

На правах рукописи

**КУЛИКОВСКИЙ
МАКСИМ СЕРГЕЕВИЧ**

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ НЕКОТОРЫХ СФАГНОВЫХ
БОЛОТ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

03.00.05 – «Ботаника»

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург

2007

Работа выполнена в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Научный руководитель

доктор биологических наук
Генкал Сергей Иванович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор,
Трифорова Ирина Сергеевна

доктор биологических наук,
Комулайнен Сергей Федорович

Ведущая организация Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 28 февраля 2007 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета К 002.211.01 при Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. Факс: (812)234-45-12

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН

Автореферат разослан 24 января 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Юдина О. С.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Сфагновые болота широко распространены в России. На ее преимущественно равнинной Европейской территории их площади уменьшаются в направлении с севера на юг. Южнее лесостепной зоны сфагновые болота встречаются лишь в горных массивах (Фомин, 1898; Чигуряева, 1941; Галкина, 1956; Тюремнов 1976; Денисенков, 2000).

Современная литература по водорослям болот крайне немногочисленна, хотя еще до середины прошлого века им были посвящены исследования многих известных ученых (Воронихин, 1950; Матвиенко, 1950; Прошкина-Лавренко, 1962). Резкое уменьшение количества работ по водорослям болот наблюдается с 1960-х годов, связанное с переключением интереса исследователей к изучению водохранилищ, морей, сточных вод и почв. Вышедшие в последние десятилетия публикации обычно содержат лишь сведения об отдельных группах организмов (Горшкова, 1971; Штина и др., 1981). Болота, в основном, рассматриваются как источники топлива и земель для сельскохозяйственных угодий (Бабинов, 2004; Телицын, 2004). Комплексному изучению биоты болотных экосистем уделяется недостаточное внимание.

Диатомовые водоросли - постоянный компонент биоты сфагновых болот, однако их изучение на территории России и сопредельных стран проводилось, в основном, в середине прошлого столетия с использованием световой микроскопии. В настоящее время работы по *Bacillariophyta* болот связаны преимущественно с изучением морфологии и систематики некоторых родов пеннатных диатомовых водорослей (Edlund, Brant, 1997; Krammer, 2000; Lange-Bertalot, 2001; Pillsbury, Slavik, 2006), при этом центрические изучены в меньшей степени (Генкал, Куликовский, 2005, 2006). Работы, выполненные с применением современных методов трансмиссионной и сканирующей микроскопии по *Bacillariophyta* сфагновых болот в отечественных изданиях, отсутствуют, хотя выявление биоразнообразия организмов, в том числе водорослей, является одним из приоритетных направлений современных исследований.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение видового состава *Bacillariophyta* сфагновых болот Европейской части России и оценка их роли в формировании флоры отдельных регионов.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав диатомовых водорослей некоторых сфагновых болот Европейской части России и изучить морфологическую изменчивость массовых видов.
2. Провести систематический и эколого-географический анализ выявленных флор и их сравнение. Выявить закономерности горизонтального распределения представителей *Bacillariophyta* по сфагновым массивам.
3. Исследовать особенности формирования флоры диатомовых водорослей сфагновых болот.
4. Определить роль сфагновых болот в формировании флоры диатомовых отдельных регионов.

Научная новизна. Впервые изучены флоры диатомовых Полистово-Ловатского сфагнового массива и сфагновых болот, водоемов и водотоков Приволжской возвышенности (Пензенская область) с использованием современных методов электронной микроскопии, а также особенности их формирования. Описано три новых для науки вида, предложено 3 таксономические комбинации, расширены диагнозы 3 видов. Обнаружено 30 видов, новых для флоры России. Впервые изучены закономерности горизонтального распределения диатомовых водорослей в сфагновых

массивах. Впервые проанализированы особенности изменчивости основных диагностических морфологических признаков пеннатных диатомовых.

Практическая значимость. Полученные данные о видовом составе и редких видах диатомовых водорослей могут быть использованы при планировании мероприятий по охране сфагновых болот, а также при чтении специализированных курсов в высших учебных заведениях. Выявленные особенности variability отдельных таксономических признаков и закономерности их изменчивости могут быть использованы в таксономии диатомовых. Приведенные в диссертации краткие диагнозы и атлас микрофотографий диатомовых водорослей, выполненных с применением методов электронной микроскопии, может послужить основой для создания систематических сводок и определителей.

Положения, выносимые на защиту.

1. Флоры *Bacillariophyta* сфагновых болот представлены разнообразным составом пеннатных и центрических диатомовых. Видовой состав диатомовых болот формируется за счет небольшого числа широко распространенных по сфагновым массивам таксонов, больше половины видов флоры имеют очень ограниченное распространение.
2. Отдельные болота заметно различаются по видовому составу. На сходство флор *Bacillariophyta* влияют географические факторы, обуславливающие тип сфагновых болот в определенных природных зонах.
3. Флоры диатомовых водорослей формируются за счет гетерогенных по своим экологическим характеристикам видов, при этом количество таксонов типичных для сфагновых болот крайне невелико.
4. Изменчивость размерных признаков и элементов ультраструктуры створок пеннатных диатомовых находится в тех же пределах, что и центрических, и подчиняется тем же закономерностям.

Личный вклад соискателя. В основу диссертации положены материалы, полученные автором начиная с 1999 года. Сбор проб и интерпретация полученных данных выполнена диссертантом лично. В работе приведены оригинальные микрофотографии диатомовых водорослей, полученные автором с использованием методов трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии.

Апробация результатов диссертации. Материалы диссертации доложены и обсуждены на конференции молодых ученых «Агрономическая наука в начале XXI века» (Пенза, 2001), VIII и IX школах диатомологов России и стран СНГ (Борок, 2002, 2005), Всероссийской конференции «Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий» (Пенза, 2003), Международной конференции «Проблема охраны природных ландшафтов и биоразнообразия России и сопредельных стран» (Пенза, 2004), Международной конференции «Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ» (Казань, 2004), III Международной конференции «Актуальные проблемы современной альгологии» (Харьков, 2005), VIII Всероссийском популяционном семинаре «Популяции в пространстве и времени» (Н. Новгород, 2005), Всероссийской конференции «Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения» (Оренбург, 2006), Международной конференции «Актуальные проблемы ботаники, экологии и биотехнологии» (Киев, 2006), IX съезде Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006), I Всероссийской конференции «Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее» (Уфа, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы (глава 1), материала и методов исследования (глава 2), характеристики изученных болот (глава 3), изложения полученных результатов и их обсуждения (главы

4-8), выводов и списка цитируемой литературы, который включает 346 источников, из них 128 иностранных. Материалы диссертации изложены на 301 странице машинописного текста и иллюстрированы 13 таблицами и 33 рисунками. Приложение представляет собой атлас диатомовых водорослей исследованных сфагновых болот, включает 42 таблицы с 651 фотографией створок и элементов ультраструктуры панциря.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Изученность диатомовых водорослей сфагновых болот России и сопредельных государств

В главе рассмотрена история изучения и проведен анализ данных по диатомовым водорослям сфагновых болот. Диатомовые сфагновых болот, как и другие группы водорослей, интенсивно изучались до середины прошлого столетия. Впоследствии интерес к ним резко снизился. Огромные пространства России и сопредельных государств изучены крайне неравномерно, наиболее исследованы небольшие лесостепные болота Украины (Матвиенко, 1950; Прошкина-Лавренко, 1954; и др.). В России работы проводились в Карелии, Белгородской обл., Московской обл., и др. (Воронихин, 1950; Анисимова и др., 2005; и др.). Отсутствуют данные по диатомовым сфагновых болот, выполненные с применением методов электронной микроскопии, и с учетом современных изменений в таксономии.

Во всех изученных болотах диатомовые являются ведущим отделом или уступают только зеленым водорослям. Количество видов в болотах по данным разных авторов варьирует от 6 до 115, что во многом объясняется фрагментарным их изучением. Наибольшее количество видов характерно для планктонных сообществ, мезотрофных участков сфагновой сплавины с характерными для нее видами высших растений. Напротив, в олиготрофных биотопах болота, аэрофильных, менее обводненных участках, количество диатомовых уменьшается. Типичными диатомовыми сфагновых болот являются представители из родов *Frustulia*, *Pinnularia*, *Eunotia*.

Глава 2. Материал и методы исследований

Материалом послужили пробы, отобранные из сфагновых болот запада Приволжской возвышенности (Пензенская область) и Полистово-Ловатского сфагнового массива (Рдейский государственный заповедник, Новгородская область).

На территории Пензенской области изучены десять сфагновых болот: Безымянное (Бессоновский район), Наскафтымское (Шемьшейский р-он), Иванырское (Лунинский р-он), Чибирлейское, Верховозимское 1, Верховозимское 2, Верховозимское 3 (Кузнецкий р-он), Пестровское, Ильминское (Никольский р-он), Качимское (Сосновоборский р-он). Сбор проб (109) проводили с 2002 по 2005 гг. Кроме этого было собрано 53 пробы планктона и бентоса в течение 1999-2004 гг. из 32 разнотипных водоемов и водотоков.

В Полистово-Ловатском сфагновом массиве в пределах Рдейского государственного природного заповедника (Новгородская область) пробы (49) отбирали в 2005 г. в однотипных биотопах различных участков болота.

Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты изучали с применением трансмиссионной (H-300) и сканирующей (JSM-25S) электронной микроскопии и световых микроскопов Reichert (Austria) и МБИ-6. Всего было исследовано 780 препаратов в ТЭМ, 240 в СЭМ и 10 в СМ. Отснято около 3000 негативов с изображением створок диатомовых водорослей. В

работе использована классификация, разработанная З.И. Глезер и др., (1988) с последующими изменениями и дополнениями.

Для анализа морфологической изменчивости массовых диатомовых водорослей (20 популяций 17 таксонов) были использованы выборки объемом не менее 20 створок из каждой популяции и проведены измерения непосредственно на негативах, отснятых в ТЭМ и СЭМ.

Обработку полученных результатов проводили с помощью стандартных пакетов статистических программ (Statistica 6.0, Table Curve 2D, Microsoft Excel). Кластерный анализ осуществляли с применением индекса Чекановского-Сьеренсена (Василевич, 1969; Песенко, 1982), включение переменных по методу невзвешенного попарного среднего.

Глава 3. Характеристика исследованных сфагновых болот

Болота Пензенской области расположены в лесостепной зоне Приволжской возвышенности (Солянов, 1967). Происхождение болот связано с суффозионными процессами – вымыванием грунтовыми водами кварцевых песков (Спрыгин, 1986). Располагаясь в округлых бессточных котловинах надпойменных террас, они сосредоточены в восточной части области - бассейне р. Сура (Торфяной..., 1969). Моховой покров слагается видами сфагнума: *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. centrale* C. Lens., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens., *S. papillosum* Lindb. и др. (Мосолова, 2005).

Изучены диатомовые водоросли из немногих практически не затронутых деятельностью человека сфагновых болот. Это небольшие по площади (2,7-39,2 га), с рН 3.6-5.6 в разных частях, экосистемы, ненарушенный покров которых формируют росянка круглолистная, осоки волосистоплодная, омская, топяная и др., клюква болотная, мирт болотный, андромеда многолистная, береза пушистая, экологические формы угнетенной сосны и др. (Чистякова, Куликовский, 2004).

Полистово-Ловатский сфагновый массив (93 тыс. га) крупнейшее олиготрофное болото Европы находится в Приильминской низменности. Часть территории массива занимает Государственный природный заповедник «Рдейский» (36.9 тыс. га). И.Д. Богдановская-Гиенэф (1969) относит Полистово-Ловатский массив к водораздельно-склоновым (по классификации К.Е. Иванова) болотам междуречий, находящихся в пределах одной общей депрессии с одним общим уклоном к северо-северо-востоку. Обобщение материалов по этому массиву было произведено в монографии И.Д. Богдановской-Гиенэф (1969).

Глава 4. Анализ флоры диатомовых водорослей изученных сфагновых болот

В изученных сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Пензенская область) и Полистово-Ловатском сфагновом массиве (Рдейский государственный природный заповедник) выявлено 438 видов и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей, относящихся 2 классам, 7 порядкам, 19 семействам, 70 родам.

Класс *Centrophyceae* представлен 53 видами (доля во флоре 12.1%), 5 порядков. Наиболее представлены порядки *Thalassiosirales* (28 видов, 6.4%) и *Aulacosirales* (22 вида, 5%). Участие во флоре *Melosirales*, *Pseudopodosirales*, *Coscinodiscales* незначительно. Наиболее представлены семейства *Stephanodiscaceae* и *Aulacosiraceae* с 22 видами каждый (доля во флоре по 5%), семейство *Thalassiosiraceae* включает 6 таксонов (1.4%). Первое семейство слагается 3 родами, из которых род *Cyclostephanos* представлен одним видом – *Cyclostephanos dubius* (0.2%). Последнее семейство включает два рода *Thalassiosira* (4 вида, 0.9%) и *Skeletonema* (2 вида, 0.5%). Наиболее представлены роды *Aulacoseira* (22 вида, 5%), *Cyclotella* (12 видов, 2.7%) и *Stephanodiscus* (9 видов, 2.1%).

Табл. 1. Систематический состав диатомовых водорослей в изученных сфагновых болотах.

Таксоны	Болота Пензенской области			Полистово-Ловатский массив		
	количество родов	количество видов	доля во флоре, %	количество родов	количество видов	доля во флоре, %
Класс <i>Centrophyceae</i>	7	30	10.3	7	43	16.8
Порядок <i>Thalassiosirales</i>	4	15	5.1	5	23	9
Семейство <i>Thalassiosiraceae</i>	1	2	0.7	2	5	2
Семейство <i>Stephanodiscaceae</i>	3	13	4.4	3	18	7
Порядок <i>Melosirales</i>	1	1	0.3	1	1	0.4
Семейство <i>Melosiraceae</i>	1	1	0.3	1	1	0.4
Порядок <i>Aulacosirales</i>	1	13	4.5	1	18	7
Семейство <i>Aulacosiraceae</i>	1	13	4.5	1	18	7
Порядок <i>Pseudopodosirales</i>	1	1	0.3	—	—	—
Семейство <i>Radialiplicataceae</i>	1	1	0.3	—	—	—
Порядок <i>Coscinodiscales</i>	—	—	—	1	1	0.4
Семейство <i>Hemidiscaceae</i>	—	—	—	1	1	0.4
Класс <i>Pennatophyceae</i>	52	261	89.7	49	213	83.2
Порядок <i>Araphales</i>	9	29	10	11	31	12.2
Семейство <i>Fragilariaceae</i>	6	25	8.6	7	24	9.4
Семейство <i>Diatomaceae</i>	2	3	1	2	4	1.6
Семейство <i>Tabellariaceae</i>	1	1	0.3	2	3	1.2
Порядок <i>Raphales</i>	43	232	79.7	38	182	71
Семейство <i>Naviculaceae</i>	22	141	48.5	19	101	39.6
Семейство <i>Eunotiaceae</i>	1	22	7.6	2	36	14.1
Семейство <i>Rhoicospheniaceae</i>	1	1	0.3	—	—	—
Семейство <i>Epithemiaceae</i>	2	4	1.3	1	1	0.4
Семейство <i>Achnanthaceae</i>	7	16	5.5	5	12	4.8
Семейство <i>Cymbellaceae</i>	4	17	5.9	4	15	5.9
Семейство <i>Gomphonemataceae</i>	1	7	2.4	1	4	1.6
Семейство <i>Nitschiaceae</i>	2	16	5.5	2	6	2.4
Семейство <i>Rhopalodiaceae</i>	—	—	—	1	1	0.4
Семейство <i>Surirellaceae</i>	3	8	2.7	3	6	2.4

Класс *Pennatophyceae* включает значительно большее количество видовых и внутривидовых таксонов – 385 (87.9%), относящихся к 2 порядкам, 13 родам. Порядок *Araphales* с 3 семействами представлен меньшим количеством видов (46, 10.5%), по сравнению, с *Raphales* (339 таксонов, 77.4%). В порядок *Araphales* входят семейства *Fragilariaceae* (7 родов), *Diatomaceae*, *Tabellariaceae* (по 2 рода). Наибольшее количество видов характерно для родов *Fragilaria* (15 таксонов, 3.4%), *Staurosira* (9; 2.1%), *Fragilariforma* (6; 1.4%). Три вида представлены *Asterionella*, *Pseudostarosira*, *Diatoma* (по 0.7%), двумя *Meridion*, *Tabellaria* (по 0.5%). По одному таксону в родах *Hannaea*, *Stauroforma*, *Oxuneis* (по 0.2%). Порядок *Raphales* включает 10 семейств. Семейство *Naviculaceae* представлено наибольшим количеством родов (25),

меньше в семействе *Achnanthaceae* (8 родов), *Cymbellaceae* (5 родов), *Surirellaceae* (3 рода). По два рода в семействах *Eunotiaceae*, *Epithemiaceae*, *Nitzschiaceae*, по одному в *Rhoicospheniaceae*, *Gomphonemataceae*, *Rhopalodiaceae*. Ведущие роды по количеству таксонов среди шовных диатомовых водорослей: *Pinnularia* (75 видов, 17.1%), *Eunotia* (40; 9.1%), *Navicula* s. str. (33; 7.5%), *Nitzschia* (18; 4.1%), *Navicula* s.l. (14; 3.2%), *Encyonema* (12; 2.7%), *Stauroneis* (11; 2.5%). В родах *Frustulia* и *Luticola* по 9 видов (по 2.1%), 8 (1.8%) таксонов в роде *Surirella*, 7 (1.6%) в роде *Sellaphora*, 6 (1.4%) в роде *Amphora*. По 5 видов в родах *Mayamaea*, *Cocconeis*, *Psammothidium*, *Cymbella*, *Cymbopleura*. Оставшиеся 31 род (12.9% флоры) содержат меньшее количество таксонов видового и внутривидового ранга.

В пятерку, доминирующих по видовому составу, семейств составляющих больше половины флоры (71.7%) входят *Naviculaceae*, *Eunotiaceae*, *Cymbellaceae*, *Stephanodiscaceae*, *Aulacoseiraceae*. Ведущие 10 родов в изученных сфагновых болотах: *Pinnularia*, *Eunotia*, *Navicula* s. str., *Aulacoseira*, *Fragilaria*, *Navicula* s.l., *Cyclotella*, *Encyonema*, *Stauroneis* включают 252 таксона, 57.3% выявленной флоры.

В десяти сфагновых болотах Приволжской возвышенности выявлен 291 вид и внутривидовой таксон диатомовых водорослей, относящийся 2 классам, 6 порядкам, 17 семействам (табл. 1). К ведущим семействам относятся *Naviculaceae*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae*, *Cymbellaceae* и *Achnanthaceae*, *Nitzschiaceae* (81.5%). Десятку ведущих родов составляют *Pinnularia*, *Navicula* s.str., *Eunotia*, *Nitzschia*, *Fragilaria* и *Aulacoseira*, *Stephanodiscus* и *Luticola*, *Amphora* и *Encyonema*, включающие 168 видов, 58% флоры.

В Полистово-Ловатском сфагновом массиве выявлено 256 видовых и внутривидовых таксона, относящихся 2 классам, 6 порядкам, 17 семействам (табл. 1). Пять ведущих семейств: *Naviculaceae*, *Eunotiaceae*, *Fragilariaceae*, *Stephanodiscaceae*, *Aulacoseiraceae*, включающие 197 таксонов, 77.1% флоры. Ведущие роды *Pinnularia*, *Eunotia*, *Aulacoseira*, *Navicula* s.str., *Cyclotella*, *Navicula* s.l., *Stephanodiscus*, *Staurosira*, *Frustulia*, *Stauroneis*, *Encyonema* в которые входят 163 вида, 63.5% флоры.

Сфагновые болота запада Приволжской возвышенности и Полистово-Ловатского массива различаются по составу видов, из которых только 109 – общие (коэффициент сходства Чекановского-Сьеренсена 39.9%).

В сфагновых болотах запада Приволжской возвышенности и Полистово-Ловатском массиве преобладают бентосные диатомовые – 84.7%. Доля планктонных организмов значительно ниже – 15.3%. Больше видовое разнообразие центрических диатомовых водорослей в Полистово-Ловатском сфагновом массиве сказывается на соотношении экологических групп по местообитанию, в котором доля во флоре планктонных водорослей выше, чем в болотах Пензенской области и в целом во флоре (рис. 1).

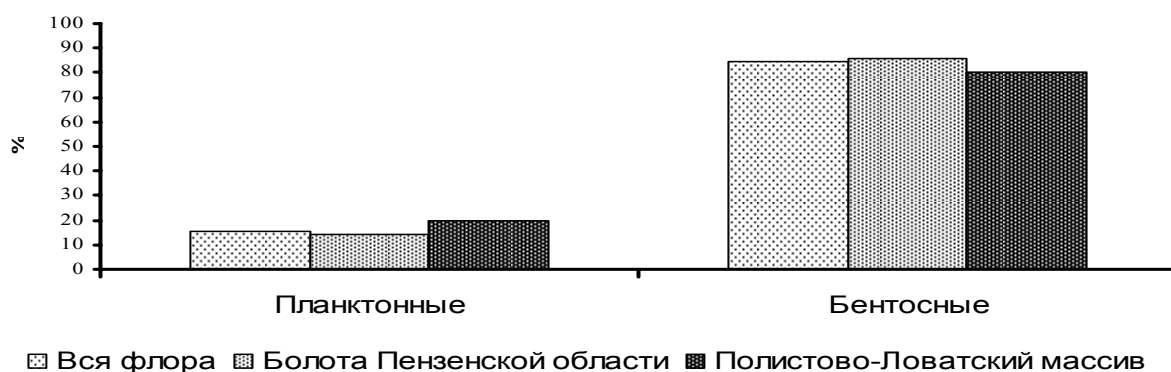


Рис. 1. Соотношение диатомовых водорослей изученных болот по местообитанию.

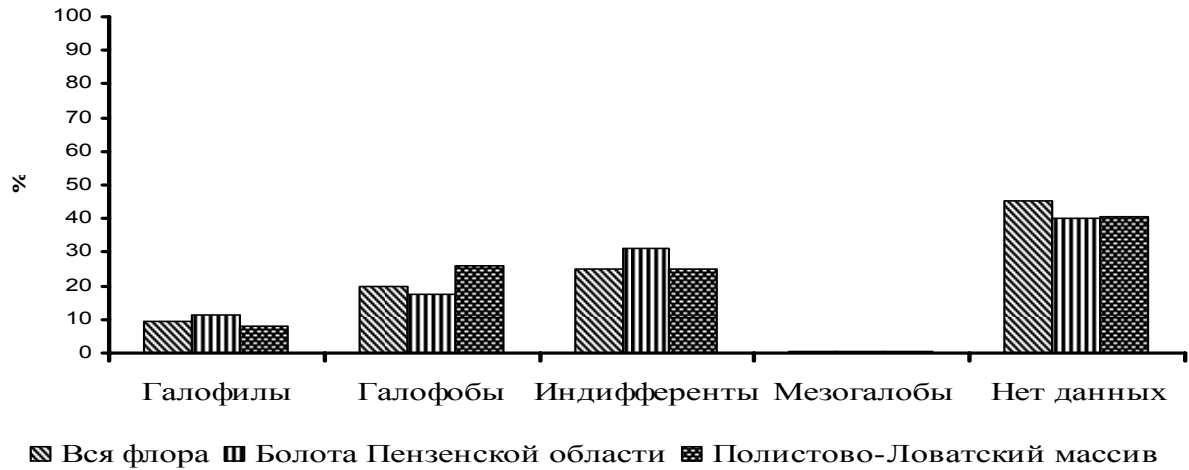


Рис. 2. Соотношение диатомовых водорослей по группам галобности.

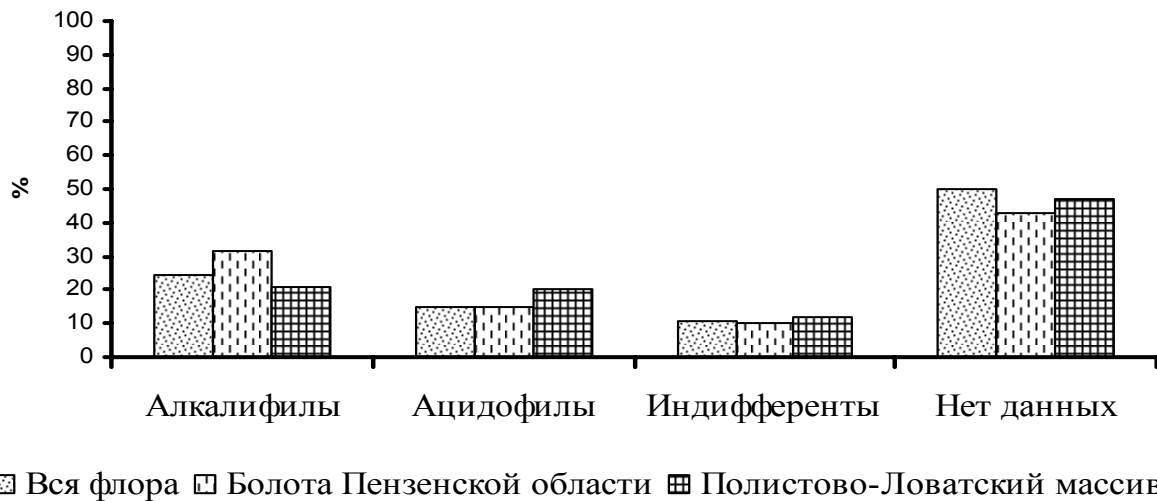


Рис. 3. Соотношение диатомовых водорослей по отношению к активной реакции среды.



Рис. 4. Соотношение диатомовых водорослей по географической приуроченности.

По отношению к группам галобности, флора складывается олигогалолами и мезогалолами. Участие последних незначительно (0.5%). Олигогалоламы составляют 54.1% флоры. Среди них преобладают индифферентные водоросли – 24.9 %. Галофилы представлены 9.6%, галофобы 9.6% (рис. 2). Доля галофобов значительно выше в Полистово-Ловатском сфагновом массиве, что объясняется вегетированием редких центральных диатомовых водорослей *Aulacoseira nivalis*, *A. perglabra* var. *florinae*, *A.*

tenella, *A. valida* характерных для олиготрофных, олигосапробных северо-альпийских водоемов с низкой электропроводностью (Houk, 2003). Только в этом массиве нами встречены и достигают значительного развития олиготрофные, северо-альпийские представители рода *Symbopleura* (Krammer, 2003) и выше доля во флоре таксонов рода *Eunotia* (табл. 6). Во флоре сфагновых болот Пензенской области выше доля галофильных и индифферентных таксонов (рис. 2), что объясняется большим видовым разнообразием мезотрофных, галофильных представителей родов *Navicula* s.str., *Nitzschia* и других (Krammer, Lange-Bertalot, 1988; Lange-Bertalot, 2001).

По отношению к активной реакции среды (рН) преобладают алкалофилы – 24.4% (рис. 3). Большая представленность этой группы связана с недостаточной изученностью кислотных местообитаний, в том числе и сфагновых болот. По-видимому, большинство выявленных диатомовых водорослей проявляют индифферентные свойства к рН среды или это случайный компонент в подобного типа экосистемах. Доля во флоре ацидофилов составляет 15.1%, индифферентов 10.5%. Ацидофилы больше представлены в Полистово-Ловатском сфагновом массиве, за счет разнообразия представителей рода *Eunotia*. В болотах Пензенской области преобладают алкалофилы (рис. 3).

Доминирующее положение во всей флоре болот занимают космополиты (36.1%). Доля бореальных и арктоальпийских таксонов ниже, 14.2% и 7.1%, соответственно. В сфагновых болотах Пензенской области доля космополитов выше, а бореальных и арктоальпийских несколько ниже, чем в Полистово-Ловатском массиве (рис. 4).

При проведении кластерного анализа выявленные флоры в болотах разделились на две группы (рис. 5). Первую составляет Рдейское болото в котором выявлено самое большое количество таксонов – 256. Вторая группа включает сфагновые болота Пензенской области, что свидетельствует о сильной дифференциации флор диатомовых водорослей двух регионов. Однако даже в пределах такого небольшого региона, как Пензенская область, выявлено значительное различие флор изученных болот. Отдельный субкластер образуют флоры болот Безымянное и Чибирлейское с наибольшим видовым богатством, 159 и 113 таксонов, соответственно. К Безымянному и Чибирлейскому примыкает Иванырьское болото, в котором выявлен 81 вид.

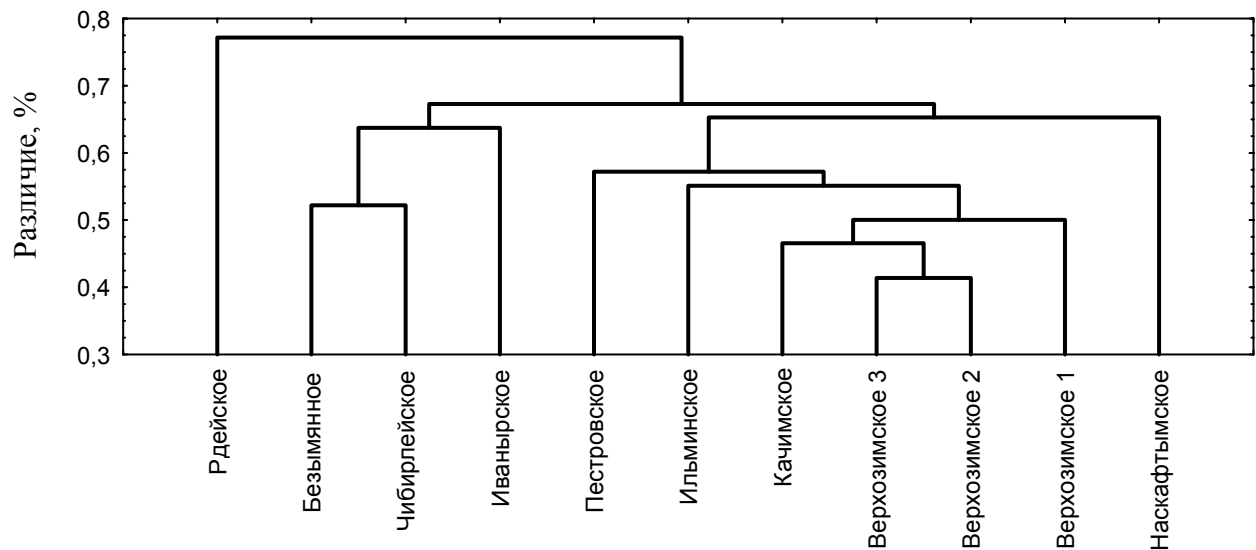


Рис. 5. Дендрограмма различия флор диатомовых водорослей изученных болот.

Флоры других шести болот проявляют большее сходство, из них наиболее близки Пестровское (39 видов) и Ильминское (47). Отдельный субкластер образуют Качимское

(60 видов), Верховозимское 1 (44 вида), Верховозимское 2 (65 таксонов) и Верховозимское 3 (51 вид). Меньше всего видов выявлено в Наскафтымском болоте – 28.

Во всех изученных экосистемах развивались *Aulacoseira islandica*, *Frustulia saxonica*, *Hantzschia amphioxys*, *Pinnularia subcapitata* var. *elongata*, *Tabellaria flocculosa*, наиболее характерные для подобного типа экосистем. Наряду с этими видами обычны также *Aulacoseira granulata*, *A. subarctica*, *Eunotia bilunaris* var. *bilunaris*, *E. bilunaris* var. *mucophila*, *E. meisteri*, *E. nymanniana*, *E. paludosa*, *Kobyasiella subtilissima*, *Pinnularia borealis* var. *borealis*, *P. macilenta*, *P. sinistra*, *P. viridiformis*, обнаруженные в семи-девяти изученных сфагновых болот.

Отдельные болота различаются по локальному видовому богатству варьирующему в Пензенских болотах от 3 до 51 вида, в среднем от 11 до 29 вида на пробу. В Полистово-Ловатском сфагновом массиве оно изменяется от 1 до 67 таксонов, в среднем 18 видов на пробу. По своим абсолютным показателям локальное видовое богатство выше в пробах из Чибирлейского (51 таксон), Безымянного (50 видов) и Рдейского (67 видов) болот, а по средним показателям лидируют Верховозимское 3 (30 таксонов), Иванырьское (29.8 таксонов). Это свидетельствует о том, что в биотопах сфагновых болот, откуда брались пробы, существуют различные условия, определяющие наличие большего состава микроиш, влияющие на видовое богатство. Это также может объяснить больший видовой состав, в целом выявленный именно в приведенных выше экосистемах.

В изученных экосистемах виды проявляют неодинаковую встречаемость в пробах. При большем видовом богатстве диатомовых в десяти болотах Пензенской области, в них встречаемость выше 5% характерна для меньшего количества таксонов – 73. Вместе с тем, в Полистово-Ловатском сфагновом массиве, несмотря на меньшее количество выявленных таксонов, видов с высокой встречаемостью больше. Это можно объяснить большей гетерогенностью самих сфагновых болот Пензенской области, в отличие от Рдейского болота.

В сфагновых болотах Приволжской возвышенности наиболее распространены *Frustulia saxonica* (частота встречаемости 84.4%). *Tabellaria flocculosa*, *Aulacoseira islandica*, *Pinnularia subcapitata* var. *elongata* (от 70 до 80%), *Kobayasiella subtilissima* (65.1%), *Hantzschia amphioxys*, *Eunotia paludosa*, *Eunotia bilunaris* var. *bilunaris* (от 50 до 60%), *Aulacoseira granulata*, *Pinnularia borealis* var. *borealis*, *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus hantzschii*, *S. minutulus*, *Pinnularia viridiformis*, *P. sinistra*, *Eunotia bilunaris* var. *mucophila* (20-40%), *Cyclotella comensis*, *Fragilaria crotonensis*, *Pinnularia macilenta*, *Aulacoseira ambigua*, *Eunotia nymanniana*, *Brachysira brebissonii*, *Cyclotella meneghiniana*, *Brachysira microcephala*, *Chamaepinnularia mediocris*, *Encyonema lunatum*, *Eunotia meisteri*, *Pinnularia brauniana*, *Stenopterobia curvula*, *Cyclostephanos dubius*, *Eunotia rhomboidea*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus binderanus* var. *binderanus*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *C. placentula* var. *lineata*, *Pinnularia microstauron* var. *microstauron*, *Pinnularia rhombarea*, *Stauroneis anceps*, *Stenopterobia delicatissima* (от 10 до 20%). Седьмую группу с частотой встречаемости от 5 до 10% формируют 34 таксона. Именно эти таксоны создают основной фон флоры сфагновых болот запада Приволжской возвышенности. Частота встречаемости остальных 218 видов (74.9% флоры) менее 5 процентов и их значение в сложении разнообразия альгофлоры незначительно.

В отличие от Пензенских болот в Полистово-Ловатском сфагновом массиве к наиболее распространенным относится *Tabellaria flocculosa* (65.3%), *Aulacoseira ambigua* (55.1%), которая заменяет *Aulacoseira islandica*, широко представленную в первом регионе. Частота встречаемости от 30 до 50% характерна для *Frustulia krammeri*, *Cyclostephanos dubius*, *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella meneghiniana*, *Aulacoseira*

tenella, *Stephanodiscus hantschii*, *Eunotia serra*, *Frustulia saxonica*, *Pinnularia subcapitata* var. *elongate*; *Stephanodiscus minutulus*, *Eunotia bilunaris* var. *bilunaris*, *E. meisteri*, *Kobayasiella subtilissima*, *A. granulata*, *Stephanodiscus invisitatus*, *S. makarovae*, *Cyclotella atomus*, *Eunotia microcephala*, *E. paludosa*, *Pinnularia macilenta* (от 20 до 30%), *C. pseudostelligera*, *Asterionella formosa*, *Eunotia lapponica*, *Pinnularia microstauron* var. *rostrata*, *Staurosira pinnata* var. *trigona*, *Chamaepinnularia* sp., *Encyonema perelginense*, *Eunotia incisa*, *Fragilariforma constricta*, *Pinnularia bacilliformis*, *Pinnularia brauniana*, *A. islandica*, *S. subsalsum*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Encyonema hebridicum*, *Eunotia tetraodon*, *Fragilariforma* sp. 2, *Psammothidium helveticum*, *Stenopterobia delicatissima*, *A. lacustris*, *A. perglabra* var. *floriniae*, *Stephanodiscus* cf. *alpinus*, *Eunotia rhomboidea*, *Eunotia septentrionalis*, *Fragilariforma virescens*, *Navicula tripunctata*, *Pinnularia subrupestris*, *Staurosira elliptica*, *Staurosira mutabilis*, *Tabellaria stellata* sp. nov. (от 10 до 20%). В шестую группу с частотой встречаемости от 5 до 10% входит 47 таксонов. Оставшиеся 159 видов (62.1%) представлены с частотой мене 5%.

На основании сравнительного анализа частоты встречаемости выявленных таксонов, установлено, что в экосистемах обоих сравниваемых регионов общий флористический фон формируют менее половины зафиксированных видов. Очень большое число таксонов представляют случайный элемент флоры, которые не характерны для подобного типа экосистем или относятся к редким формам с очень ограниченным распространением в сфагновой сплаvine. Несмотря на схожий состав ведущих по частоте встречаемости групп в этих двух регионах, они различаются лидирующими видами. Виды с частотой встречаемости выше 10% гетерогенны по своим экологическим предпочтениям. Наиболее часто отмечаемые таксоны в болотах обоих регионов представлены, как типичными галофобами, ацидофилами, с ограниченным распространением, так и галофильными, алкалофильными широко распространенными таксонами.

Для изученных сфагновых болот характерна горизонтальная гетерогенность сообществ диатомовых водорослей, изученная на примере Полистово-Ловатского сфагнового массива и самых крупных болот Пензенской области – Безымянного и Чибирлейского. В Рдейском болоте исследованы особенности состава и количества диатомовых в однотипных биотопах. Наиболее сильные отличия характерны для сообществ реки Редья с наименьшим количеством видов (обозначение группы биотопов – Gg; рис. 6 и 7). Отдельный субкластер образуют планктонные сообщества (Aa) изученных озер со средним числом таксонов (рис. 6 и 7).

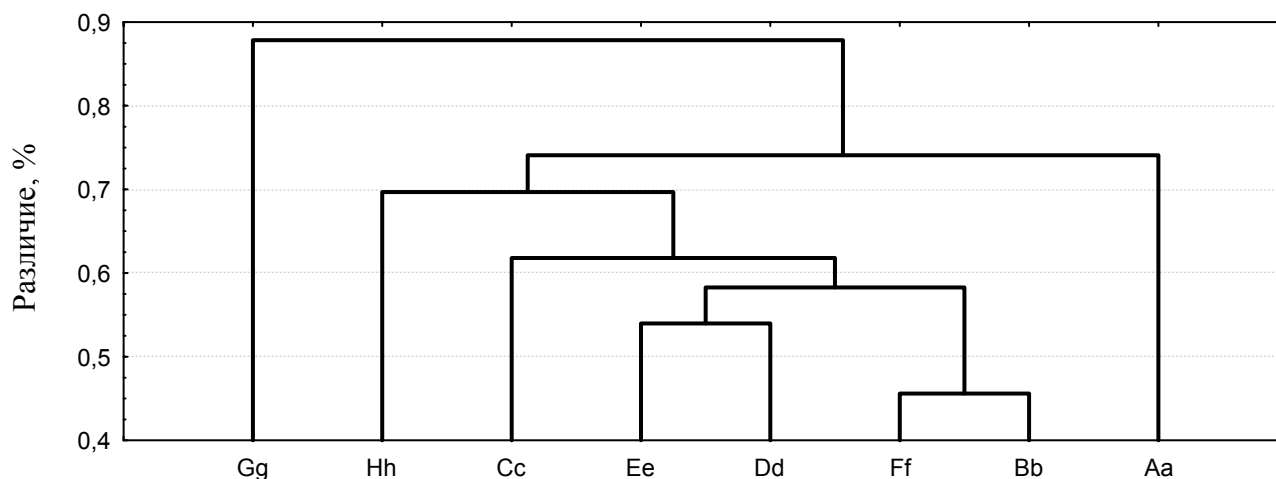


Рис. 6. Дендрограмма различия видового состава диатомовых водорослей групп биотопов Полистово-Ловатского массива. Обозначение биотопов в тексте.

Значительное сходство обнаружено между сообществами, формирующимися в пограничной зоне сплавины и уреза воды озера (Ff) и сообществами детрита, отобранного с глубины озер (Bb). Именно в этих биотопах обнаружено большое количество таксонов диатомовых (рис. 6 и 7). В прибрежной зоне, как экотонной территории, формируются наиболее разнообразные сообщества, благодаря развитию бентосных и планктонных форм. В изученных высокоцветных озерах свет не проникает на глубину и не достигает дна водоемов, что, по-видимому, затрудняет или делает невозможным развитие там диатомовых водорослей. Высокое сходство видового состава сообществ детрита озер с сообществами пограничной зоны и планктона, свидетельствует об аллохтонности первых. Видовой состав, выявленный в бентосе на глубине озер, формируется за счет осаждения планктонных диатомовых и сноса организмов с прибрежных районов. Среднее количество видов выявлено в более эвтрофной периферии Полистово-Ловатского сфагнового массива (Hh), наибольшее сходство с которой проявляют сообщества, формирующиеся в торфе под опадом высших растений (Cc) (рис. 6 и 7). Сообщества диатомовых водорослей сфагнутой сплавины (Dd) и торфа на глубине под сфагнутой сплавной содержат среднее число видов (рис. 7), а наибольшее их сходство (рис. 6) показывает, что вторые сообщества образуются, как производные от первых.

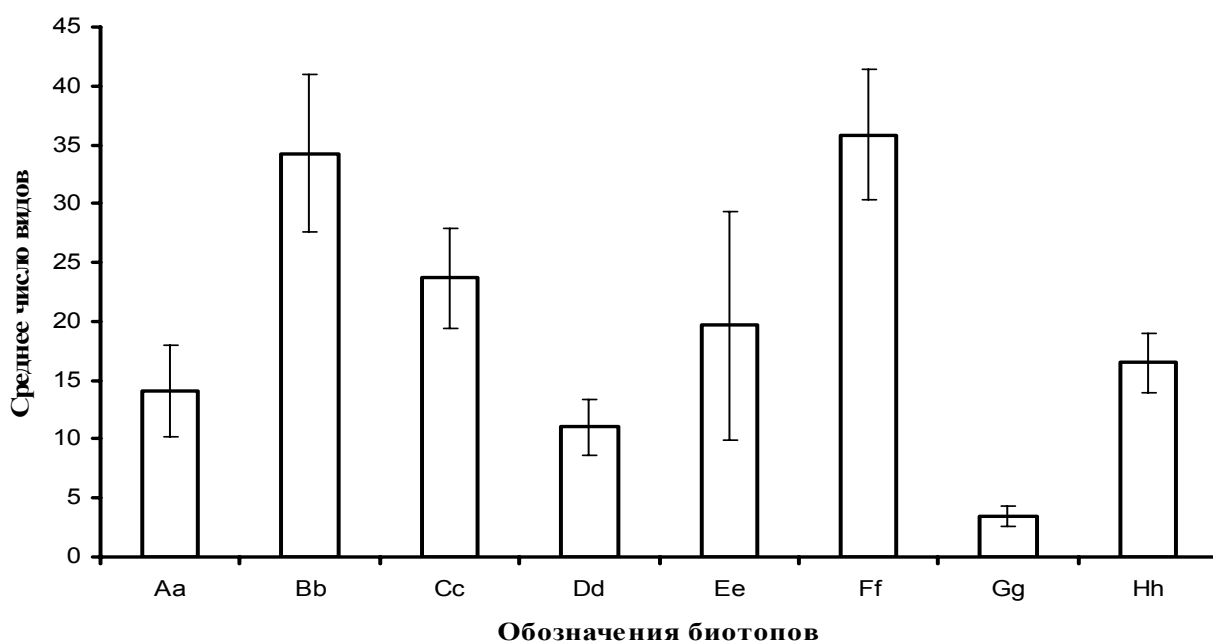


Рис. 7. Среднее количество видов в однотипных биотопах Полистово-Ловатского массива. Планки погрешностей – ошибка средней. Обозначения групп биотопов в тексте.

В сфагновых болотах Пензенской области изучали видовой состав диатомовых водорослей различных станций в течение сезона. В Безымянном сфагновом болоте отдельный субкластер образует обводненная часть периферии сплавины сфагнового болота (А) со значительным числом видов (рис. 8). Сообщества кочки (С) и понижения сплавины (D), в средней зоне болота, сходны с сообществом обводненной канавы (F) по его периферии, при этом количество таксонов в последнем ниже (рис. 8). Наименьшее количество видов (рис. 8) выявлено в перегнившем сфагнуме (E) и менее обводненной сфагнутой сплавине (B) центральной зоны.

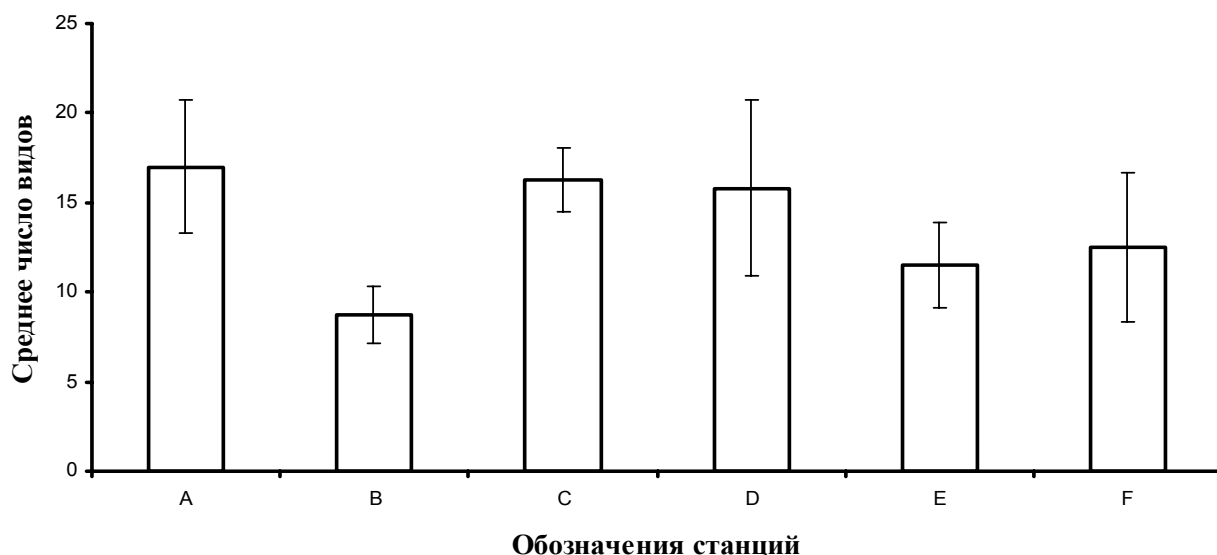


Рис. 8. Среднее количество видов станций болота Безымянное. Планки погрешностей – ошибка средней. Обозначение станций в тексте.

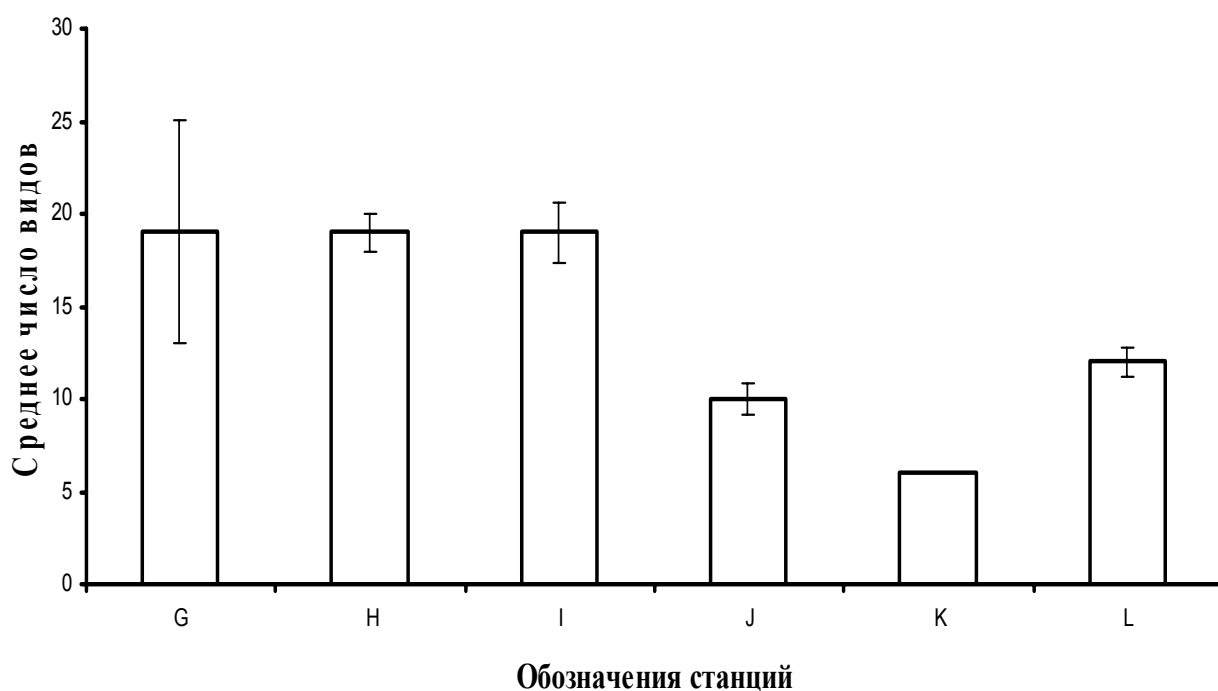


Рис. 9. Среднее количество видов станций болота Чибирлейское. Планки погрешностей – ошибка средней. Обозначение станций в тексте.

В Чибирлейском болоте наибольшее количество видов зафиксировано (рис. 9) в сфагнуме, погруженном в воду небольшого озера в центральной зоне болота (G), который образует отдельный субкластер. В обводненной сплаvine в центре недалеко от озера (H) и торфе обводненной части по периферии болота (I) также выявлен большой состав таксонов. Другие три станции в различных участках сфагнуvой сплаvины, с небольшим числом видов (рис. 9), проявляют большое сходство.

Приведенный сравнительный анализ флор различных биотопов трех болот показал, что наибольшее число видов характерно для различных обводненных участков центральной зоны болот, сфагнуvой сплаvине свойственно меньше таксонов. В обводненной периферии многие виды, вероятно, не имеют достаточных условий для

своего развития и их количество ниже или равно отдельным участкам сфагнутой сплавины. В огромных по своим масштабам массивах, таких как Полистово-Ловатский, горизонтальная гетерогенность сообществ диатомовых водорослей выше, чем в небольших и более однотипных болотах Приволжской возвышенности. Большие горизонтальные различия в составе сообществ диатомовых водорослей Полистово-Ловатского сфагнутого массива подтверждаются и средней пространственной гетерогенностью отдельных биотопов (усредненное значение индекса сходства Чекановского-Сьеренсена составляет 0.28). В Пензенских болотах усредненные значения индекса близки и значительно выше (В Безымянном – 0.53, в Чибирлейском – 0.47), что свидетельствует о меньшей гетерогенности и большем сходстве видового состава между отдельными изученными станциями.

Глава 5. Роль сфагновых болот в формировании флоры диатомовых водорослей отдельных регионов (на примере Приволжской возвышенности, Пензенская область)

На основе изучения разнотипных водоемов и водотоков Приволжской возвышенности (Куликовский, 2001, 2004, 2006; Генкал, Куликовский, 2002, 2005; и др.) в главе проводится сравнительный анализ их флор диатомовых водорослей с таковыми сфагновых болот. В изученных водоемах и водотоках Пензенской области выявлено 293 вида и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей, относящихся 2 классам, 5 порядкам, 17 семействам, 65 родам. На уровне крупных таксономических категорий флоры сфагновых болот Пензенской области и водоемов и водотоков сходны.

По количеству видов три ведущих рода центрических диатомовых (*Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*) доминируют в сравниваемых экосистемах. В водоемах и водотоках род *Stephanodiscus* занимает первое место. В сфагновых болотах больше представителей рода *Aulacoseira*.

Среди пеннатных роль бесшовных диатомовых в сложении флоры выше в водоемах и водотоках – 37 видов, 12.6%, а не 29 видов, 10%, как в сфагновых болотах. Количество и доля во флоре шовных диатомовых в сравниваемых экосистемах очень близки. Роль семейства *Naviculaceae*, доминирующего во всех биогеоценозах, выше в сфагновых болотах. В водоемах и водотоках значительно меньше представлены виды семейства *Eunotiaceae*, но больше представителей семейств *Achnantheaceae*, *Cymbellaceae*, *Gomphonemataceae*, *Nitzschiaceae*. В последних экосистемах обнаружены роды *Adlafia*, *Amphipleura*, *Anomoeoneis*, *Caloneis*, *Diploneis*, *Fallacia*, *Fistulifera*, *Hygropetra*, *Karayevia*, *Cymbopleura*, *Reimeria*, *Simonsenia*, *Rhopalodia*, которые не встречены в сфагновых болотах. Для сфагновых болот характерны роды не встреченные в водоемах и водотоках: *Brachysira*, *Cavinula*, *Kobayasiella*, *Denticula*, *Stenopterobia*.

Изученные экосистемы различаются соотношением ведущих семейств и родов. В сфагновых болотах и водоемах, водотоках лидирует семейство *Naviculaceae*, за ним в водоемах и водотоках следуют *Nitzschiaceae*, занимающее шестое место во флоре болот, далее следует *Fragilariaceae*, которое в болотах на втором месте. Семейства *Achnantheaceae*, *Cymbellaceae* в сравниваемых экосистемах занимают четвертое и пятое место. В составе лидирующих в водоемах и водотоках отсутствует семейство *Eunotiaceae*, находящееся во флоре болот на третьем месте. Десять ведущих родов составляют *Nitzschia* (42 таксона, 15.4 %), *Navicula* s.str. (31, 10.6 %), *Fragilaria* (19, 6.5 %), *Pinnularia* (16, 5.5 %), *Gomphonema* (11, 3.8 %), *Eunotia* (9, 3.1 %), *Surirella* (8, 2.7 %), *Stephanodiscus* (7, 2.4 %), *Staurosira* (7, 2.4 %), *Planothidium* (7, 2.4 %). В сфагновых

болотах лидирующие положения занимают роды *Pinnularia* и *Eunotia*, представленные значительно меньшим количеством видов в водоемах и водотоках.

Из приведенного анализа таксономической структуры сравниваемых экосистем, очевидно, что на видовом и родовом уровнях сфагновые болота и водотоки, водоемы различаются составом диатомовых водорослей. Это подтверждается и индексом сходства Чекановского-Сьеренсена равным всего 39 %.

Изучение разнотипных экосистем на определенной территории, такой как лесостепь Приволжской возвышенности (Пензенская область), позволяет выявить значительно большее видовое разнообразие региональной флоры. В пределах этого района обнаружено в реках, старичных озерах, прудах, временных водоемах 293, в сфагновых болотах 291, всего 470 таксонов видового и внутривидового ранга, относящихся 71 роду. В сфагновых болотах и водоемах разного типа всего 114 общих таксонов. Поэтому при исследовании видового разнообразия водорослей на сфагновые болота следует обращать внимание.

Сфагновые болота и водоемы, водотоки сходны преобладанием бентосных форм. При этом доля планктонных диатомовых выше во флоре сфагновых болот.

По отношению к рН воды в водоемах и водотоках преобладают алкалофилы и индифференты. Преобладание алкалофилов характерно и для изученных болот, тогда как роль индифферентных таксонов в последних экосистемах ниже. В сфагновых экосистемах значительна доля ацидофильных видов, представленных в водоемах и водотоках небольшим числом. Преобладание алкалофильных диатомовых в сфагновых болотах может свидетельствовать о большей экологической валентности этих водорослей и проявлении ими индифферентных свойств. Часть этих таксонов, является случайным элементом флоры в болотах.

По галобности в сравниваемых экосистемах преобладают индифференты. Доля во флоре галофилов примерно одинакова. В сфагновых болотах значителен процент галофобных таксонов. В водоемах и водотоках значительно выше доля мезогалобов при небольшом участии галофобов. Преобладание индифферентных видов является общей чертой флор различных географических зон и рассматривается как наиболее обширная группа (Прошкина-Лавренко, 1953).

По географической приуроченности диатомовых водорослей флоры сфагновых болот и водоемов, водотоков очень сходны. Космополиты преобладают в обоих сравниваемых типах, бореальные таксоны занимают одинаковое положение. Меньше арктоальпийских видов, несколько больше представленных в болотах.

При проведении сравнительного анализа флор разнотипных экосистем на территории Приволжской возвышенности (Пензенская область), они распадаются на два кластера (рис. 10). Отдельный субкластер образуют флоры диатомовых водорослей сфагновых болот, другой - временные и искусственные водоемы, старичные озера и водотоки. Это свидетельствует о том, что флоры сфагновых болот формируются в других условиях, чем в водоемах и водотоках.

Экосистемы различаются составом и количеством диатомовых водорослей. Наибольшее количество таксонов выявлено в водотоках (232 таксона), причем половина (143) найдена в р. Сура. Флора рек и ручьев наиболее близка к флоре искусственных водоемов (пруды, водохранилища) с 88 видами и старичных озер (102). Наименьшее количество видов обнаружено во временных водоемах (65). Выявленное видовое разнообразие в водоемах и водотоках отражает, с одной стороны, неоднородную изученность различных экосистем (большее число исследованных рек), а с другой, общие закономерности формирования видового богатства. Лентические экосистемы региона представлены небольшими и довольно однообразными старичными озерами, прудами и водохранилищами, что, по-видимому, и является

причиной меньшего числа видов. Количество диатомовых лотических экосистем больше, что связано с разнообразием различных местообитаний в пределах одной реки, во многом из-за влияния гидродинамических факторов (Раилкин, 2001; Round, 2001). Сфагновые болота по количеству таксонов в отдельных болотах не уступают различным водоемам и водотокам или превосходят их, что свидетельствует о большей гетерогенности условий в первом типе экосистем по сравнению с реками, прудами, водохранилищами, старичными озерами, временными водоемами.

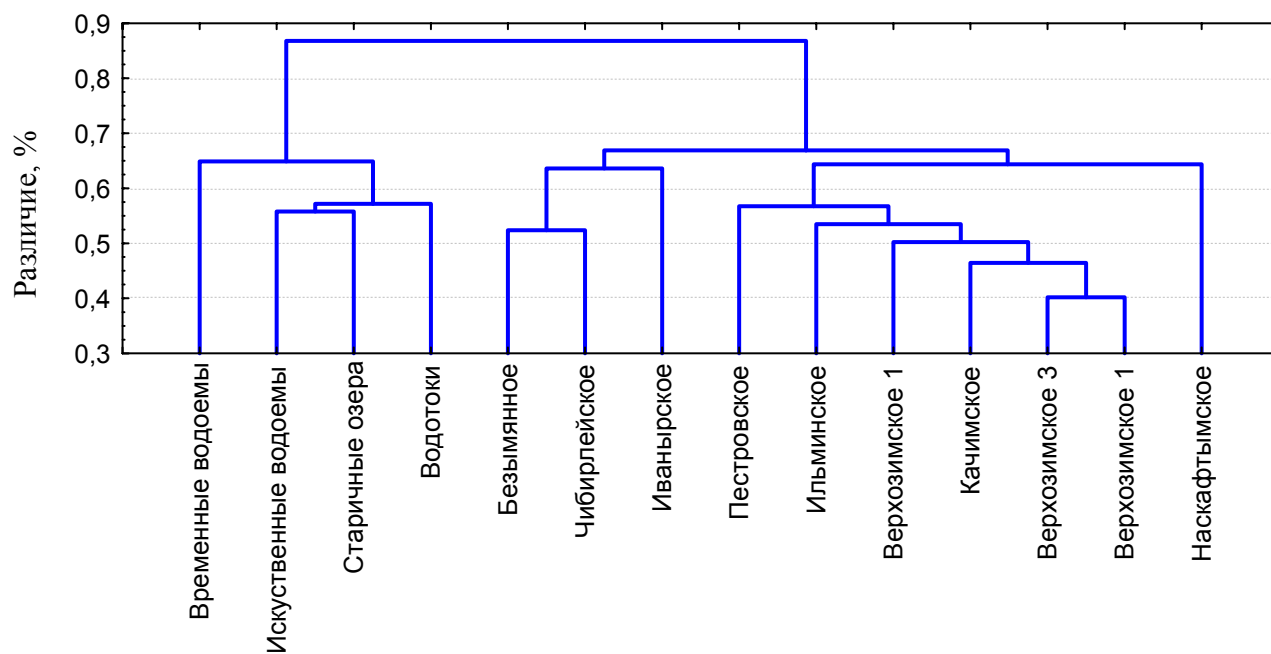


Рис. 10. Дендрограмма различия флор диатомовых водорослей сфагновых болот и водоемов, водотоков Приволжской возвышенности (Пензенская обл.).

Большие различия проявляются между сфагновыми болотами и водоемами, водотоками при анализе частоты встречаемости отдельных таксонов. В последнем типе экосистем наиболее распространены такие виды, как *Planothidium frequentissimum*, *Achnantheidium minutissimum*, *Nitzschia palea*, *Cocconeis placentula* var. *placentula*, *Eolimna minima*, *Gomphonema parvulum*, *Navicula gregaria*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta* и др. Именно эти виды составляют основное ядро флоры водоемов и водотоков. В сфагновых болотах часто встречаются другие виды. Распространение в реках, озерах, прудах, временных водоемах Пензенской области получают водоросли характерные для экосистем с повышенной минерализацией и рН.

Глава 6. Особенности состава и объем флоры диатомовых водорослей сфагновых болот

В главе анализируется состав и объем флоры диатомовых водорослей сфагновых болот на основе собственных данных и результатов анализа литературных источников (Матвиенко, 1941; Зауер, 1950; Прошкина-Лавренко, 1962; Анисимова и др., 2005; и др.).

По литературным данным в 27 сфагновых болотах России и сопредельных государствах выявлено 264 таксона видового и внутривидового ранга, относящихся 61 роду, 17 семействам, 4 порядкам и двум классам – центрическим и пеннатным диатомовым водорослям. Десять ведущих родов составляют *Pinnularia*, *Eunotia*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Fragilaria*, *Aulacoseira*, *Navicula* s. str., *Neidium*, *Cocconeis*,

Cymbella. В изученных нами сфагновых болотах Пензенской области и Полистово-Ловатском массиве доминируют эти же роды.

В сфагновых болотах, по литературным данным, наиболее распространены *Eunotia bilunaris* (отмечена в 85 % болотах), *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa* (74 %) *E. exigua* и *Hantzschia amphioxys* (67 %), *Pinnularia microstauron* (63 %), *P. borealis*, *P. gibba*, *P. subcapitata* (59 %), *P. viridis*, *Eunotia tenella* (57 %). Примерно в половине болот (48 %) отмечены *Fragilaria ulna*, *Frustulia saxonica*, *Navicula cryptocephala*, *Stauroneis phoenicenteron*, *Nitzschia palea*. Виды этого комплекса не только также широко представлены в болотах Пензенской области и Полистово-Ловатском сфагновом массиве, но и характеризуются высокой встречаемостью в них, что позволяет считать их типичными для сфагновых болот таксонами.

Флора диатомовых сфагновых болот складывается не только пеннатными, но и центрическими водорослями. Комплекс видов *Centrophyceae*, выявленных другими авторами (Прошкина-Лавренко, 1954; Зауер, 1950, 1956; Шешукова-Порецкая, 1962; Горшкова, 1971; Левадная, Сафонова, 1972; Водопьян, 1976; Левкина и др., 1984; Анисимова и др., 2005) почти полностью соответствует составу центрических диатомовых в изученных нами болотах.

На основании собственных и литературных данных, флоры диатомовых значительно различаются по видовому составу и количеству таксонов. Здесь стоит заметить, что многие болота изучались авторами фрагментарно. При кластеризации данных, сфагновые болота, на основе сходства флор диатомовых водорослей, образуют три группы. Первую образует сфагновое болото Владимирской области, изученное Н.М. Гайдуковым (1925). В нем выявлено всего 6 видов. Вторую группу образуют сфагновые болота Пензенской области и Полистово-Ловатский массив, несмотря на существенные различия между собой. Несомненно, что на полученные результаты влияет степень изученности сфагновых болот.

Третью группу образуют сфагновые болота, флоры, которых проанализированы на основе литературных данных. В пределах этой группы очевиден высокий уровень гетерогенности флор диатомовых водорослей. Наибольшее сходство характерно для флор болот Нурме и Синди, побережья Балтики и Большого Мохового болота Калининградской области (Прошкина-Лавренко, 1962) и болота Гладкое Ленинградской области (Зауер, 1950). Болота Карелии – Юла-Ламбина, Уросозерское, Педроболото, Никоново (Воронихин, 1950) образуют отдельный субкластер. Близки флоры болот расположенных на южной границе своего распространения – болото Волисок (Парахоньска, Мошкова, 1975), олиготрофного болота Львовской обл. (Водопьян, 1976), болот степной части Украины (Топачевский, 1947). Высок процент сходства между небольшими экосистемами, расположенными в лесостепной зоне – болотами Белгородской области (Горшкова, 1947), болота близ ст. Вилхова, Украины (Топачевский, 1947), болотами бассейна реки Северный Донец (Прошкина-Лавренко, 1947), болота в окрестностях Киева (Фролова, 1955), Безлюдовских болот (Матвиенко, 1941), Моховатого в окр. Харькова (Матвиенко, 1950) и Волковское Московской области (Анисимова и др., 2005; Левкина и др., 1984).

Таким образом, прослеживается тенденция большего сходства флор диатомовых водорослей в близких по своему генезису и географическому положению болотах. Болота лесостепной зоны Украины близки небольшим болотам Московской области, расположенным в подзоне южной тайги. Болота Карелии показывают отличия от экосистем изученных на побережье Балтики и Ленинградской области. Южнее расположены небольшие мезотрофные сфагновые болота смешанных лесов и лесостепи. Севернее на дифференциацию флор диатомовых водорослей влияет местоположение территорий, где различия проявляются в меридиональном

направлении – отличии болот побережья Балтики и болот Карелии. Высокая заболоченность и заозеренность Карелии, расположенной на кристаллическом щите, откладывает «отпечаток» на отличие флор диатомовых водорослей от флор болот побережья Балтики. На своеобразии последних, вследствие западного переноса ветров, некоторое влияние оказывает их приморское положение (Шешукова-Порецкая, 1962).

В целом в изученных нами сфагновых болотах Приволжской возвышенности, Полистово-Ловатском массиве и 27 болотах России и сопредельных государств насчитывается 592 таксона видового и внутривидового ранга. При анализе объема болотной флоры высших растений и мхов И.Д. Богдановской-Гиенэф (1946) были выделены три группы видов на основе их встречаемости в разных частях ареала: 1) виды, встречающиеся почти исключительно на болотах; 2) виды, встречающиеся на болотах в одной части своего ареала, в другой растущие в иных биотопах; 3) виды, встречающиеся не только в болотах, но и в других экосистемах любой части своего ареала.

Применение изложенного подхода, по нашему мнению, возможно и для понимания объема диатомовой флоры сфагновых болот. Несомненно, что при анализе болотной флоры, наши представления должны рассматриваться, как предварительные. Фрагментарная изученность флоры низших растений, постоянно меняющиеся таксономические интерпретации и отсутствие фундаментальной биогеографической концепции в диатомологии (Ross, 1983; Williams, 1994; Mann, Droop, 1996; Kociolek, Spaulding, 2000; Edlund, Jahn, 2001), как и в целом в альгологии (Tyler, 1996; Vyverman, 1996) затрудняют попытки обобщения. Возможно, что наши рассуждения будут полезны для понимания объема флоры *Bacillariophyta* отдельных экосистем и в дальнейшем для выявления генезиса флоры диатомовых водорослей.

К первой группе можно отнести *Kobayasiella subtilissima*, *Frustulia krammeri*, *Mayamaea arida*, *Pinnularia subcapitata* var. *elongata*, *P. sinistra* и др. (3 % болотной флоры). К этой группе нами отнесены редкие виды, известные всего из нескольких местонахождений и, по данным других авторов, типичные для сфагновых болот.

Вторую группу составляют *Cyclotella tripartita*, *Aulacoseira alpigena*, *A. lacustris*, *A. nivalis*, *A. perglabra* var. *floriniae*, *A. pfaffiana*, *A. tenella*, *A. valida*, *Asterionella ralfsii*, *Luticola muticopsis* и др. (14 % болотной флоры). Это виды олиготрофных водоемов часто с невысокими значениями рН воды, известные из северных, восточных и горных регионов Евразии и отсутствующие в водоемах южных регионов с мезотрофным и эвтрофным характером водных объектов (Баранов, 1961; Салазкин, 1976; Китаев, 1984). И.Д. Богдановская-Гиенэф (1946) давая характеристику растениям, входящим во вторую группу, указывала, что факультативное обитание на болотах таксонов этой группы, не означает широту их экологической амплитуды, т.к. их местообитание на минеральных почвах равноценно сфагновым болотам. Этот тезис, по-видимому, применим и для диатомовых водорослей, которые способны существовать в северных и горных регионах в олиготрофных, низкоминерализованных, холодноводных водоемах, а в более южных регионах находят подходящие условия в сфагновых болотах. Выявление основных факторов, способствующих подобному распределению диатомовых водорослей и сходства обсуждаемых экосистем, требует специального исследования.

Третью группу составляют 83 % таксонов болотной флоры диатомовых водорослей. Это виды с широкой экологической амплитудой, достигающие массового развития в мезотрофных и эвтрофных водоемах (Охупкин, Генкал, 2000, 2001; Охупкин, Старцева, 2003).

В целом выявленная флора складывается за счет гетерогенных по своим экологическим характеристикам видов, многие из которых не характерны для

сфагновых болот. Это положение согласуется и с классификацией высших растений Б.А. Юрцева (Денисенков, 2000) по разнообразию их экотопов. Согласно ей, свыше 70 % флоры болот лесной зоны составляют виды с широким разнообразием экотопов. Растения, приуроченные исключительно к болотам, представлены очень малым числом видов.

Рассмотрение подобных групп указывает на то, что сфагновые болота являются экосистемами, через которые, по-видимому, возможно «проникновение» многих таксонов в более южные регионы. Так, например, многие виды центральных диатомовых из родов *Aulacoseira* и *Cyclotella* известны на территории Русской равнины из Карелии и водоемов Ладожского бассейна, но не отмечены в Волге и водоемах более южных лесостепных районов, как например Пензенская область, в которой они зафиксированы только в сфагновых болотах (Генкал, Куликовский, 2005, 2006).

Проблема охраны отдельных групп и водорослей в целом широко обсуждается в современной литературе (Паламарь-Мордвинцева и др., 1998; Масюк, Лилицкая, 2000; Кондратьева, 2002, 2003, 2005; Mann, Droop, 1996). Н. Lange-Bertalot (1996) предпринята попытка составления «Red list» диатомовых водорослей Центральной Европы и позднее обсуждение основных закономерностей и факторов влияющих на них (Lange-Bertalot, 1998).

Согласно этому списку, в изученных сфагновых болотах выявлено большое количество (88) редких видов не только для Центральной Европы, но и для территории России. Н. Lange-Bertalot (1998) показано, что наиболее уязвимыми таксонами являются виды предпочитающих олиготрофные и олигосапробные водоемы. Уменьшение олиготрофных местообитаний и узкая экологическая валентность характерных для них видов ведут к сокращению их ареалов в отличие от таксонов, предпочитающих эвтрофные и галофильные условия, которые способны прогрессивно проникать в реки при их индустриальном загрязнении (Lange-Bertalot, 1998). Именно во флоре сфагновых болот высок процент редких таксонов с ограниченным распространением, предпочитающим олиготрофные, олигосапробные условия. Невозможность индивидуальной охраны микроскопических организмов требует сохранения целых экосистем. Это особенно актуально в отношении небольших сфагновых болот расположенных на южной границе своего распространения, таких как экосистемы Пензенской области.

Глава 7. Морфологическая изменчивость массовых диатомовых водорослей в изученных болотах

В главе анализируется морфологическая изменчивость диагностических признаков диатомовых сфагновых болот. Показано, что изменчивость в изученных популяциях центральных диатомовых (*Aulacoseira subarctica*, *A. tenella*, *A. rdeiskoensis* sp. nov., *Cyclotella palustris* sp. nov.) полностью согласуется с данными, полученными ранее для представителей этого класса (Генкал, 1993). Размерные характеристики более изменчивы, чем элементы ультраструктуры.

В изученных популяциях пеннатных диатомовых водорослей коэффициенты вариации измеренных признаков различаются (рис. 11). В отдельных популяциях одного вида степень варьирования признаков не остается постоянной (рис. 11). Усреднение *Sv* показывает, что полученные значения у пеннатных диатомовых, по мере убывания, располагаются в следующем порядке - длина створки (*Sv* 13.6%), ширина (8.2%), число ареол в 10 мкм штриха (6.2%), число штрихов в 10 мкм (5.2%). Таким образом, также как и у центральных, у пеннатных наиболее вариабельны размерные характеристики, а не элементы ультраструктуры.

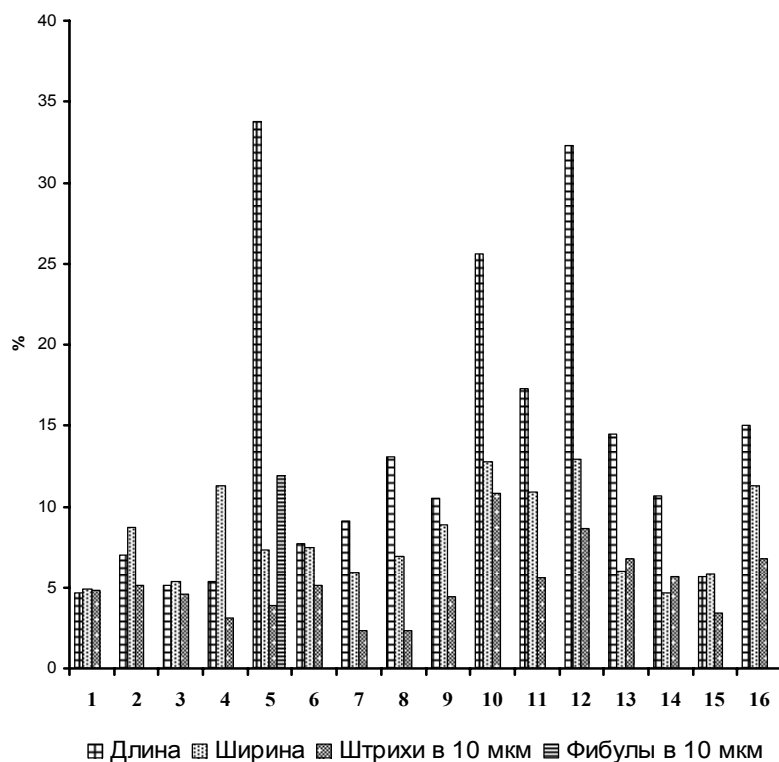


Рис. 11. Соотношения коэффициентов вариации морфологических признаков в исследованных популяциях пеннатных диатомовых водорослей.

1 – *Mayamaea arida*, 2 – *Kobayasiella subtilissima* № 1, 3 – *K. subtilissima* № 2, 4 – *Navicula festiva*, 5 – *Nitzschia* sp. 1, 6 – *Hamaepinnularia mediocris*, 7 – *Frustulia saxonica* № 1, 8 – *F. saxonica* № 2, 9 – *Staurosira elliptica*, 10 – *Tabellaria flocculosa*, 11 – *Eunotia paludosa* № 1, 12 – *E. paludosa* № 2, 13 – *E. septentrionalis*, 14 – *Pinnularia rhombarea*, 15 – *Brachysira brebissonii*, 16 – *B. microcephala*.

Табл. 2. Отношение длины створки к ее ширине в исследованных популяциях пеннатных диатомовых и высоты загиба створки к ее диаметру в популяциях центрических диатомовых.

Таксоны	Лимиты	M±m	Cv, %
Отношение длины к ширине			
<i>Mayamaea arida</i>	1.9-2.5	2.2±0.02	4.8
<i>Kobayasiella subtilissima</i> № 1	6.6-9	7.5±0.1	7.7
<i>Kobayasiella subtilissima</i> № 2	5.6-7.4	6.6±0.29	8.2
<i>Navicula festiva</i>	2.4-4.3	3.3±0.07	10.3
<i>Nitzschia</i> sp. 1	5.8-15.2	9.6±0.58	32.3
<i>Hamaepinnularia mediocris</i>	3.6-6.5	5.6±0.15	11.7
<i>Frustulia saxonica</i> № 1	4.1-5	4.5±0.03	4.5
<i>Frustulia saxonica</i> № 2	3.8-5	4.4±0.05	7
<i>Staurosira elliptica</i>	1.2-2.6	1.9±0.04	13.6
<i>Tabellaria flocculosa</i>	2.1-5.6	3.5±0.23	31
<i>Eunotia septentrionalis</i>	1.9-4.4	3.2±0.1	15.6
<i>Eunotia paludosa</i> № 1	5.3-12.4	7.7±0.38	24.8
<i>Eunotia paludosa</i> № 2	2.1-8.8	5.6±0.38	29.8
<i>Pinnularia rhombarea</i>	4.6-6.1	5.5±0.08	6.8
<i>Brachysira brebissonii</i>	3.1-3.9	3.4±0.04	6.5
<i>Brachysira microcephala</i>	4.4-6	5±0.09	8.7
Отношение высоты к диаметру			
<i>Aulacoseira tenella</i>	0.2-0.32	0.3±0.003	9
<i>Aulacoseira subarctica</i>	0.3-0.7	0.4±0.02	17.8
<i>Aulacoseira rdeiscoensis</i> sp.nov.	0.3-0.8	0.5±0.02	23.7

У центрических (представители рода *Aulacoseira*) с возрастанием высоты происходит увеличение диаметра. У пеннатных диатомовых с возрастанием длины увеличивается ширина. Подобная закономерность ранее была показана и для других

представителей пеннатных диатомовых водорослей (Михайлов, 1982 Denys, Carter, 1989; Sawecka et al., 1996; Генкал и др., в печати).

Отношения длины створки к ее ширине в исследованных выборках пеннатных диатомовых водорослей варьирует. Виды различаются размахом этого признака и средним его значением. Наибольшие лимиты характерны для представителей из родов *Nitzschia*, *Tabellaria*, *Eunotia* с высокими значениями коэффициента вариации (табл. 2).

У центрических, как систематический признак, используется отношение высоты створки к диаметру (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Генкал, 1999; Усольцева, 2005) (табл. 2).

Виды близкие по своим размерным характеристикам объединяются в несколько совокупностей на графике с координатами длина/ширина и длина створки. Ранее нами была показана возможность перекрытия размерных характеристик мелкоклеточных видов рода *Navicula* s.l. (Генкал и др., 2005). В координатах высота/диаметр - диаметр створки изученные популяции *Aulacoseira* образуют отдельные совокупности, что позволяет рассматривать этот признак имеющим таксономическое значение. В жизненном цикле диатомовых водорослей длина продольной оси панциря уменьшается интенсивнее, чем поперечная ось (Geitler, 1932; Round et al., 1990). Это отражается на форме особи: мелкие экземпляры становятся короче и шире (Round, 1972), что было проиллюстрировано для более 150 видов *Cymbella* (Krammer, 2002). Наши данные укладываются в эту общую закономерность.

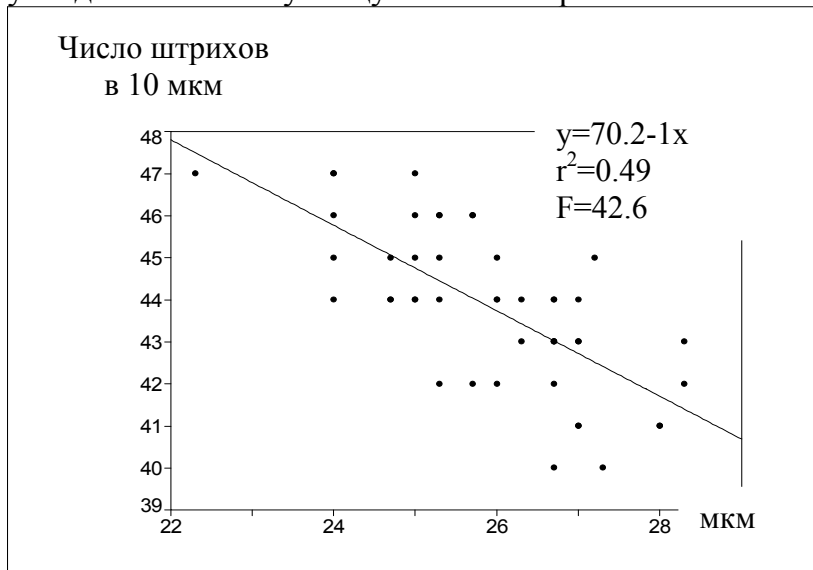


Рис. 12. Зависимость числа штрихов в 10 мкм от длины створки в исследованной популяции *Kobayasiella subtilissima* № 2.

Перфорированная структура панциря диатомей служит для сообщения протопласта клетки с внешней средой (Диатомовые..., 1974) и плотность ареол используется в качестве диагностических признаков: число штрихов в 10 мкм и ареол в 10 мкм штриха. С возрастанием длины створки у пеннатных диатомовых уменьшается число штрихов и, следовательно, ареол в 10 мкм, что отчетливо иллюстрируется на отдельных выборках (рис. 12). У центрических диатомовых водорослей из родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella* также с увеличением диаметра створки число штрихов в 10 мкм уменьшается (Генкал, 1983, 1984). Известно, что небольшие размеры особей дают им селективные преимущества, т.к. метаболическая активность у них значительно выше, чем у крупных организмов (Munk, Riley, 1952; Одум, 1975; Алеев, 1986; Шмидт-Ниельсен, 1987). Полученная связь между длиной створки и удельной плотностью перфораций (числом штрихов и ареол в 10 мкм) хорошо согласуется с этим положением – с увеличением длины створки объем клетки также увеличивается. Существует гипотеза, согласно которой характер структуры и расположение ее элементов на

створке, свойственное тем или иным видам, находится в прямой зависимости от физиологической активности клеток этих таксонов (Диатомовые..., 1974). Анализ литературных данных (Генкал, 1993) позволил конкретизировать гипотезу А.И. Прошкиной-Лавренко (Диатомовые..., 1974), согласно которой – уменьшение метаболической активности происходит при увеличении объема и сокращении перфорированности панциря (Генкал, 1993). Эта закономерность впервые установлена нами для пеннатных диатомовых.

Глава 8. Систематическая часть

В главе приведен список таксонов обнаруженных в изученных сфагновых болотах, их краткие диагнозы и данные по экологии и распространению. Виды иллюстрированы оригинальными микрофотографиями, полученными с использованием сканирующей, трансмиссионной электронной и световой микроскопии.

Выводы

1. В изученных сфагновых болотах выявлено 438 видов, в том числе в экосистемах Пензенской области – 291, в Полистово-Ловатском – 256. Описано три новых для науки вида, предложены таксономические комбинации для 3 видов и расширены диагнозы 3 таксонов. Впервые для флоры России обнаружено 30 видов диатомовых водорослей. Во всех болотах преобладают пеннатные водоросли над центрическими. Экосистемы различаются по составу и распределению доминирующих семейств. Ведущие роды в болотах – *Pinnularia*, *Eunotia*, *Navicula* s.str., *Aulacoseira*, *Fragilaria*.

2. В сфагновых болотах преобладают бентосные формы, индифферентные по отношению к галобности, алкалифилы, космополиты. В Полистово-Ловатском массиве выше доля планктонных, галофобных, ацидофильных, бореальных и арктоальпийских таксонов. В болотах Пензенской области преобладают индифферентные, алкалифильные, бореальные таксоны. Общий флористический фон формируют менее половины зафиксированных в сфагновых болотах видов. Часто встречаемые в пробах таксоны различаются своими экологическими предпочтениями.

3. Для распределения диатомовых водорослей в сфагновых массивах характерна горизонтальная гетерогенность. Наибольшее число видов встречается в центральной зоне сфагнутой сплавины, к обводненной периферии их количество уменьшается. Различия в видовом составе сообществ заметнее в крупных сфагновых массивах, таких как Полистово-Ловатский, чем в небольших болотах Приволжской возвышенности.

4. Сфагновые болота играют важную роль в формировании видового разнообразия диатомовых водорослей отдельных регионов. Особые условия среды позволяют существовать в болотах большому количеству таксонов, не зафиксированных в водоемах и водотоках. Недоучитывание каких-либо из этих экосистем, при изучении флор, ведет к занижению количества видов обитающих в отдельных регионах.

5. Флоры диатомовых водорослей сфагновых болот России и сопредельных государств включают большое разнообразие таксонов центрических и пеннатных диатомовых. На их формирование влияют географические факторы, обуславливающие тот или иной тип сфагновых болот, характерный для определенной зоны и соответствующий видовой состав сообществ.

6. Флора диатомовых водорослей сфагновых болот бореальной зоны складывается за счет гетерогенных по своим экологическим характеристикам таксонов. Количество видов типичных для сфагновых болот крайне невелико. Большую группу составляют

виды, предпочитающие олиготрофные условия, которые способны существовать в более южных регионах только в сфагновых болотах. Широко распространенные таксоны, предпочитающие мезотрофные и эвтрофные условия – преобладающая группа в сложении флоры. Экологические условия сфагновых болот позволяют существовать в них большому количеству редких таксонов, что свидетельствует о необходимости сохранения этих экосистем и дальнейшего их детального изучения.

7. Изменчивость основных таксономических признаков пеннатных диатомовых водорослей находится в тех же пределах, что и центрических и подчиняется тем же закономерностям. Размерные характеристики створок более вариабельны, чем элементы ультраструктуры. Изменчивость морфологических признаков видоспецифична. Диапазоны изменчивости основных структурных элементов панциря, их средних значений и коэффициентов вариации варьируют в широких пределах. С увеличением длины створки происходит сокращение перфорированности панциря пеннатных, закономерность, которая ранее была показана для центрических диатомовых водорослей.

Список основных публикаций по теме диссертации

1. Куликовский М.С. К вопросу о флоре и экологии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) Пензенской области // Агрономическая наука в начале XXI века. Мат-лы конф. молодых ученых. Пенза. 2001. С. 224-225.

2. Генкал С.И., Куликовский М.С. Новые и интересные виды *Navicula* (*Bacillariophyta*) из реки Ночка (Пензенская область) // Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей. Тезисы VIII школы диатомологов России и стран СНГ. Борок. 2002. С. 7-8.

3. Куликовский М.С., Чистякова А.А. Видовой состав и экологическая характеристика флоры диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) некоторых водоемов Пензенской области // Вестн. Молодых ученых ПГПУ. Ч. I. Пенза. 2002. С. 88-95.

4. Генкал С.И., Куликовский М.С. *Asterionella ralfsii* (*Bacillariophyta*): морфология, экология и распространение // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 100-103.

5. Чистякова А.А., Куликовский М.С. Растительность сфагновых болот Пензенской области и ее антропогенная динамика // Проблемы охраны природных ландшафтов и биоразнообразия России и сопредельных стран. Сборник междунар. конф. Пенза. 2004. С. 131-134.

6. Куликовский М.С. Особенности флоры диатомовых водорослей литорали некоторых водохранилищ и прудов бассейна верхнего течения реки Суры // Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ. Мат-лы междунар. конф. Казань. 2004. С. 60-61.

7. Куликовский М.С., Ларин С.В. Материалы к флоре диатомовых водорослей водоемов верхнего течения реки Мокша (Пензенская область) // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей. Тезисы IX школы диатомологов России и стран СНГ. Борок. 2005. С. 43-44.

8. Генкал С.И., Куликовский М.С. Центрические диатомовые водоросли в сфагновых болотах лесостепной зоны // Актуальные проблемы современной альгологии. Мат-лы III междунар. конф. Харьков. 2005. С. 193.

9. Генкал С.И., Куликовский М.С., Стенина А.С. Изменчивость основных структурных элементов створки некоторых видов рода *Navicula* (*Bacillariophyta*) // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей. Тезисы IX школы диатомологов России и стран СНГ. Борок. 2005. С. 10.

10. Генкал С.И., **Куликовский М.С.** Популяционная изменчивость диатомовых водорослей // Популяции в пространстве и времени. Мат-лы VIII Всеросс. Популяционного семинара. 2005. Н.Новгород. С. 62.

11. Генкал С.И., **Куликовский М.С.** Виды рода *Navicula* Borg (*Bacillariophyta*) из различных водоемов северо-востока Пензенской области (Россия) // **Альгология**. 2005. Т. 15. № 4. С. 437-450.

12. Генкал С.И., **Куликовский М.С.** Новые для флоры России и интересные виды рода *Navicula* (*Bacillariophyta*) // **Биология внутренних вод**. 2005. № 2. С. 3-6.

13. **Куликовский М.С.** Сравнительный анализ флор диатомовых водорослей разнотипных биотопов Пензенской области // Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения. Сб. статей молодых ученых. Оренбург. 2006. С. 44-63.

14. **Куликовский М.С.** Морфология и распространение некоторых видов родов *Mayamaea* и *Fistulifera* (*Bacillariophyta*) в водоемах России и Монголии // Актуальные проблемы ботаники, экологии и биотехнологии. Мат-лы междунар. конф. Киев. 2006. С. 8-9.

15. Генкал С.И., **Куликовский М.С.** Центрические диатомовые водоросли в сфагновых болотах запада Приволжской возвышенности (Пензенская область) // **Ботан. журн.** 2006. Т. 91. № 10. С. 1485-1499.

16. **Куликовский М.С.** Особенности демутиации флор диатомовых водорослей при трансформации сфагновых болот в озера (Приволжская возвышенность) // IX съезд Гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов. Т. I. Тольятти. 2006. С. 254.

17. Генкал С.И., **Куликовский М.С.** К морфологии и систематике *Aulacoseira subborealis* (Nygaard) Denys, Muylaert et Krammer (*Bacillariophyta*) // Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее. Мат-лы I Всеросс. Конф. Уфа. 2006. С. 30-31.

18. **Kulikowskiy M.S.** On distribution and morphology of some species of genera *Mayamaea* and *Fistulifera* (*Bacillariophyta*) // **Int. J. Algae**. 2006. Vol. 8. N 4. P. 325-340.