

На правах рукописи



КИРЕЕВ Александр Викторович

**ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
ПОПУЛЯЦИЙ И ВИДОВАЯ СТРУКТУРА  
СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ  
И ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ  
В НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМАХ ПОВОЛЖЬЯ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Пенза – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования “Пензенский государственный педагогический университет имени В.Г. Белинского” на кафедре зоологии и экологии.

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор  
**Мазей Юрий Александрович**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор,  
профессор кафедры гидро биологии  
биологического факультета ФГБОУ ВПО  
«Московский государственный  
университет им. М.В. Ломоносова»  
**Бурковский Игорь Васильевич;**

доктор биологических наук, профессор,  
профессор кафедры экологии ФГБОУ ВПО  
«Российский государственный аграрный  
университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»  
**Мосина Людмила Владимировна.**

**Ведущая организация:** Институт клеточного и внутриклеточного  
симбиоза Уральского отделения  
Российской академии наук, г. Оренбург.

Защита состоится 22 марта 2012 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.337.02 при Пензенской государственной технологической академии по адресу: 440039, г. Пенза, пр. Байдукова / ул. Гагарина, д. 1а/11, корпус 1, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО “Пензенская государственная технологическая академия”.

Автореферат разослан “21” февраля 2012 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Яркинд Михаил Ильич

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Раковинные амебы и гетеротрофные жгутиконосцы – одноклеточные организмы, для которых характерен преимущественно агамный (бесполой) способ размножения (Hausmann et al., 2003). Важнейший методологический подход, лежащий в основе изучения экологии популяций бесполой протистов, – анализ морфологической изменчивости. Морфология внешних структур – раковинок, домиков и т.п. – является таксономически значимой и отражает особенности взаимодействия клеток-организмов с окружающей средой. Известно, что морфология раковинок зависит от свойств биотопа и, в частности, от запаса влаги (Bonnet, 1975; Гельцер и др., 1985; Корганова, 2003). Определенные морфотипы раковинных амеб приурочены к тому или иному местообитанию: водной среде свойственны уплощенно-дисковидный и акростомный типы; гумусовым горизонтам почв – уплощенная вентральная поверхность при осевой симметрии, плагиостомный и криптостомный типы. Поэтому морфологическая структура населения тестацей может быть использована как экологический индикатор, характеризующий условия обитания в том или ином биотопе (Гельцер и др., 1985; Бобров, 1999).

Несмотря на достаточно хорошую проработанность макромасштабных закономерностей варьирования экоморфологии раковинок, исследования, посвященные более тонким биометрическим изменениям в пределах морфотипов, остаются немногочисленными. По данным некоторых авторов (Бобров, 1999; Bobrov, Mazei, 2004) список видов раковинных амеб, охваченных биометрическим исследованием, не превышает 70, а работы, посвященные изучению морфологической изменчивости гетеротрофных жгутиконосцев с домиками, полностью отсутствуют (Tikhonenkov et al., 2008). При этом объем выборки для отдельных видов лишь в некоторых работах составляет хотя бы 30 особей, чего обычно недостаточно, учитывая значительную изменчивость простейших. Практически полностью отсутствуют исследования закономерностей изменения размерной структуры популяций раковинных амеб в пространственно-временном аспекте. При этом очевидно, что простейшие в силу своих незначительных размеров и быстрой смены поколений чутко реагируют на любые изменения среды (Бурковский, 1984; Бобров и др., 2002; Мазей, Цыганов, 2006).

Популяционные исследования являются основой изучения экологии сообществ. В последнее время интерес к экологии пресноводных корненожек значительно упал на фоне роста числа публикаций по сфагнобионтным ризоподам, активно применяющимся при осуществлении палеорекострукции климата в голоцене (Бобров, 2003; Booth, 2010; Charman et al., 2010). Вместе с тем, эти организмы успешно используются как биологические индикаторы состояния пресноводных экосистем (Льтербнек, 1953; Дехтяр, 1979; Roe et al., 2010). Однако широкое применение этих методов тормозится отсутствием сведений о составе и экологических особенностях раковинных корненожек во многих регионах, каждый из которых, как правило, имеет свои особенности (Neville et al., 2010). В частности, слабо изученным остается население пресноводных ризопод Сред-

него Поволжья: по региону имеется всего несколько публикаций (Бенинг, 1924; Белова, Тихонова, 1982; Мазей, Цыганов, 2006).

Цель и задачи исследования.

Цель работы – изучение закономерностей морфологической изменчивости раковинок в природных и лабораторных популяциях раковинных амёб в пространстве и времени и расширение информации о структуре сообществ пресноводных раковинных амёб в Поволжье.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Изучить морфологическую изменчивость в популяциях пресноводных раковинных амёб (на примере рода *Diffugia*) в водоемах разных типов и определить роль типов биотопов в формировании биометрических характеристик популяций.

2. Выявить закономерности варьирования популяций сфагнобионтных раковинных амёб в течение вегетационного сезона, а также в соответствии с пространственной гетерогенностью биотопов.

3. Сопоставить морфологическую изменчивость гетеротрофных жгутиконосцев в природных популяциях и культурах.

4. Изучить структуру сообществ раковинных амёб в некоторых пресных водоемах Поволжья.

Научная новизна. Впервые проведено морфометрическое исследование популяций раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в водоемах Волжского бассейна. Впервые показано, что в группах близких видов раковинных амёб рода *Diffugia* виды, не различимые морфометрически, имеют значимые экологические различия, встречаясь в разных типах водоемов. Впервые описан характер варьирования морфометрических признаков раковинных амёб во времени (в течение вегетационного сезона) и по вертикали в масштабе трех сантиметров. Впервые обнаружено, что изменчивость морфологических параметров в природных популяциях гетеротрофных жгутиконосцев значительно и достоверно ниже вариабельности в культурах. Приведен список 27 новых для реки Волги видов бентосных раковинных амёб.

Научно-практическая значимость. Материалы диссертации, сформулированные в ней научные положения и выводы могут найти применение в работе природоохранных организаций при оценке состояния естественных биогеоценозов, организации многолетнего биомониторинга, составления кадастров животного мира России. Результаты диссертационной работы используются в учебном процессе кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского при подготовке бакалавров и магистров по направлению “Биология”, что подтверждено соответствующим актом.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на V Межд. симп. по раковинным амёбам (Монбельяр, Франция, 2009 г.), Всерос. конф. “Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем” (Тольятти, 2011), I Межд. науч.-практ. конф. “Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира” (Брянск,

2011 г.), Межвуз. конф. “Реймерсовские чтения” (Пенза, 2011 г.), IV Межд. симп. “Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем” (Тольятти, 2011 г.), на заседаниях каф. зоологии и экологии (2007–2011 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 3 статьи в изданиях, входящих в перечень ведущих научных журналов ВАК.

Декларация личного вклада автора. Все результаты, составляющие содержание диссертации, получены диссертантом самостоятельно. Научному руководителю принадлежат разработка концепции решаемой проблемы и постановка задачи исследования. Автор лично участвовал в сборе полевого материала, самостоятельно провел подготовку и микроскопический анализ проб, а также статистическую обработку данных. В совместных публикациях вклад автора составил 50–70 %.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 143 страницах, состоит из введения, 5 глав и выводов. Список литературы включает 239 источника, в том числе 147 – на иностранных языках. Работа иллюстрирована 41 рисунком и 28 таблицами.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Достоверные биометрические различия в популяциях пресноводных раковинных амеб одного вида отмечаются только при заселении разных типов экосистем. В некоторых случаях популяции близких видов, не различимые морфометрически, имеют значимые экологические различия, встречаясь в разных типах водоемов.

2. В популяциях сфагнобионтных раковинных амеб достоверные морфометрические различия проявляются по вертикали в масштабе трех сантиметров: в более сухом биотопе (моховая лужайка) с глубиной размеры организмов увеличиваются, в погружённом в воду сфагнуме отмечается противоположная тенденция.

3. Изменчивость морфологических параметров в природных популяциях гетеротрофных жгутиконосцев значительно и достоверно ниже вариабельности в культурах.

4. Обнаружение в р. Волге ранее не известных для реки видов раковинных амеб свидетельствует, во-первых, о явной недостаточности имеющихся сведений по составу ризоподного населения Волжского бассейна, а, во-вторых, об изменчивости самого населения в связи с изменениями всей волжской экосистемы, и внедрением в комплекс лимнофильных организмов, почвенных и болотных видов.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

В главе дается краткая характеристика раковинных амеб и гетеротрофных жгутиконосцев, рассматриваются проблемы морфологической изменчивости простейших, а также обсуждаются особенности организации сообществ раковинных корненожек в пресных водах.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для изучения экоморфологических особенностей популяций раковинных амеб был собран в течение полевых сезонов 2004–2008 гг. в донных осадках рек Суры, Труёва, Тешняря, Кадады, Юловки, Пензы, Инзы, Хопра, прудов, расположенных в Пензенском, Бессоновском, Кузнецком, Земетчинском, Бековском р-нах Пензенской обл. Качественные пробы отбирали при помощи планктонного сачка, проводя им вблизи поверхности ила.

Морфологию раковинок изучали при помощи светового (Биомед-Р) и сканирующего электронного (JSM T-330) микроскопов. Раковинки отсаживали оттянутой пипеткой под биноклем МБС-9 в каплю глицерина. Измерения проводили при помощи окуляр-микрометра АМ9-2 при увеличениях окуляра  $\times 15$  и объектива  $\times 8$  с точностью до 0.25 мкм.

Для описания морфометрических характеристик организмов рассчитывали следующие показатели: среднее арифметическое значение признака, стандартная ошибка средней, медиана, среднее квадратичное отклонение, коэффициент вариации. Для определения характера варьирования признаков строили вариограммы и проводили корреляционный анализ. Сравнение морфометрических параметров разных популяций одного вида и близких видов между собой осуществляли при помощи критерия Манна-Уитни. Достоверность различий между популяциями оценивали также при помощи дискриминантного анализа. Расчеты вели при помощи пакета программ STATISTICA 6.0.

Пробы воды и грунта из природных биотопов пересевали в чашки Петри со средой Пратта и обогащали бактериями *Pseudomonas fluorescens*. Для уменьшения количества фотосинтезирующих видов и ускорения развития гетеротрофных организмов, чашки Петри с пробами выдерживали в термостате при температуре 25 °С в полной темноте. Для увеличения площади субстрата для прикрепления гетеротрофных жгутиконосцев использовали стерильные волокна ваты, которые укладывали на дно чашек Петри.

Материал для изучения экоморфологических особенностей популяций гетеротрофных жгутиконосцев был собран в течение летнего сезона 2005 г. Работы проводили на базе лаборатории микробиологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Для характеристики изменчивости использовали те же параметры, что и у раковинных амеб.

Для наблюдений и измерений использовали микроскопы БИОЛАМ-И с фазово-контрастной установкой КФ-5 в проходящем свете и объективами водяной иммерсии. Микроскопы были оборудованы аналоговой видеокамерой AVT HORN MC-1009/S. Для более точной идентификации и измерения обнаруженных жгутиконосцев, проводили запись видеофильма с использованием видеоманитона Panasonic NV-HS 850 в режимах VHS и S-VHS с последующей оцифровкой изображений и сохранением фрагментов видеофильма в виде файлов формата AVI. Отснятые видеофильмы находятся в лаборатории микробиологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

*Всего промерено 1778 особей раковинных амеб и 500 особей гетеротрофных жгутиконосцев.*

Исследования сообществ раковинных амёб в разнотипных стоячих водоёмах (старичные озера, пруды) бассейна р. Суры, а также в р. Суре в песчаных, илистых и грубодетритных донных осадках проводили в сентябре 2009 г. Всего было изучено 26 прибрежных биотопов. Тип грунта определяли визуально.

Материал в разнотипных донных осадках р. Волги в г. Саратове был собран в сентябре 2010 г. Первый район исследования располагался в центральной части города неподалеку от моста, соединяющего города Саратов и Энгельс (биотопы 1–10), а также в 3–5 км ниже по течению (биотопы 11–16). Пробы были взяты в прибрежной части на песчаных и песчано-илистых субстратах, как правило, среди околородной растительности с развитыми сообществами нитчатых водорослей. В каждом биотопе отбирали по 3 количественные пробы. Каждая проба представляла собой участок дна площадью 25 см<sup>2</sup> глубиной 1 см. Донный осадок вместе с придонной водой помещали в пластиковый сосуд и фиксировался формалином.

Для ординации сообществ по видовой структуре применяли анализ главных компонент. Для характеристики видового богатства сообществ использовали анализ кумулятивных кривых зависимости количества обнаруживаемых видов от числа проанализированных проб. Этот подход, широко распространенный в общеэкологических работах (Lawton, 1999), позволяет оценивать бета-разнообразие разных выборок и сопоставлять видовое богатство выборок произвольного объема. Кумулятивную кривую аппроксимировали степенной функцией вида  $S = cN^z$ , где  $N$  – количество исследованных биотопов,  $S$  – количество обнаруженных видов,  $z$  – коэффициент, соответствующий бета-разнообразию,  $c$  – отражает альфа-разнообразие (Scheiner, 2003). Показатель  $z$  изменяется от 0 в случае полной идентичности всех биотопов по видовому составу до 1 при полном несходстве всех локальных сообществ. Все расчеты проводили при помощи пакета статистических программ PAST 1.89.

### ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ПРОСТРАНСТВЕ И ВРЕМЕНИ

#### 3.1. Изменчивость в популяциях раковинных амёб рода *Diffugia* из незаболоченных водоёмов

Биометрическому анализу были подвергнуты признаки 21 популяции корненожек рода *Diffugia*. Среди рассматриваемых признаков наибольшему варьированию подвергается диаметр устья и ширина раковинки (табл. 1). По-видимому, именно они определяют возможность организмов приспосабливаться к различным условиям. Характер изменчивости признаков разных видов рода различен. Например, *D. oblonga*, *D. lanceolata* мономорфны по длине раковинки. Степень полиморфизма по длине раковинки усиливается в ряду таких видов, как *D. urceolata*, *D. corona*, *D. limnetica*, *D. pyriformis*, *D. labiosa*. Полиморфизм раковинок *D. urceolata* и *D. corona* по ширине еще выше, чем по длине. Высокая изменчивость признаков может говорить об экологической пластичности видов, о возможности приспособиться к обитанию в разнообразных местообитаниях.

**Таблица 1.** Коэффициенты вариации (%) морфометрических признаков у видов рода *Diffflugia*

Вид	Длина	Ширина	Диаметр устья	Ширина/Длина
<i>D. labiosa</i>	12.05	11.50	16.30	10.60
<i>D. urceolata</i>	11.40	19.80	15.80	14.30
<i>D. corona</i>	7.55	6.15	19.00	6.20
<i>D. lithophila</i>	6.20	5.35	8.86	7.40
<i>D. oblonga</i>	4.56	6.90	15.20	6.00
<i>D. pyriformis</i>	7.70	11.55	19.44	12.96
<i>D. longicollis</i>	7.66	13.64	18.47	11.36
<i>D. parva</i>	9.20	6.56	13.63	9.43
<i>D. limnetica</i>	8.92	12.69	18.36	9.76
<i>D. lobostoma</i>	9.94	11.21	14.39	8.05
<i>D. gramen</i>	10.06	16.71	23.23	10.67
<i>D. lanceolata</i>	10.67	15.02	20.72	
<i>D. lingula</i>	13.80	16.30	19.60	13.30
<i>D. acuminata</i>	18.09	18.57	20.33	15.38
<i>D. a. magna</i>	6.41	8.07	7.13	10.81
<i>D. curvicaulis</i>	8.73	15.15	14.69	16.67
$x_{cp}$	9.56	12.20	16.57	10.86
Min	4.56	5.39	8.86	6.00
Max	18.09	18.57	23.23	16.67

$x_{cp}$  – среднее арифметическое коэффициентов вариации, Min – минимальный размер коэффициента вариации, Max – максимальный размер коэффициента вариации.

Корреляционный анализ признаков каждого вида показывает, что у *D. gramen*, *D. labiosa*, *D. lanceolata*, *D. urceolata*, *D. lingula*, *D. limnetica* большинство признаков коррелируют на высоком уровне значимости ( $p < 0.01$ ). У *D. lithophila*, *D. lobostoma*, *D. corona*, *D. oblonga*, *D. pyriformis*, *D. longicollis* достоверной корреляции между многими показателями не обнаружено. Кроме того, для большинства видов отмечена высокая степень соответствия между такими параметрами раковинки, как “длина” и “ширина”. С другой стороны, корреляция признака “диаметр устья” со всеми другими была у большинства форм незначимой. Невысокие значения многих коэффициентов корреляции свидетельствуют о том, что некоторые признаки раковинки (в частности, диаметр псевдостома) изменяются независимо от остальных. Именно они, по-видимому, являются инструментом адаптации видов к условиям среды. У разных видов подобные особенности выражены в неодинаковой степени: у одних большинство признаков изменяется независимо друг от друга (это обуславливает высокую экологическую пластичность), у других, напротив, скоррелированно. Сопоставив данные частотного и корреляционного анализа, можно выделить группу мономорфных видов с коррелированными признаками (*D. lanceolata*, возможно, *D. urceolata*) и группу полиморфных с низкой скоррелированностью (*D. corona*, *D. pyriformis* и др.).



**Таблица 2.** Сравнение популяций некоторых видов диффлюгий при помощи критерия Манна-Уитни

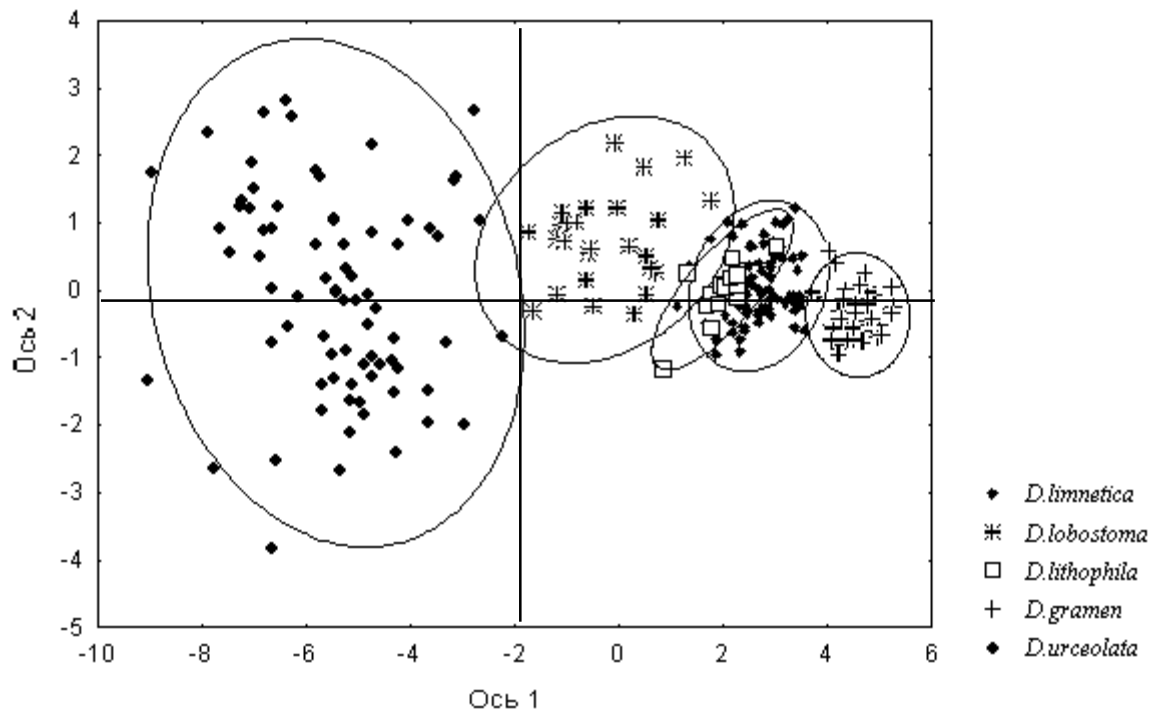
<i>D. urceolata</i>				<i>D. limnetica</i>			
	P1	P2			P1	P2	
P2	NS ***			P2	NS NS		
P3	*** ***	*** ***		P3	NS NS	NS ***	
<i>D. corona</i>				<i>D. lanceolata</i>			
	P1	P2	P3		P1	P2	P3
P2	NS +			P2	* NS		
P3	** NS	* **		P3	NS NS	NS NS	
P4	NS NS	NS NS	* NS	P4	NS ***	** ***	NS ***

\*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $0.01 > P > 0.001$ , \*  $0.05 > P > 0.01$ , +  $0.1 > P > 0.05$ , NS – отличия не значимы. Верхнее значение – сравнение по длине, нижнее – по ширине.

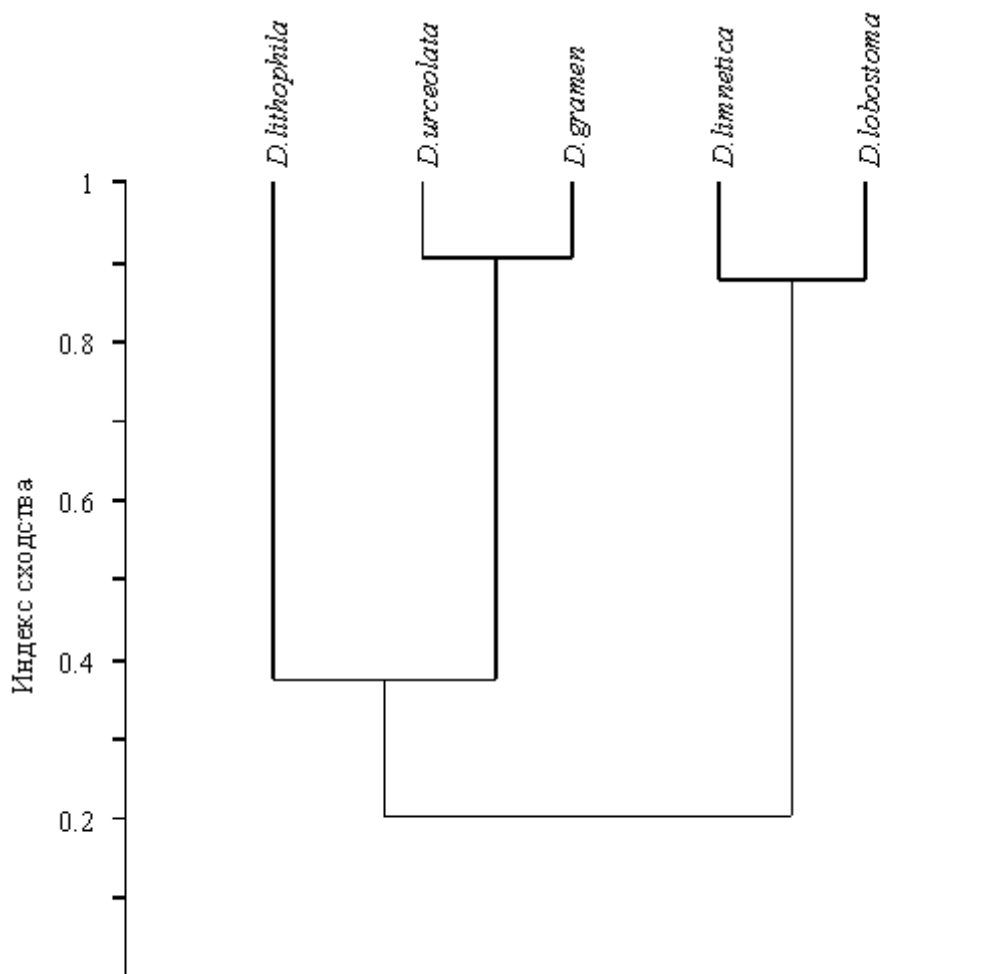
Сравнение разных популяций одного вида (табл. 2) показало, что три популяции *D. limnetica* достоверно не отличаются друг от друга по длине. По ширине отмечено достоверное отличие популяции из моховой сплавины (P3) от одной из прудовых (P2). Из четырех популяций *D. lanceolata* три прудовые (P1–P3) достоверно не отличались друг от друга ни по длине, ни по ширине. Популяция заливного луга (P4) достоверно отличалась от остальных по ширине, а от P2 и по длине. Кроме того, только у особей из заливного луга в основании фундуса раковинок было отмечено наличие небольших шипов. Из трех популяций *D. urceolata*, обитающая в моховой сплаvine (P3) отличалась от речных (P1, P2) по длине и ширине. Две речные достоверно различались только по ширине, тогда как по длине значимых различий не обнаружено. Из четырех популяций *D. corona* три прудовые (P1, P2, P4) не отличались друг от друга по исследованным параметрам. Речные особи (P3) достоверно отличались по длине от всех прудовых, а по ширине только от одной из них (P2).

Таким образом, популяции одного вида, существующие в различных местообитаниях, отличаются по морфометрическим показателям. Отличия проявляются только в случае заселения разных типов водоемов (например, пруда или реки). В однотипных биотопах особи разных популяций неразличимы по размерам. Ширина – более чувствительный признак, реагирующий на особенности условий обитания, чем длина. Только у *D. corona* последний параметр более показательный.

Несмотря на то, что варьирование многих морфологических признаков раковинных амёб характеризуется широкими пределами, они традиционно используются для дифференциации видов. В некоторых случаях отмечаются достаточно четкие границы между ними, в других – границы размыты. Традиционно в пределах рода *Diffugia* выделяются несколько секций, виды в которых различаются габитусом (Gauthier-Liivre, Thomas, 1958).



**Рис. 1.** Морфометрический анализ воротничковых форм и форм с лопастным устьем (по результатам дискриминантного анализа. Ось 1 – 79 %, ось 2 – 21 %)



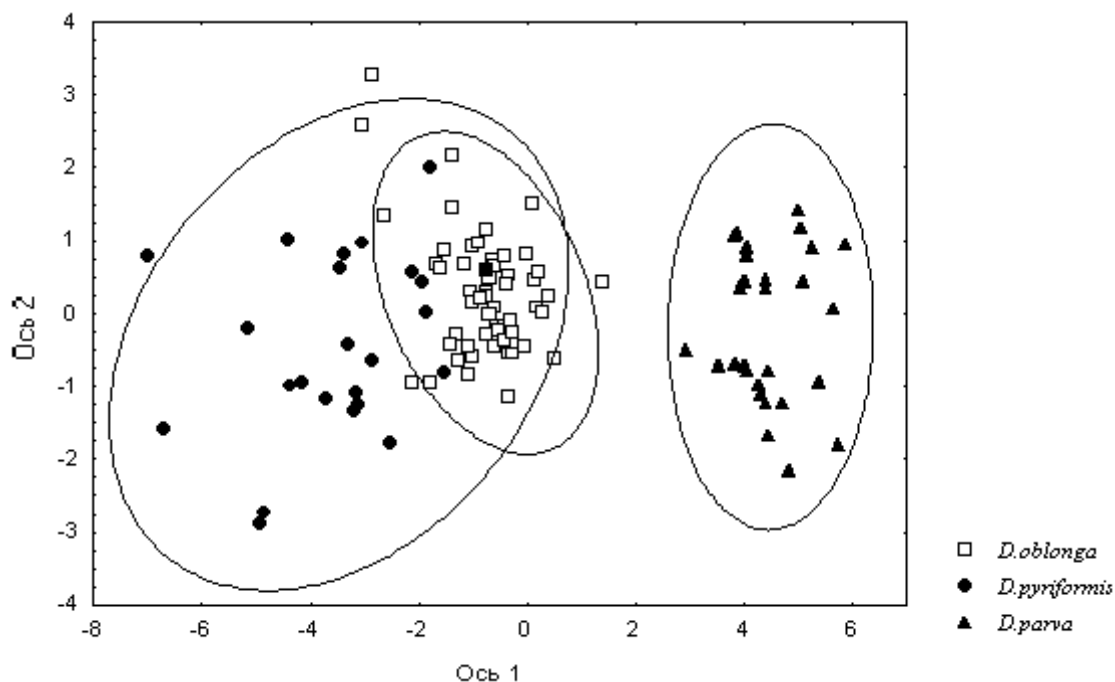
**Рис. 2.** Классификация раковинных амёб по их встречаемости: воротничковые формы и формы с лопастным устьем

Секции Colleteres и Lobees включают формы, у которых вокруг устья имеется более или менее выраженный воротничок, часто образующий лопасти. В наших пробах пять видов этой секции были встречены в значимых количествах для того, чтобы провести биометрический и экологический анализ и оценить выраженность межвидовых различий. Анализ свидетельствует о том, что в пределах этих видов выделяются четыре различимые размерные категории. Это (в порядке увеличения размеров): *D. gramen*, *D. limnetica* и *D. lithophila*, *D. lobostoma*, *D. urceolata*. Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют о том, что выделенные группы достоверно различимы (рис. 1). Кроме того, изменчивость отдельных видов невысока и примерно одинакова. Коэффициенты вариации длины раковинки не превышают 11.5 % (в среднем 9.5 %), а ширины раковинки – 20 % (в среднем 11.0 %). Наиболее полиморфны *D. gramen* и *D. urceolata*. Исследуемые виды различаются по экологическим предпочтениям. Кластерный анализ позволил выделить группы видов со сходным распределением в биотопах (рис. 2). *D. gramen* и *D. urceolata* встречаются и в стоячих водоемах, и в водотоках, предпочитая песчано-илистые грунты. *D. limnetica* и *D. lobostoma* обильны в стоячих водоемах на разных субстратах, *D. lithophila* – в водотоках на песчаных и илистых осадках. Таким образом, виды, не различимые морфометрически (*D. limnetica* и *D. lithophila*), имеют значимые экологические различия. Кроме того, они имеют важное качественное морфологическое различие: волнистое устье у *D. limnetica* и округлое у *D. lithophila*.

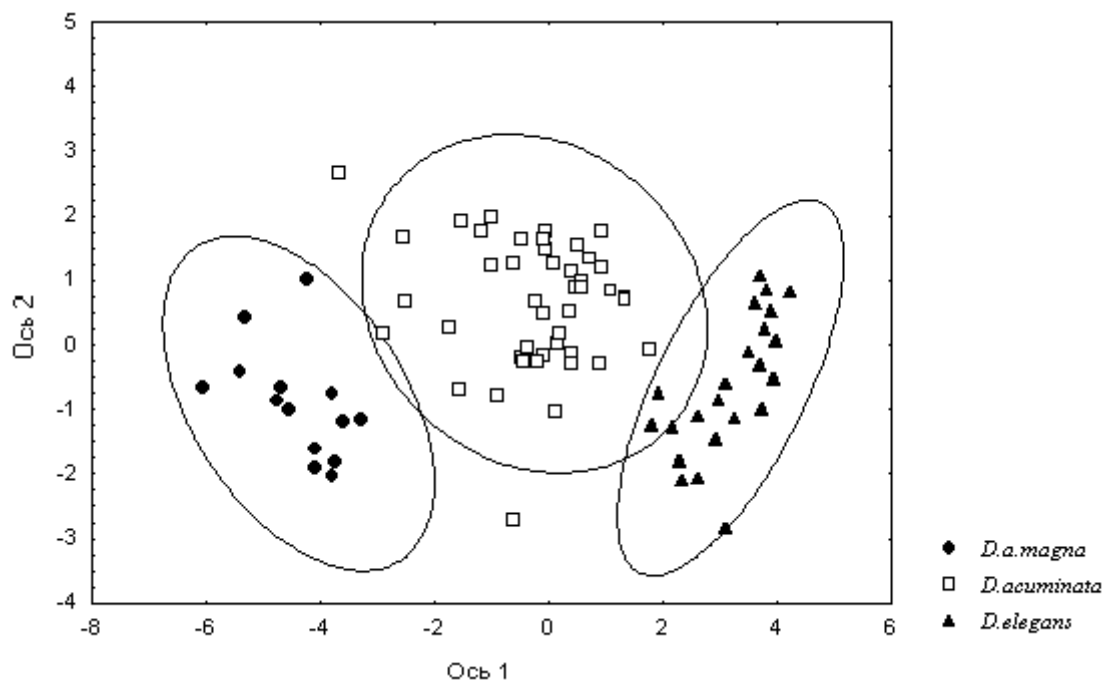
Секция Pyriiformis включает виды с раковинкой грушевидной формы с четко выраженной шейкой, более или менее резко переходящей в фундус. Для трех наиболее распространенных видов проведен морфометрический анализ. На рис. 3 представлены результаты дискриминантного анализа морфологических показателей трех видовых выборок. Эллипсы рассеивания, характеризующие эти выборки, формируют две размерные категории: мелких (*D. parva*) и более крупных (*D. oblonga* и *D. pyriiformis*) диффлюгий. Первая дискриминантная функция, объясняющая 82 % общей дисперсии, описывает уменьшение длины и ширины раковинки. Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют также об отсутствии достоверных морфометрических различий между видами *D. oblonga* и *D. pyriiformis* ( $p > 0.05$ ). Коэффициенты вариации длины раковинки этих видов не превышают 8 % (в среднем 7.45 %), а ширины раковинки – 15 % (в среднем 11.2 %). *D. oblonga* – наименее изменчивый вид. Результаты кластерного анализа свидетельствуют о том, что близкие размерные формы (*D. oblonga* и *D. pyriiformis*) имеют различные экологические предпочтения. *D. oblonga* – эврибионт, в равной степени встречающийся и в стоячих водоемах, и в водотоках на разных типах грунтов, тогда как *D. pyriiformis* предпочитает детритный субстрат в стоячих водах.

Секция Acuminate включает виды с шипом в основании фундуса. На рис. 4 представлены результаты морфометрического анализа трех наиболее часто встречающихся видов. Они свидетельствуют о наличии трех размерных групп видов, первая дискриминантная функция описывает 68 % дисперсии и связана с уменьшением длины и ширины раковинки. Минимальным коэффициентом вариации характеризуется *D. acuminata magna* (менее 10 % для каждого из признаков), а максимальным – *D. elegans* (более 20 % практически для всех параметров рако-

винки), что говорит о полиморфности последнего вида. Интересно, что при значительной изменчивости абсолютных размеров раковинок этого вида, их форма остается весьма стабильной. По результатам кластерного анализа *D. elegans* наиболее сильно отличается по распространению от остальных видов. Этот вид является выраженным эврибионтом. *D. acuminata* и *D. a. magna* – лимнофилы. При этом *D. acuminata* чаще встречаются на песчаных и грубодетритных субстратах, а *D. a. magna* – на илистых и детритных. Таким образом, экологические и морфометрические различия между двумя формами (*D. acuminata* и *D. a. magna*) могут рассматриваться в качестве видовых критериев.



**Рис. 3.** Морфометрический анализ грушевидных форм (по результатам дискриминантного анализа. Ось 1 – 82 %, ось 2 – 18 %)



**Рис. 4.** Морфометрический анализ форм с шипами (по результатам дискриминантного анализа. Ось 1 – 68 %, ось 2 – 32 %).

Таким образом, в разных группах диффлюгий степень различий между видами неодинакова. У лопастеротых форм виды четко дифференцируются морфометрически. У видов с шипом, напротив, некоторые виды практически неотличимы по размерам. Большое количество переходных форм говорит об активном формообразовании в последней группе видов.

### 3.2. Изменчивость в популяциях сфагнобионтных раковинных амёб

Нами изучена морфометрия раковинок широко распространенных сфагнобионтных видов (*Hyalosphenia papilio*, *H. elegans*, *Heleopera sphagni*) с целью выявления сезонной и пространственной морфометрической изменчивости. Эти виды обильно представлены в большинстве сфагновых экосистем. Помимо выявления индивидуальной изменчивости организмов, сравнивали популяции, формирующиеся а) в разных микробиотопах в пределах одной заболоченной экосистемы, б) в разных вертикальных горизонтах одного микробиотопа, в) в течение вегетационного сезона в одном микробиотопе.

*Hyalosphenia papilio* Leidy, 1879.

Проведен биометрический анализ 700 особей, из четырнадцати популяций, формирующихся в различных биотопах в течение 2004 г. Описания изученных местообитаний приводятся в табл. 3. В течение вегетационного периода выявлено незначительное и ненаправленное варьирование параметров раковинки. В основном различия между популяциями определяются изменениями длины раковинки и, в меньшей степени, – изменениями ширины раковинки. Ширина устья практически не изменяется на протяжении всего периода изучения.

**Таблица 3.** Характеристика исследованных биотопов (P1–P14 – популяции).

	Биотопы	Дата	Горизонт, см	pH	Eh	t, °C	УГВ, см
P1	Безымянное болото, <i>S. palustre</i>	20.05	0–3	4.1	258	16.9	2
P2		23.06		4.3	90	16.2	6
P3		25.07		4.4	167	24	5
P4		20.08		4.3	130	24.1	13
P5		26.09		3.7	125	12.7	7
P6	Безымянное болото, <i>S. riparium</i>	20.05	0–3	4.7	236	16	0
P7			3–6				
P8			6–16				
P9	Безымянное болото, <i>S. palustre</i>	20.05	0–3	4	290	16.9	10
P10	Светлое озеро, <i>S. angustifolium</i>	27.06	0–3	4.7	242	27.6	10
P11			3–6				
P12			6–16				
P13	Светлое озеро, <i>S. central</i>	27.06	0–3	4.2	242	24.6	15
P14	Ивановское болото, <i>S. obtusum</i>	28.07	0–3	3.7	75	24.6	19

Примечание: УГВ – уровень залегания грунтовых вод.

Для изучения вертикальной изменчивости морфометрических параметров в пределах одного микробиотопа сравнивали популяции P6–P8 из кочки в

сфагнуной сплаvine Светлого озера и популяции P10–P12 из погружённого в воду сфагнома на краю сплавины Безымянного болота. При сравнении популяций из одинаковых горизонтов разных микробиотопов оказалось, что особи из более влажного местообитания (погружённый в воду сфагнум) по всем признакам крупнее, чем развивающиеся в условиях недостаточной влажности (табл. 4). Сравнение популяций из разных горизонтов одного микробиотопа показало, что организмы из самых верхних, зелёных частей сфагнома статистически значимо отличаются от всех прочих горизонтов (табл. 5).

**Таблица 4.** Статистическая значимость отличий морфометрических параметров популяций, формирующихся в одинаковых горизонтах разных биотопов.

	0–3 см	3–6 см	6–16 см
Длина раковинки	***	NS	***
Ширина раковинки	***	**	***
Ширина устья	***	*	***

\*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $0.01 > P > 0.001$ , \*  $0.05 > P > 0.01$ , NS – отличия не значимы.

**Таблица 5.** Статистическая значимость отличий морфометрических параметров популяций, формирующихся в различных горизонтах одного микробиотопа (А – погружённый в воду сфагнум, Б – кочка).

	Признаки	0–3 см	3–6 см		0–3 см	3–6 см	
3–6 см	(1)	*		А	**		Б
	(2)	**			NS		
	(3)	+			NS		
6–16 см	(1)	*	NS		*	NS	
	(2)	*	NS		NS	NS	
	(3)	NS	NS		NS	NS	

Примечания: \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $0.01 > P > 0.001$ , \*  $0.05 > P > 0.01$ , +  $0.1 > P > 0.05$ , NS – отличия не значимы. (1) – длина раковинки, (2) – ширина раковинки, (3) – ширина устья.

При этом в разных местообитаниях выявлены противоположные тенденции вертикальной динамики размеров раковинки (табл. 4). В биотопе с низкой влажностью отличия между популяциями разных горизонтов обусловлены, в основном, изменениями длины раковинки: с глубиной размеры организмов увеличиваются. В нижних горизонтах раковинки статистически значимо крупнее ( $122.33 \times 74.51$  мкм в горизонте 3–6 см и  $121.46 \times 74.36$  мкм в горизонте 6–16 см), чем в верхних ( $119.4 \times 3.7$  мкм). В погружённом в воду сфагнуме, напротив, размеры раковинок с глубиной уменьшаются ( $126.8 \times 79.7$  мкм в горизонте 0–3 см,  $124.2 \times 77.0$  мкм в горизонте 3–6 см и  $125.9 \times 78.4$  мкм в горизонте 6–16 см). В обоих случаях ширина устья остается практически неизменной.

Известно, что распределение миксотрофного вида *H. rapilio* определяется действием вертикальных градиентов освещённости и влажности. Сверху вниз освещённость уменьшается, а влажность субстрата увеличивается. Поэтому в верхних горизонтах влажных биотопов, где сочетание этих факторов опти-

мально, раковинки крупнее. С глубиной размеры особей уменьшаются, что связано со снижением освещённости и с ухудшением трофических условий. В сухих биотопах размеры раковинок с глубиной, наоборот, увеличиваются, что определяется повышением влажности и снятием пространственных ограничений. Однако в некоторых местообитаниях подобные тенденции морфометрической изменчивости могут и не наблюдаться, так как градиенты освещённости и влажности не всегда чётко выражены, и, в свою очередь, зависят от степени сомкнутости сфагноума и уровня залегания грунтовых вод.

*Heleopera sphagni* (Leidy, 1874) Cash et Hopkinson, 1909.

Проведен биометрический анализ 300 особей, из шести популяций, формирующихся на ровном участке сфагновой сплавины, образованной *Sphagnum palustre* в Безымянном болоте. Популяции P1–P5 представляют ежемесячную серию проб с мая по сентябрь из верхнего горизонта сплавины 0–3 см (P1 – май, P2 – июнь, P3 – июль, P4 – август, P5 – сентябрь). Популяция P6 отобрана в мае из горизонта 3–6 см. Таким образом, на основании полученных данных, помимо анализа морфометрии, можно выявить тенденции сезонной и вертикальной изменчивости популяций.

По сравнению с сезонной динамикой морфометрических параметров предыдущего вида в случае с *H. sphagni* отмечается ещё более незначительное варьирование. Различия между популяциями определяются, главным образом, изменениями ширины раковинки, и в меньшей степени – изменениями ширины устья. Различия между популяциями, формирующимися на разных горизонтах одного микробиотопа (P1 и P6), также статистически не значимы ( $p > 0.05$  для всех признаков).

Анализ коэффициентов вариации показал, что все признаки характеризуются незначительной изменчивостью. Наименьшая вариабельность характерна для длины раковинки (3.0–4.5 % в различных популяциях, в среднем  $3.9 \pm 0.5$ ) и ширины раковинки (4.1–5.3 %,  $4.7 \pm 0.5$ ), а также их отношения (4.3–5.5 %,  $5.2 \pm 0.4$ ). Ширина устья и отношение данного параметра к ширине раковинки более изменчивы (6.0–8.9 %,  $7.8 \pm 1.0$  и 10.0–12.1 %,  $10.6 \pm 0.7$  соответственно). В целом, значения коэффициентов вариации признаков в течение года и на разных горизонтах сфагноума принципиально не отличаются. Расчет коэффициентов корреляции Спирмена показал наличие статистически значимой ( $p < 0.05$ ), но незначительной сопряжённости изменения изученных признаков.

*Hyalosphenia elegans* Leidy, 1879.

Проведен биометрический анализ 150 особей из трёх популяций. Популяции P1 и P2 отобраны в июне 2004 г. из разных горизонтов (0–3 и 3–6 соответственно) ровного участка сфагновой (*S. palustre*) сплавины Светлого озера. Популяция P3 отобрана в июле 2004 г. из горизонта 3–6 см ровного участка сфагновой (*S. palustre*) сплавины Безымянного болота.

Анализ частотного распределения морф показал, что изученные популяции являются мономорфными по всем признакам. В целом, распределение параметров характеризуется незначительной асимметрией (–0.26...0.29), что сви-

детельствует о преобладании в популяциях особей со средними значениями признаков. Для распределения длины раковинки отмечается высокое, положительное значение эксцесса (0.90); это означает, что бо́льшая часть особей укладывается в небольшой размерный диапазон. Распределение значений длины раковинки, напротив, характеризуется отрицательным эксцессом (-0.60). Это говорит о том, что среднее значение “размыто” между несколькими группами.

Оценка статистической значимости различий (критерий Колмогорова-Смирнова) показала, что популяция P3 крупнее по всем признакам ( $p < 0.001$ ). Между популяциями P1 и P2 не отмечается значимых морфометрических различий ( $p > 0.05$  для всех признаков).

Исследованные популяции характеризуются незначительной изменчивостью признаков. Наименьшие значения коэффициента вариации отмечены для длины раковинки (3.7–4.3 % в различных популяциях, в среднем  $4.0 \pm 0.2$ ) и ширины раковинки (4.5–7.7 %,  $5.9 \pm 1.3$ ). Более вариабельна ширина устья (6.7–7.6 %,  $7.1 \pm 1.9$ ). Корреляционный анализ морфометрических параметров выявил наличие положительных, статистически значимых ( $p < 0.001$ ), но невысоких коэффициентов корреляции для всех пар признаков, что свидетельствует о пропорциональном изменении размеров раковинки. Максимальная корреляция отмечена между изменениями длины и ширины раковинки (0.55) минимальная – между длиной раковинки и шириной устья (0.35).

#### ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

##### В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ И ЛАБОРАТОРНЫХ КУЛЬТУРАХ

Важнейшая часть фенотипического анализа организмов с малым количеством морфологических признаков – биометрический анализ. Особенно широкое применение биометрический подход получил в систематике раковинных амёб, что позволило достаточно подробно исследовать изменчивость природных популяций и лабораторных культур некоторых видов раковинных корненожек (Wanner, 1999; Boborov, Mazei, 2004). Систематика тестацей строится на особенностях морфологии неклеточных структур (раковинки). Сходная картина наблюдается и в систематике гетеротрофных жгутиконосцев с домиками (Kristiansen, 1972; Жуков, 1978, 1993; Жуков, Карпов, 1985; Vshrs, 1992; Tong et al., 1998), размеры которых могут очень сильно варьировать. К таким организмам относятся некоторые представители хоанофлагеллят, бикозоецид, хризомонад (Lee et al., 2002). Большинство описаний этих организмов сделано очень давно (Stein, 1878; Kent, 1880; Stokes, 1888; Lemmermann, 1910, 1914; Griessmann, 1914; Pascher, 1943), и в настоящее время их таксономия нуждается в преобразовании и пересмотре (Vshrs, 1992; Tong, 1997; Lee et al., 2003). Однако работы, посвященные изучению морфологической изменчивости гетеротрофных жгутиконосцев с домиками, полностью отсутствуют. Кроме того, в экологии знания о морфологической изменчивости природных популяций и клональных культур могут явиться способом познания механизмов адаптации к факторам среды, а также стать новым и перспективным методом биоиндикации.



**Таблица 6.** Местообитания исследованных популяций и клонов гетеротрофных жгутиконосцев

Виды	Местообитания природных популяций и места выделения культур
1. <i>Salpingoeca pixidium</i> Kent, 1880	Культура, выделена из сооружений биологической очистки воды, пос. Борок, 1998 г.
2. <i>Salpingoeca pixidium</i> Kent, 1880	Природная популяция, планктон Барского пруда, пос. Борок, 01.07.2005 (попул. 1)
3. <i>Salpingoeca pixidium</i> Kent, 1880	Природная популяция, канал Рыбинского водохранилища (планктон), пос. Борок, 22.06.2005 г. (попул. 2)
4. <i>Salpingoeca urnula</i> Skuja, 1948	Природная популяция, планктон Барского пруда, пос. Борок, 22.06.2005 г.
5. <i>Lagenoeca globulosa</i> Francé, 1897	Культура, выделена из планктона Барского пруда, пос. Борок, 2004 г.
6. <i>Bicosoeca exilis</i> Penard, 1921	Культура, выделена из планктона Барского пруда, пос. Борок, октябрь 2004 г.
7. <i>Bicosoeca griessmanni</i> (Griessmann, 1914) Bourrelly, 1951	Культура, выделена из опресненного озера, Беломорская биологическая станция МГУ, август 2004 г.
8. <i>Bicosoeca lacustris</i> (Clark, 1868) Skuja, 1948	Культура, выделена из планктона Барского пруда, пос. Борок, сентябрь 2001 г.
9. <i>Histiona aroides</i> Pascher, 1943	Культура, выделена из планктона Барского пруда, пос. Борок, июль 1979 г.
10. <i>Reclinomonas americana</i> Flavin et Nerad, 1993	Культура, выделена из водоемов Каневского заповедника, август 1981 г.

В табл. 6 представлена информация об исследованных популяциях. В целом изменчивость признаков жгутиконосцев невысока: практически все значения коэффициентов вариации менее 20 %. По длине раковинки наибольшими коэффициентами вариации характеризуется популяция *Bicosoeca lacustris*, наименьшими – природная планктонная популяция *Salpingoeca pixidium*. Ширина раковинки наиболее вариабельна у *Histiona aroides*, наименее – у *Bicosoeca lacustris*. Максимальная изменчивость диаметра устья отмечается в клональной культуре *Salpingoeca pixidium*, культура *Lagenoeca globulosa* характеризуется наиболее низкими показателями по данному признаку. В целом, бикозоециды и экскаваты характеризуются гораздо более высокими коэффициентами вариации признаков по сравнению с хоанофлагеллятами.

Наиболее изменчивыми признаками у всех исследованных видов являются ширина устья (коэффициент вариации 17.62 %) и диаметр устья (коэффициент вариации 15.68). Данные коэффициенты вариации достоверно отличаются ( $P = 0.04$ ) от таковых для размеров раковинки, которые являются более консервативными. Коэффициенты вариации признаков в природных популяциях (коэффициент вариации 11.22 %) в 1.4 раза ниже, чем для культур (коэффициент вариации 15.76 %),  $P = 0.03$ . Сила изменчивости отличается не только у разных видов, но и у одного и того же вида в разных популяциях. Так, вариабельность размеров *Salpingoeca pixidium* в культуре (коэффициент вариации диаметра устья 20.88 %) значительно (и достоверно –  $P < 0.05$ ) выше, чем в двух природных популяциях (14.31 % в пруду и 14.80 % в канале).

Изменчивость большинства изученных морфологических параметров исследованных видов хорошо коррелирует между собой. Наибольшая зависимость отмечается между длиной и шириной домиков (в среднем 0.78), в то время как корреляция между размером устья и другими параметрами домика оказывается ниже (в среднем 0.65). Самыми низкими достоверными корреляциями между размерами устьевого отверстия и домика характеризуются *Reclinomonas americana* и *Bicosoeca lacustris*. Вероятно, что уровень корреляции признаков у этих видов специфичен.

Наиболее изменчивым признаком у всех исследованных видов жгутиконосцев является размер устья. Данная тенденция была отмечена ранее у раковинных амёб. Если учесть, что устье раковинки является основным путем сообщения организма с внешней средой, то варьирования его размеров, по всей видимости, имеют адаптивный характер. У гетеротрофных жгутиконосцев, вероятно, изменение размеров псевдостома может вести к снижению пищевой конкуренции путем увеличения потенциального спектра питания (способность к поглощению более крупных бактерий, а также возможность более широкой расстановки тентакул воротничка у хоанофлагеллят в условиях низкой концентрации пищи).

Большинство исследованных видов характеризуются высокой корреляцией параметров домика. По-видимому, в исследованных условиях главным механизмом адаптации к условиям среды является пропорциональное уменьшение или увеличение размеров домика. Однако зависимость между размерами устьевого отверстия и величиной домика более низкая, чем между другими параметрами домика. Особенно это характерно для популяций *Reclinomonas americana* и *Bicosoeca lacustris*, у которых размер устья изменяется независимо от остальных признаков. Такая тенденция в изменчивости домиков также может являться инструментом адаптации данных видов к разнообразным условиям среды. Иными словами, в данном случае адаптация к условиям местообитания идет за счет реализации более широкого фенотипического спектра, чем просто пропорционального уменьшения или увеличения размеров домика.

Коэффициенты вариации признаков у исследованных видов колебались в пределах 6.5–20.0 %. Изменчивость морфологических параметров в природных популяциях (в среднем 11.2 %) значительно и достоверно ниже вариабельности в культурах (в среднем 15.8 %) ( $P = 0.03$ ). Кроме того, природные популяции характеризуются большим постоянством размеров домика, о чем свидетельствуют отрицательные значения эксцесса (–1.05...–2.39). Этот результат позволяет предположить механизм поддержания стабильности популяций. В клональных культурах при оптимальных условиях для роста (оптимальны абиотические факторы, обилие пищи, отсутствуют конкуренты и хищники) изменчивость максимальна; в естественных ценозах на популяцию ограничивающее влияние оказывает множество факторов (абиотические параметры, конкуренты, хищники, ресурсы), в результате “выживает” лишь ограниченное число из спектра потенциальных морф (морфометрических вариаций), и популяция представляется менее изменчивой. Степень изменчивости в этом случае, по-видимому, связана с размером экологической ниши, которую занимает вид в конкретном ценозе.

Выявленные закономерности являются иллюстрацией взаимодействия двух явлений: внутривидовой дивергенции и межвидовой конкуренции. Внутривидовая дивергенция происходит в условиях конкуренции между организмами, относящимися к одному виду, за ресурсы данной экологической ниши. При этом особи, “уклоняющиеся” от конкуренции, попадают в наиболее благоприятные условия. Но в природных условиях большинство особей, выходящих из внутривидовой конкуренции, попадают в условия жесткой межвидовой конкуренции, что приводит к их вытеснению из сообществ.

Таким образом, важным механизмом поддержания морфологического полиморфизма популяций у гетеротрофных жгутиконосцев (а, по всей видимости, и у других агамных организмов) является жесткость ценотических ограничений. В отсутствии ограничений, накладываемых сообществом как целым, реализуется более широкий потенциальный спектр морфотипов в пределах одного и того же клона. Иными словами, широкая потенциальная изменчивость агамных форм заложена на генетическом уровне, а ценотические факторы осуществляют “выбор” некоего более узкого участка спектра в соответствии с особенностями конкретного ценоза. Причем в разных сообществах это могут быть разные участки спектра, что мы наблюдаем в различиях по абсолютным значениям размеров разных популяций одного и того же вида.

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В НЕКОТОРЫХ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ ПОВОЛЖЬЯ

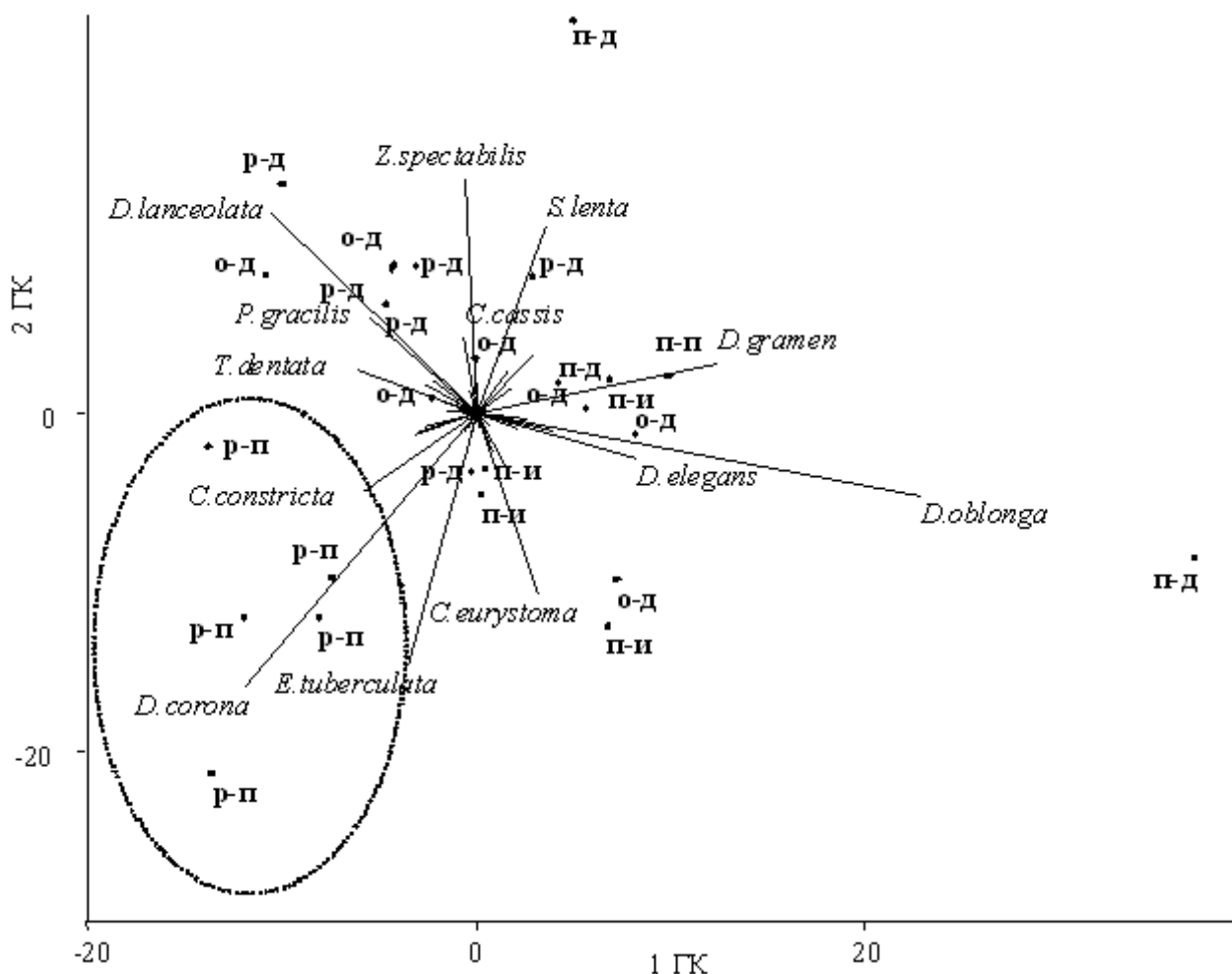
В последние десятилетия интерес к экологии пресноводных корненожек несколько упал на фоне роста числа публикаций по сфагнобионтным ризоподам, активно применяющимся при осуществлении палеореконструкции климата в голоцене (Бобров, 2003; Booth, 2010; Charman et al., 2010). Вместе с тем, эти организмы давно и успешно используются как биологические индикаторы состояния пресноводных экосистем (Льтербнек, 1953; Дехтяр, 1979; Roe et al., 2010). Однако широкое применение этих методов тормозится отсутствием достоверных сведений о составе и экологических особенностях раковинных корненожек во многих регионах, каждый из которых, как правило, имеет свои особенности (Neville et al., 2010). В частности, слабо изученным остается население пресноводных ризопод Среднего Поволжья: по региону имеется всего несколько публикаций (Бенинг, 1924; Белова, Тихонова, 1982; Мазей, Цыганов, 2006). Задачей настоящего раздела является расширение информации по составу и структуре населения раковинных корненожек в донных осадках разнотипных водоемов и водотоков в некоторых водоемах Среднего Поволжья.

### **5.1. Структура сообществ раковинных амеб в разнотипных водоемах бассейна реки Суры**

В исследованных биотопах было обнаружено 48 видов и подвидовых таксонов раковинных амеб. Практически половина видов (22) из общего списка доминировала (более 10 % от численности) хотя бы в одном из биотопов, что указывает на весьма существенную гетерогенность структуры сообщества. Кривая зависимости между количеством исследованных биотопов и числом обна-

руженных видов характеризуется низким значением бета-разнообразия ( $z = 0.2$ ). Таким образом, если комплекс доминирующих видов весьма изменчив, то видовой состав в пределах исследованных биотопов достаточно однороден.

По результатам анализа главных компонент (рис. 5) первые 6 осей характеризуют в совокупности 74.9 % дисперсии видовой структуры. Разложение общей вариабельности видовой структуры на большое число независимых компонент указывает на отсутствие какой-либо единой тенденции в изменении структуры сообществ. С достаточной степенью условности в пространстве первых двух главных компонент (в совокупности объясняют 35.6 % дисперсии) можно выделить локальные сообщества корненожек, формирующиеся в песчаных грунтах водотоков (с доминированием *Diffflugia corona*, *Centropyxis constricta* и *Euglypha tuberculata*), а также отдельные ценозы из грубодетритных осадков прудов (*Diffflugia oblonga*, *Zivkovicia spectabilis* и *Sphenoderia lenta*). Кроме того, в большинстве грубодетритных биотопов реки и пойменных озер доминируют *Diffflugia lanceolata* и *Pseudodiffflugia gracilis*.



**Рис. 5.** Результаты ординации сообществ раковинных амёб на основе данных об относительных обилиях видов в локальных сообществах. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 17.9 % общей дисперсии видовой структуры), 2 ГК – 17.7 %. Обозначения биотопов: 1) первая буква: р – река Сура, п – пруды, о – старичные озера, 2) вторая буква: п – песок, и – ил, д – грубый детрит. Пунктиром выделены локальные сообщества из песчаных грунтов реки Суры

## 5.2. Структура сообществ раковинных амёб в разнотипных биотопах реки Волги в окрестностях Саратова

Обнаружено 32 вида и подвидовых таксона раковинных корненожек. Среди обнаруженных видов помимо типично потамофильных организмов, таких как *Centropyxis aculeata*, *C. cassis*, *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia oblonga*, встречается большое количество эврибионтных форм (*Euglypha* spp., *Trinema* spp.), а также видов, тяготеющим к заболоченным местообитаниям (*Heleopera* spp., *Nebela* spp.) и даже почвам (*Plagiopyxis* spp.). Все это однозначно говорит о существующем режиме заболачиваемости Волги в районе Саратова, вызванном, вероятнее всего, как измененным гидрологическим режимом Волги, так и антропогенным воздействием.

Из обнаруженных организмов 27 видов (*Arcella arenaria sphagnicola*, *A. gibbosa*, *Assulina muscorum*, *C. aculeata oblonga*, *C. cassis*, *C. orbicularis*, *Corythion dubium*, *Cyclopyxis eurystoma*, *C. ampulla papillata*, *Euglypha ciliata glabra*, *E. compressa*, *E. cristata*, *E. denticulata*, *E. laevis*, *E. rotunda*, *Diffflugia penardi*, *Heleopera petricola*, *H. sphagni*, *Nebela bohémica*, *N. griseola*, *N. parvula*, *Phryganella hemisphaerica*, *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*, *Pseudodiffflugia gracillis*, *Trinema complanatum*, *T. lineare*) ранее не были отмечены в составе фауны Волги. Этот факт свидетельствует, во-первых, о явной недостаточности имеющихся сведений по составу ризоподофауны Волжского бассейна, а, во-вторых, об изменчивости самого населения в связи изменениями всей волжской экосистемы, и внедрением в комплекс лимнофильных организмов, почвенных и болотных видов.

Видовое богатство локальных сообществ колеблется от 4–7 видов (с доминированием почвенных *Plagiopyxis* spp., *Centropyxis orbicularis*) в центральном районе Саратова до 11–24 видов ниже по течению. Различия, по всей видимости, отражают высокую антропогенную нагрузку на сообщества в р-не порта.

### ВЫВОДЫ

1. Популяции одного вида пресноводных раковинных амёб рода *Diffflugia*, существующие в различных типах местообитаний (пруд, река), достоверно отличаются по морфометрическим показателям. В однотипных биотопах особи разных популяций неразличимы по размерам. Среди морфометрических признаков наибольшему варьированию подвергается диаметр устья, определяя возможность организмов приспособляться к различным условиям.

2. В группах популяций близких видов пресноводных раковинных амёб рода *Diffflugia* степень морфологических различий может носить дискретный (у лопастеротых форм) или континуальный (у грушевидных и заостренных организмов) характер. В некоторых случаях виды, не различимые морфометрически (*D. limnetica* и *D. lithophila*), имеют значимые экологические различия, встречаясь в разных типах водоемов.

3. В течение вегетационного периода (с мая по сентябрь) морфометрические параметры сфагнобионтных раковинных амёб (*Hyalosphenia papilio*, *H. elegans*, *Heleopera sphagni*) изменяются незначительно и недостоверно. Осо-

би в популяциях *H. papilio* из более влажных местообитаний достоверно крупнее, чем из недостаточно увлажненных. В более сухом биотопе (моховая лужайка) с глубиной размеры организмов увеличиваются, в погруженном в воду сфагнуме отмечается противоположная тенденция.

4. Наиболее изменчивым признаком у всех исследованных популяций жгутиконосцев является размер устья домиков. Изменчивость морфологических параметров в природных популяциях гетеротрофных жгутиконосцев значительно и достоверно ниже вариабельности в культурах.

5. В донных осадках реки Волги обнаружено 27 видов раковинных корненожек, ранее не приводившихся в списках фауны Волги, что свидетельствует, во-первых, о явной недостаточности имеющихся сведений по составу ризопофауны Волжского бассейна, а, во-вторых, об изменчивости населения в связи с изменениями всей волжской экосистемы, и внедрением в комплекс лимнофильных организмов, почвенных и болотных видов. По видовой структуре с достаточной степенью условности можно выделить локальные сообщества корненожек, формирующиеся в: 1) песчаных грунтах водотоков; 2) грубодетритных осадках прудов; 3) грубодетритных биотопах рек и пойменных озер.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

\* – публикация в печатном издании перечня ВАК

1. \*Киреев А.В., Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Видовой состав и распределение раковинных амёб в некоторых водоемах и водотоках Среднего Поволжья // **Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского**. 2011. № 25. С. 519–523.

2. \*Малышева Е.А., Киреев А.В., Мазей Ю.А. Раковинные амёбы донных осадков реки Волги в городе Саратове // **Вестник Оренбургского государственного университета**. 2011. Апрель. С. 59–60.

3. \*Киреев А.В., Цыганов А.Н., Мазей Ю.А. Пространственно-временная изменчивость раковинной амёбы *Hyalosphenia papilio* // **Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского**. 2011. № 25. С. 195–202.

4. Малышева Е.А., Киреев А.В., Мазей Ю.А. Структура сообществ раковинных амёб в малых водотоках Пензенской области // Матер. Всерос. конф. с между. участием “Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем”. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 107.

5. Цыганов А.Н., Киреев А.В., Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Морфология и морфометрия сфагнобионтной раковинной амёбы *Hyalosphenia elegans* Leidy, 1879 // Матер. I Межд. науч.-практ. конф. “Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира”. Брянск: БГУ, 2011. С. 22–26.

6. Киреев А.В. Морфологическая изменчивость раковинной амёбы *Hyalosphenia elegans* из пензенских болот // Реймерсовские чтения. Матер. междуз. конф. Пенза: МНЭПУ, 2011. С. 23–24.

7. Киреев А.В., Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Бентосные раковинные амёбы в водоемах и водотоках бассейна реки Суры // Матер. 4-го междуз. симпозиу-

ма “Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем”. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 31.

8. Mazei Yu.A., Chernyshov V.A., Kireev A.V. Biodiversity of testate amoebae from Russian Arctic (Tazovsky peninsula, Matveev and Dolgii Islands) // Abstr. V Intern. Symp. on Testate Amoebae. Montbeliard, France: Univ. Franche-Compte, 2009. P. 31.

9. Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., Mylnikov A.P., Kireev A.V. Morphology of the some loricate heterotrophic flagellates species with emphasis to taxonomical problems of asexual protists species // **Вестник зоологии**. 2008. Т. 42. № 6. С. 515–523.

10. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., Мыльников А.П., Киреев А.В. Морфологическая изменчивость домиковых гетеротрофных жгутиконосцев // **Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского**. 2008. № 10 (14). С. 72–77.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Ю.А. Мазею за помощь на всех этапах работы, А.Н. Цыганову за помощь в изучении морфологической изменчивости сфагнобионтных раковинных амёб, А.П. Мыльникову и Д.В. Тихоненкову за содействие в проведении работ с гетеротрофными жгутиконосцами в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Е.А. Малышевой за совместную работу по исследованию пресноводных сообществ раковинных корненожек.

КИРЕЕВ Александр Викторович

**ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
ПОПУЛЯЦИЙ И ВИДОВАЯ СТРУКТУРА  
СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ  
И ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ  
В НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМАХ ПОВОЛЖЬЯ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Редактор Л.Ю. Горюнова  
Компьютерная верстка Д.Б. Фатеева, Е.В. Рязановой

Сдано в производство 16.02.12. Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>  
Бумага типогр. №1. Печать трафаретная. Шрифт Times New Roman Cyr.  
Усл. печ. л. 1,39. Уч.-изд. л. 1,41. Заказ № 2131. Тираж 100.

---

Пензенская государственная технологическая академия.  
440605, Россия, г. Пенза, пр. Байдукова/ ул. Гагарина, 1<sup>а</sup>/11.