

В берёзовом лесу подстилка листовенная и её разложение происходит относительно быстро, не обеспечивая больших запасов органики, что не способствует развитию богатой фауны тестацей. Так, например, в кедровнике, где формируется мощный слой рыхлой насыщенной влагой подстилки, были найдены такие крупные виды раковинных амёб, как *Nebela collaris*, *Cyclopyxis arcelloides*, а также вид с шипами, требующий значительных пространств для свободного парения – *Euglypha compressa* [18, 23].

Основными особенностями раковинных амёб как биоиндикаторов являются их широкое распространение в различных типах почв, быстрая реакция на изменения условий среды и различия в экологических предпочтениях у разных видов. на болотах наибольшее влияние на сообщества этих организмов оказывают гидрологические условия среды, а в условиях олиготрофных болот, фактически, только этот фактор [18, 23]. Поэтому раковинные амёбы активно используются в палеоэкологических исследованиях для реконструкции водного режима болот. Кроме этого, существуют и другие методы оценки водного режима – по растительным остаткам и степени разложения торфа, при помощи разработанной бальной шкалы. в отличие от них, ризоподный анализ позволяет вычислять непосредственно глубину уровня

болотных вод по количественным оптимумам видов при помощи передаточной функции. впервые такой способ расчета уровня болотных вод был осуществлен в Канаде [22]. Проведенное сопоставление оптимумов, полученных разными авторами для разных территорий [20], показало, что для некоторых видов они могут существенно отличаться. Поэтому существует необходимость определения видовых оптимумов раковинных амеб для каждого района исследований. Следует отметить, что количественная оценка видовых оптимумов позволяет не только вычислять глубину уровня болотных вод, но также значительно повышает информативность анализа экологических свойств этих организмов. На болотах южной тайги западной Сибири проведены единичные исследования раковинных амеб на качественном уровне.

Виды с мелкими (< 60 мкм) раковинками и относительно быстрыми темпами размножения (*Trinema lineare*, *Euglypha rotunda*), более отчетливо реагируют на кратковременное обводнение, чем крупные (> 60 мкм), так как последние имеют более длительный период развития. Поэтому, тенденция к увеличению численности с ростом влажности почвы более характерна для мелких видов, а не для всего населения (Lousier, 1974a). Модельные опыты по изменению степени увлажнения от воздушно-сухого до полного обводнения почвы также показывают зависимость доли живых организмов от роста гидроморфности субстрата (Яковлев, 1981).

1.3 Ризоподный анализ. История развития и становления ризоподного анализа.

История ризоподного анализа берёт свое начало с работ немецких исследователей, в которых приводятся подробные видовые списки и первые данные по структуре сообществ раковинных корненожек различных типов заболоченных биотопов [19]. В 1927 году Harnisch предпринял первую попытку классифицировать накопившуюся к тому времени информацию и выделил 5

основных фаунистических комплексов сфагнобионтных раковинных корненожек, характеризующих среднеевропейские болота.

Весомый вклад в дальнейшее исследование экологии раковинных амёб внесли европейские протозоологии. Было выявлено, что помимо влажности не меньшее влияние на структуру видовых комплексов оказывает кислотность среды, наличие подходящего материала для построения раковинки, освещённость, тип болота, а также и другие факторы. Однако, несмотря на значительное количество публикаций, в большинстве работ интерпретация данных носила описательный характер. Местообитания, как правило, были охарактеризованы на уровне типов болот – верховые, переходные, низинные [20]. Для обозначения степени влажности биотопов использовались полуколичественные шкалы. Количественные характеристики видовых комплексов также отсутствовали или были предложены в виде грубой оценки доли вида в сообществе (массовый, малочисленный, единичные экземпляры и т.д.).

Активное исследование количественной экологии раковинных корненожек началось в 80–х годах XX века в связи с развитием вычислительной техники и методов статистического анализа данных. Так, Meisterfeld использовал кластерный анализ для классификации данных, полученных в результате исследования 12 болот, и выделил 25 типов сообществ раковинных амёб, различающихся в основном по доминантам. В качестве основных факторов, определяющих различия между ценозами, были выделены влажность субстрата, горизонт сфагноума и тип болота (верховое или низинное) [21]. Помимо детального описания видовых комплексов, анализ 17 количественных отношений между параметрами среды и структурой сообществ раковинных амёб необходим для точной интерпретации палеоэкологических данных ризоподного анализа. В этом отношении показательной является вышедшая в двух частях работа по изучению ненарушенных сфагновых экосистем южной Финляндии. В первой части приводится оценка

экологического оптимума для 38 видов тестацей по отношению к 7 химическим и 4 физическим факторам [20].

2. Объекты и методы исследования.

Нами были проанализированы с помощью ризопоидного анализа образцы подстилки, отобранные в июле 2017 года под шестью основными лесообразующими культурами Сибири в пределах Многолетнего опыта Института леса им. В.Н. Сукачева (Емельяновский район).

Данный участок является искусственным насаждением основных лесообразующих видов деревьев Сибири. Опытный участок был заложен в 1968-1972 гг. Лабораторией лесного почвоведения Института леса и древесины им. В.Н.Сукачева, и включает 6 полос занятых посадками культур основных лесообразующих видов: 1.Ель сибирская (*Picea obovata*), 2.Береза обыкновенная (*Betula pendula*), 3.Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), 4.Осина обыкновенная (*Populus tremula*), 5.Лиственница сибирская (*Larix sibirica*), 6.Сосна кедровая (*Pinus sibirica*).

Культуры были посажены 2–3-х летними саженцами в 71-м году. В настоящее время в культурах ярко выражена неоднородность распределения травянистой растительности под пологом. Напочвенный покров в культурах кедр, сосны и частично лиственницы характеризуется как мертвопокровный, в культурах ели 90 % проективного покрытия приходится на мох [10].

2.1. Физико-географическая характеристика района исследования.

Данный опытный участок расположен на обширной террасе р. Качи, левобережного притока Енисея, на восточной окраине Кемчугской возвышенности возле поселка Памяти 13 борцов (Емельяновский район), занимает 1,7 га на серой почве, который после раскорчевки вторичного березняка лесостепной зоны периодически использовался под сельскохозяйственные угодья [10].

Расположение Кемчугской возвышенности внутри огромного Евразийского материка обуславливает континентальность климатических

условий, причем более суровых по сравнению с западными и восточными лесостепными районами. Восточная окраина Кемчугской возвышенности, где расположен опытный участок, по биоклиматическому районированию Красноярского края относится к подтайге Западной Сибири.

Для этой территории характерна резкая смена климата в связи с высотной поясностью. Кемчугская возвышенность относится к умеренному поясу и холодно-умеренному подпоясу, к области достаточного увлажнения. Гидротермический коэффициент меняется от 1,2 до 1,6.

Из годового количества солнечной радиации, поступающей на эту территорию (35-43 ккал/ см), около 50 % приходится на долю турбулентного теплообмена, что приводит к высокой трансформации воздушных масс летом, следствием чего являются высокие температуры воздуха в этот период. Зима - продолжительная и суровая, а лето - короткое и прохладное. Резкое уклонение в сторону недоборов осадков (300 мм) бывает редко и составляет всего 7 %. Основная масса осадков выпадает летом, на долю зимних осадков приходится около 10-15 % годовой нормы.

Вероятность сухих периодов летом небольшая - 7%. Максимум длительности таких периодов -16-18 дней. Осенью в основном отмечается по одному дождливому периоду длительностью в пять и более дней подряд (73% вероятности). Вероятность особо неблагоприятных лет, когда бывает по два-три таких периода, составляет 40%. Чаще всего дождливые длительные периоды отмечаются в последнюю треть августа.

Общая сумма тепла за вегетационный период составляет 1500°C, средний летний минимум - 6°C. Последний заморозок весной наблюдается в конце мая и в начале июня, но имеется 10-15% вероятности и более поздних заморозков. Первый заморозок отмечается в начале или в середине августа. Продолжительность безморозного периода составляет в среднем 65-120 дней.

Снежный покров появляется в середине октября, но прочно устанавливается в разные сроки: в третьей декаде октября - в первых числах ноября, максимальная высота его 60-80 см. Температура самого холодного

месяца (январь) $-24,7^{\circ}\text{C}$. Глубина промерзания почвы достигает 70-170 см. Температура почвы на глубине 20 см $-4-14^{\circ}\text{C}$.

Снеготаяние начинается в конце марта - начале апреля и заканчивается во второй-третьей декадах апреля. Средняя дата полного оттаивания почв колеблется в широком интервале, но в большинстве случаев полное оттаивание почв отмечается в конце июня. Очень непродолжителен период с активными температурами. На глубине 20 см температура почвы выше 10°C отмечается с середины июня до середины сентября.

Большая часть возвышенности покрыта лесами. В ее центральной части распространены наиболее влаголюбивые пихтово-еловые леса с примесью кедра. На севере преобладают сосна и береза. В южной части по заболоченным участкам распространены елово-пихтовые таволговые леса, на более сухих водоразделах - сосновые боры. Территория, примыкающая к участку модельного опыта с лесными культурами, занята вторичным березняком, сохранились единичные сосны и лиственницы. Травяной покров хорошо развит, представлен лесными и лугово-лесными видами.

Таким образом, климатические условия Кемчугской возвышенности отличаются значительной степенью континентальности (58-59%), хорошей влагообеспеченностью и недостаточным количеством тепла.

2.2. Описание ключевых участков и методика отбора проб на ризоподный анализ.

Нами с помощью ризоподного анализа, были проанализированы образцы подстилки, отобранные в июле 2017 года под шестью основными лесообразующими культурами Сибири в пределах многолетнего опыта Института леса им. В.Н. Сукачева, расположенного возле поселка Памяти 13 борцов (Емельяновский район) [2]. Это искусственное насаждение основными лесообразующими видами деревьев Сибири, включает 6 полос размером 30x60 м занятых: елью сибирской, березой обыкновенной, сосной обыкновенной,

осиной обыкновенной, лиственницей сибирской и сосной кедровой. В настоящее время в культурах ярко выражена неоднородность распределения травянистой растительности под пологом. Напочвенный покров в культурах кедра, сосны и частично лиственницы характеризуется как мертвопокровный, в культурах ели 90 % проективного покрытия приходится на мох.

Под каждой культурой нами была отобрана подстилка площадью 20 см², подстилка отбиралась до органоминерального горизонта, под культурой ели проба включает и мохово-лишайниковый покров.

Для сравнения был отобран 1 контрольный образец (залежь) на примыкающей к лесополосам залежи.

С каждой лесополосы (кроме лиственницы и залежи) было отобрано по 2 образца. Отбор образцов был проведен по стандартной методике. На каждой пробной площадке определялась сомкнутость крон. Под сомкнутостью понимается доля площади поверхности земли, занятая проекциями крон. Можно также характеризовать сомкнутость, как ту часть неба, которая закрыта кронами – иными словами оценивать соотношение между "открытым небом" и кронами. Сомкнутость, обилие и прочие подобные величины в геоботанике обычно оценивают одним из трех показателей: в процентах (от 0 до 100), в баллах (от 1 до 5 или до 10) и в долях от единицы (от 0,1 до 1), что в, общем-то, одно и то же.

Образцы подстилки отбирали в наиболее характерных с точки зрения растительного покрова участках исследуемой культуры. На выбранном участке отбор выполняли на всю глубину подстилки с площади 20 см², а также мхов, образующих напочвенный покров, пробу помещали в пакет, в дальнейшем в лаборатории производили взвешивание. Для вычисления плотности раковинок бралась вся площадь размером 20см² (от 130-230г.), отличалась в зависимости от характера субстрата. Для ризоподного анализа бралась навеска 10 г. В нижележащие горизонты раковинные корненожки обычно не проникают либо случайно попадают единичные экземпляры.

Ризоподный метод заключается в количественном учете и качественном анализе экологических свойств сообществ тестаций, и установлении видового разнообразия раковинных амеб. В работе использовали общепринятые методы изучения раковинных амеб: микроскопирование в почвенной суспензии.

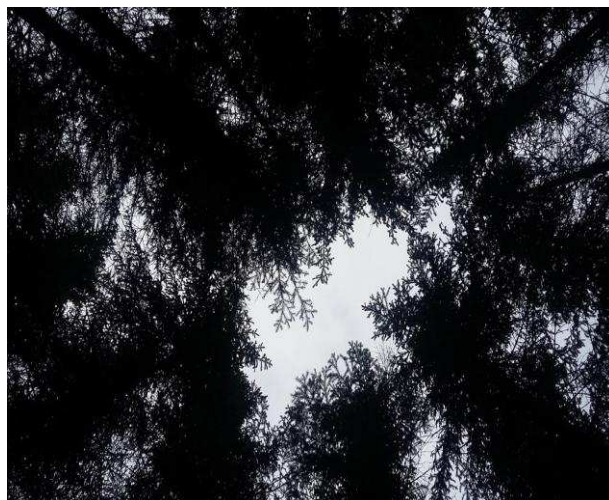


Рисунок 1, 2 - Пробная площадь 1, лесокультура ели

В лесокультуре ели проба ель 1 отбиралась в 10 м от края лесополосы (рис.2), мощность подстилки составляет 3-3,5 см, образована преимущественно хвойным опадом. Проба включает моховой очес. Сомкнутость крон достигает 70% (рис.2). Проба Ель 2. отобрана в 4м вглубь лесополосы от первой точки, под «окном». Мощность подстилки составляет 0,7-1,5 см.



Рисунок 3, 4 - Пробная площадь 2, лесокультура березы

Вторая пробная площадь заложена под лесокультурой березы. В подросте из ели и сосны. Подстилка была преимущественно из зеленого мха, лиственного и хвойного опада, мощностью составляла-3,5см (рис.3) представлена листвой березы и хвоей.

Третья пробная площадь лесокультура сосны. Мощность подстилки 3см, включает хвою, остатки зеленого мха, брусника, проба Сосна 1 отобрана в 10 м от границы с березняком, в центральной части. Сомкнутость крон - 50% (рис.4). Проба Сосна 2 отобрана в 5м от сосны 1. Подстилка 7см, из хвои, сухих ветвей и мха. Сомкнутость крон – 55%.



Рисунок 4,5 - Пробная площадь 3, лесокультура сосны

Пробная площадь 4 – лесокультура осины. Осинник в подросте сосна, рябина, черемуха. Подстилка мощностью 2,5см, лиственный опад, ветви. Сомкнутость крон – 70%. Проба Осина 2. Подстилка – 1,5 см, лиственный опад и ветви. Сомкнутость 65%.

Пробная площадь 5 - лесокультура лиственницы. На данной площадке выделено два существенно отличающихся участка: 1) где была проведена прополка и удален весь подрост из рябины, здесь мощность подстилки составляет 1,5 см, хвойный опад, ветви (рис.6), сомкнутость крон 50% (рис.7); 2) участок без прополки, у густым рябиновым подростом (в подросте рябина, черемуха, молодые сосны), сомкнутость крон здесь 50%, мощность подстилки 6 см, преимущественно из мха, ветвей и хвойного опада (рис.7).



Рисунок 6 - Лесокультура лиственницы (без подроста рябины)



Рисунок 7 - Пробная площадь 5 - лесокультура лиственницы (с сохранным подростом рябины).

Шестая пробная площадь - лесокультура сосны кедровой, сомкнутость крон составляет 45%. Мощность подстилки, состоящей исключительно из хвои - 2см, отобрано 2 пробы (рисунок 8).

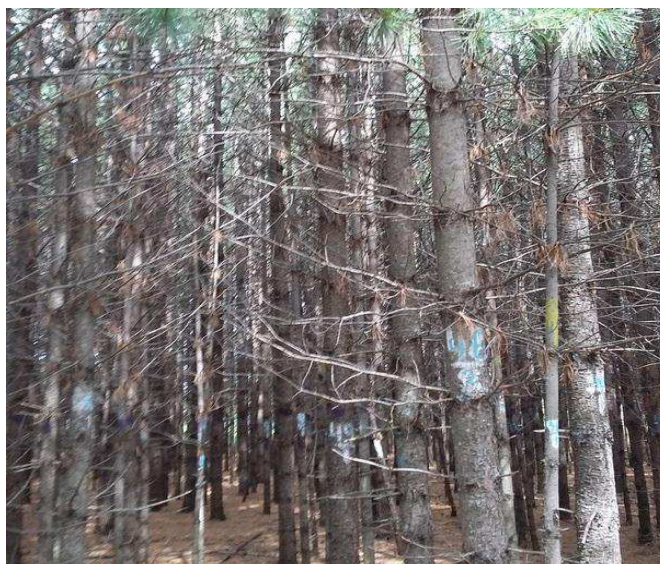


Рисунок 8 - Пробная площадь 6, лесокультура сосны кедровой.

Пробная площадь 7 - разнотравно-злаковая залежь, отобрана в качестве фона, расположена через проселочную дорогу от Многолетнего опыта с целью сравнения видов. Залежь, представленная злаковой растительностью – пырей (*Elytrigia repens* L.), мятлик (*Poa annua* L.) и разнотравьем – тысячелистник (*Achillea millefolium* L.), мышиный горошек (*Vicia cracca* L.), ромашка непахучая (*Matricaria perforata* (L.) Sch. Bip.), клевер белый (*Trifolium repens* L.), гулявник лезеля (*Sisymbrium loeselii* L.). Фоновый участок примыкает к экспериментальному участку с лесными культурами и находится в тех же почвенно-климатических условиях.

Подстилка на участке залежь слаборазвита, отобран травянистый и лиственный опад (рисунок 9).



Рисунок 9 - Пробная площадь 7, разнотравно-злаковая залежь

2.3. Лабораторный этап: пробоподготовка, микроскопирование.

Образцы проанализированы с помощью ризоподного метода, который заключается в количественном учете и качественном анализе экологических свойств сообществ тестаций, и установлении видового разнообразия раковинных амеб.

Для выявления видового разнообразия и количественного учета раковинных амеб готовили водную суспензию из свежих образцов по стандартной методике. Для выявления видового состава и количественного учета раковинных амеб 10 г исследуемого образца помещали в колбу на 100 мл, заливали произвольным количеством воды и оставляли на сутки для размокания почвенных частиц. Далее фильтровали через сито с размером ячейки 0,5 мм для отделения крупных растительных остатков, которые могут маскировать раковинных амеб. Фильтрат отстаивали примерно сутки, затем надосадочную жидкость отбирали пипеткой, чтобы довести объем осадка до 10 мл. Определение видов проведено при увеличениях $\times 100$ и $\times 400$. Пользовались определителем Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов «Пресноводные раковинные амебы». В каждой пробе определено не менее 300 экземпляров раковинных амеб,

за исключением проб с очень низким содержанием раковинок. Проведен расчет относительного обилия каждого вида из проб в процентном соотношении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. По данным из получившейся диаграммы можно сделать вывод, что в хвойных культурах плотность тестащей в почвах изученного района варьирует от 714 до 2489 тыс. экз./ г воздушно-сухой почвы. Раковинных амеб относительно больше чем в хвойных культурах, а именно: ель-2489 экз./г в.с.в., сосна-2300 экз./г в.с.в., кедр-2284 экз./г в.с.в.

2. На исследуемом участке сообщество раковинных амеб представлено 18 видами. По данным из таблицы во всех пробах преобладают ксерофильные бриобионты, а именно: *Trinema complanatum*, *Euglypha ciliata glabra*, *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis orbicularis*, *Corythion dubium*, *Centropyxis eurystoma*, *Euglypha rotunda*, *Nebela tinctoria*, *Trinema lineare*, *Centropyxis platistoma*, *Centropyxis constricta*. Меньше всего и не во всех пробах встречались такие виды как *Cyclopyxis eurystoma*, *Trinema lineare*, *Euglypha ciliata glabra* и *Centropyxis constricta*.

3. Так же на плотность видов влияет мощность лесной подстилки, как например плотность раковинных амеб в сосняке - 2300 экз./1г в.с.в., здесь достаточно высокая влажность - 50 %, так же мощность подстилки самая большая (7 см). Мелкие формы раковинных амеб (*Trinema*, *Centropyxis*) отмечены в большем количестве в березовой и лиственной культурах, что обусловлено достаточной влажностью и мощной подстилкой. Крупные формы (*Nebela*, *Cyclopyxis*) наиболее часто встречаются в еловой и кедровой культурах, что связано с достаточной для их влажностью.

4. Проведенные нами исследования позволили показать высокое разнообразие раковинных амеб в сосняках. Видовое богатство тестащей определяется большой гетерогенностью биотопов, включающих как мертвопокровные участки с хвойной подстилкой, так и участки с травяным ярусом, кустарничковым подлеском, а также с зеленомошным покровом.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Безкоровайная, И. Н. Оценка трофической активности микроартропод в лесных культурах с помощью Vaitlamina теста / И. Н. Безкоровайная, М. Н. Егунова // Вестник КрасГАУ. – 2013. – № 10. – С. 46-50.
2. Гельцер, Ю. Г. Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения / Ю. Г. Гельцер, Г. А. Корганова, Д. А. Алексеев. – М. : Изд-во МГУ, 1985. – 90 с.
3. Булатова У. А., Раковинные амёбы (Rhizopoda, Testacea) в естественных сообществах и агроценозах / У. А. Булатова, П. А. Нужнов // 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.
4. Булатова, У. А. Почвенные раковинные амёбы (Rhizopoda, Testacea) Бакчарского и Каргасокского районов Томской области // «Старт в науку»: Сб. материалов 56-й научной студенческой конференции биолого-почвенного факультета Томского государственного университета, 23–27 апреля 2007. - Томск, 2007. - С. 5–6.
5. Шугалей, Л. С. Моделирование развития искусственных лесных биогеоценозов / Л. С. Шугалей, М. Г. Семечкина, Г. И. Яшихин, В. К. Дмитриенко. – Новосибирск : Наука, 1984. – 152 с.
6. Гиляров, Ю. И. Количественные методы в почвенной зоологии / отв. ред. М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова. - М. : Наука, 1987. - 288 с.
7. Прейс, Ю. И. Ризоподный анализ в реконструкции водного режима болотных экотопов (выбор оптимального методического подхода) / Ю. И. Прейс, И. В. Курьина // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. - 2011. - № 25. - С. 412-420.

8. Булатова, У. А. Фауна и экология раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) сосновых лесов Томской и Кемеровской областей / У. А. Булатова // Вестник Томского государственного университета. Биология. - 2010. - № 2 (10). - С. 58–67.
9. Яковлев, А. С. Использование фауны раковинных амёб для оценки нарушенности почв / А. С. Яковлев, Ю. Г. Гельцер // Современные проблемы протозоологии : тез. докл. и сообщений IV съезда Всесоюзного общества протозологов (Ленинград, февраль 1987г.) – Л. : Наука, 1987. – 80 с.
10. Мазей, Ю. А. Пресноводные раковинные амёбы / Ю. А. Мазей, А. Н. Цыганов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 300 с.
11. Решетникова, Т. В. Масса подстилки и интенсивность ее разложения в 40-летних культурах основных лесобразующих видов Сибири / Т. В. Решетникова, Э. Ф. Ведрова // Лесоведение. - 2014. - №1. - С. 42-50.
20. Booth, R. K. Ecology of testate amoebae (Protozoa) in two lake superior coastal wetlands: implications for paleoecology and environmental monitoring / R. K. Booth // Wetlands. - 2001. - Vol. 21. - № 4. - P. 564 – 576.
21. Гиляров, М. С. Почвенные раковинные амёбы (Testacea) и их значение для диагностики болотных почв / М. С. Гиляров // Почвоведение, 1955. – № 10. – С. 61 – 65.
22. Алексеев, Д. А. Раковинные амёбы почв болотных лесов северной подзоны европейской тайги: дис. ... канд. биол. наук : 10.00.06 / Д. А. Алексеев // Москва. - 1984. – 262 с.
23. Wanner M. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (Testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany / M. Wanner, W.E.R. Xylander // Ecol. Engineer. - 2003. - V. 20. - P. 113-119.
24. Heal O. W. Abundance and micro-distribution of testate amoebae (Rhizopoda: Testacea) in Sphagnum / O. W. Heal // Oikos. – 1962. – V. 13. – I. 1. – P. 35–47.


25. Booth R. K. Ecology of testate amoebae (Protozoa) in two lake superior coastal wetlands: Implications for paleoecology and environmental monitoring / R. K. Booth // Wetlands. – 2001. – V. 21. – P. 564–576.

26. Schönborn W. Beschalte Amöben (Testacean)/ W. Schönborn // – Wittenberg-Lutherstadt : Ziemsen. - 1966. – 112 p.

27. Корганова, Г. А. Раковинные амебы в почвах хвойно-широколиственных лесов как показатели особенностей среды : дис. ... канд. биол. наук 10.00.06 / Г. А Корганова. – М. : ИЭМЭЖ РАН, 1979 – 227 с.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт экологии и географии
Кафедра экологии и природопользования

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой


И. Н. Безкоровайная
подпись
«21» 06 2018 г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

05.03.06 – Экология и природопользование

05.03.06.01 – Экология

**«СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ РАКОВИННЫХ АМЕБ ПОД
КУЛЬТУРАМИ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД
СИБИРИ»**

Руководитель

 - к.г.н., доцент А. В. Гренадерова

Выпускник

 Д. А. Хомчик

Нормоконтролер

 О. С Бухно

Красноярск 2018