

УДК 577.4

РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ В ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ МЫСА МАМОНТОВ КЛЫК (ЯКУТИЯ)

© 2009 г. А. А. Бобров*, Ш. Мюллер**, Н. А. Чижикова***, Л. Ширрмейстер**,
А. А. Андреев**

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, факультет почвоведения,
119992 Москва, Ленинские горы

**Институт полярных и морских исследований им. А. Вегенера,
Телеграфенберг А43, 14473 Потсдам, Германия

***Казанский государственный университет им. В.И. Ульянова-Ленина,
420008 Казань, ул. Кремлевская, 17

E-mail: anatoly-bobrov@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.06.2008 г.

Приведены результаты ризоподного анализа многолетнемерзлых отложений, сформировавшихся в криолитозоне северо-востока Сибири. Исследованы сообщества раковинных амёб (Rhizopoda: Testaceafilesea, Testacealobosea) позднеплейстоценовых, голоценовых и современных местообитаний мыса Мамонтов Клык (побережье моря Лаптевых вблизи дельты р. Лена). Рассмотрена структура сообществ палеоценозов, проведена оценка разнообразия населения ризопод в отложениях разного генезиса – флювиальных, аллювиальных, ледового комплекса, аласных и ложковых.

Раковинные амёбы населяют практически все водные и наземные местообитания, предпочитая болота и подстилки грубогумусных почв. В каждом биотопе формируются сообщества, характерные для определенных экологических условий. Экологические преферендумы видов и хорошая сохранность раковин, особенно в олиготрофных условиях, определяют их важное значение в палеоэкологических исследованиях (Warner, Charman, 1994; Charman *et al.*, 2007). Видовой состав палеоценоза раковинных амёб и его структура позволяют проводить реконструкцию экологических условий формирования отложений. Особое значение при этом приобретают экологические группы ризопод и индикаторные виды. В России ризоподный анализ пока не получил широкого развития и находится на начальном этапе накопления информации о палеосообществах тестацій позднечетвертичных отложений (Бобров, 2003). Несмотря на длительную историю изучения современной и позднечетвертичной флоры и фауны Восточно-Сибирской Арктики, данные о населении простейших этого региона скудны; особенности их экологии, палеоэкологии и географического распространения практически не изучены.

При интерпретации результатов ризоподного анализа использована традиционная геохронологическая схема с выделением в верхнем плейстоцене теплого каргинского и холодного сартанского периодов. В последние годы появляются работы, ставящие под сомнение господство теплого климата в Сибири 50–25 тыс. лет назад (Астахов, 2006).

Для уточнения представлений о климате верхнего плейстоцена результаты микропалеонтологических исследований представляют несомненный интерес, так как дают дополнительную информацию об экологических условиях формирования отложений, а, следовательно, и о климатических особенностях того или иного периода.

Цель настоящего исследования – анализ разнообразия раковинных амёб в отложениях позднеплейстоценового и голоценового возраста м. Мамонтов Клык (северо-восточная Якутия) и реконструкция условий их обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мыс Мамонтов Клык (73°60'–73°63' с.ш. 116°88'–117°18' в.д.) находится на побережье моря Лаптевых между заливами Анабар и Оленек, примерно в 30 км севернее хребта Прончищева. Район исследований располагается в зоне субарктической тундры. Современный климат характеризуется долгой зимой (8 мес.) с январскими температурами 32–34°C и коротким холодным летом с июльской температурой около 9°C. Осадки составляют от 200 до 300 мм в год. Преобладающие почвы – тундровые глеевые и болотно-глеевые со слоем вечной мерзлоты на глубине 30–40 см (Добровольский, Урусевская, 2004). Доминирует мохово-кустарничковая тундра с разреженной травяной растительностью.

Пробы были отобраны в 2003 г. на м. Мамонтов Клык из различных по генезису отложений: флю-

виальных, аллювиальных, ледового комплекса, аласа (термокарстовая депрессия) и ложковых (термоэрозионных понижений).

Пробы в виде водной суспензии пропускались через сито с ячейками 0.5 мм и центрифугировались. Препарат просматривался полностью на световом биологическом микроскопе при увеличениях $\times 200$ и $\times 400$. Среднее количество просмотренных препаратов на одну пробу – 5. В зависимости от плотности раковинных амеб в образце число идентифицированных раковин составило от 1 до 350 экз. Ординацию проб по видовому составу раковинных амеб проводили методом главных координат (Legendre P., Legendre L., 1998).

ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДОВАННЫХ ПРОБ

Флювиальная фация (А) представлена отложениями временных водных потоков и сформировалась ранее 44 тыс. лет назад. Фацию отличает низкое содержание органического углерода (в среднем 0.2%) и самые низкие отношения C/N (в пределах 0.7–2.5).

Аллювиальная или речная фация (В) относится к пойменной стадии, возраст отложений варьирует от 43 620 + 170/–1400 до 31 250 + 1080/–950 лет назад, целиком относясь к каргинскому интерстадиалу. Пробы отличаются значительными колебаниями содержания органического вещества (от 0.2 до 15.3%) и высокие значения C/N (до 24.9). Периоды формирования почвы с устойчивыми поверхностными условиями прерывались короткими периодами усиления процессов седиментации.

Отложения ледового комплекса (С) захватывают период окончания каргинского интерстадиала и сартан. Содержание органического углерода в пробах изменялось в пределах 1.6–4.9%, а отношение C/N от 7.2 до 16.1. Снижение отношения C/N по сравнению с разрезом В (аллювиальная серия) указывает на усиление сухости и аэробности условий, сопровождавшееся активизацией процессов минерализации органического вещества.

Отложения голоцена (D₂) сформировались на поверхности сартанского ледового комплекса в относительно теплой и влажной климатической обстановке.

Отложения аласного комплекса (D₃) расположены в 8 км от основного разреза (ледового комплекса). Время их формирования относится к границе позднего плейстоцена и голоцена. Их обычно отличает большой разброс в содержании органического углерода из-за смены озерных и болотных фациальных условий во время их формирования (Холодов и др., 2006).

Ложковые отложения (D₁) – термоэрозионные долинные отложения голоценового возраста. Пробы представляют собой почвы разнообразно-

го гранулометрического состава с включениями торфа и песок с растительными остатками. Они характеризуются околонейтральной и слабощелочной реакцией водной вытяжки и значительной амплитудой содержания органического углерода.

К позднему плейстоцену относятся 40 исследованных проб, из них 18 к каргинскому интерстадиалу, 22 к сартану. Отложения голоценового периода включают 12 проб, современные поверхностные образцы – 15.

Поверхностные пробы были отобраны в непосредственной близости от ледового комплекса с глубины 0–5 см с учетом разнообразия местообитаний (полигоны, песчаные обнажения, едомы, олиготрофные болота, термокарстовые понижения).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Из 67 проб позднеплейстоценового и голоценового возраста, относящихся по данным радиоуглеродного анализа к последним 44 тыс. лет, раковинные амебы были обнаружены в 39 образцах. Палеосообщества раковинных амеб были представлены 77 видами и внутривидовыми таксонами. Из 15 поверхностных образцов тестации были найдены в 8 пробах, их население насчитывало 39 видов и внутривидовых форм. В песчаных обнажениях простейшие не были найдены. Общее количество таксонов в образцах позднечетвертичного возраста и в современных поверхностных пробах составило 95 видов, сортов и форм (табл. 1). Определение проводилось до уровня внутривидовых таксонов и морфологических форм.

В позднеплейстоценовых образцах видовое разнообразие составило 68 таксонов, в голоценовых – 42, в современных пробах – 39. Число видов в пробах позднеплейстоценового периода было выше, чем в голоценовых почти на 30%. Разнообразие раковинных амеб в пробах каргинского периода более чем в 2 раза выше по сравнению с сартаном (табл. 2). Для палеоэкологического анализа раковинные амебы, в соответствии с их экологическими предпочтениями, были разделены на 4 основные группы: гидро-гигрофильные, сфагнобионтные, почвенные и эврибионтные, кальцефильные. Состав сфагнобионтных и гидро-гигрофильных видов в каргинское время был существенно разнообразнее по сравнению с сартаном, и в целом в палеосообществах эти группы были представлены более широко по сравнению с современными пробами (табл. 2).

Число таксонов раковинных амеб в пробах позднеплейстоценового и голоценового возраста изменялось в пределах от 1 до 32 видов и внутривидовых форм. Самое высокое видовое разнообразие отмечено в каргинских пробах. Из 20 проб с видовым составом 15 и более таксонов 10 проб относились к каргину, 5 – к сартану и 5 – к голоцену.

Таблица 1. Список раковинных амёб в позднеплейстоценовых и голоценовых отложениях м. Мамонтов Клык

Вид	Встречаемость, %			Экология
	поздний плейстоцен	голоцен	поверхностные пробы	
<i>Arcella arenaria</i> v. <i>compressa</i> Chardez	10.3	18.2	0.97	M
<i>A. artocrea</i> Leidy		9.1	0.19	Sh
<i>A. c. f. crenulata</i> Deflandre	3.4			ShM
<i>A. discoides</i> v. <i>scutelliformis</i> Playfair	6.9			W
<i>A. rotunda</i> v. <i>aplanata</i> Deflandre			0.39	ShM
<i>A. sp.</i>	3.4			
<i>Bullinularia gracilis</i> Thomas	3.4			MS
<i>B. indica</i> Penard		0.6		MS
<i>Trigonopyxis arcula</i> (Leidy) Penard	10.3			MS
<i>T. minuta</i> Schönborn, Peschke	3.4			S
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg) Stein	3.4			W
<i>C. aculeata</i> f. A	3.4			W
<i>C. aerophila</i> Deflandre	86.2	63.6	5.41	M
<i>C. aerophila</i> v. <i>minuta</i> Chardez	86.2	72.7	0.58	WMS
<i>C. aerophila</i> v. <i>sphagnicola</i> Deflandre	41.4	45.5		ShM
<i>C. cassis</i> (Wallich) Deflandre	3.4	27.3	0.19	ShMS
<i>C. constricta</i> (Ehrenberg) Penard	51.7	18.2	6.76	WS
<i>C. constricta</i> v. <i>minima</i> Decloitre	79.3	63.6	12.16	W
<i>C. discoides</i> (Penard) Deflandre	3.4			W
<i>C. gibba</i> Deflandre	3.4			ShM
<i>C. orbicularis</i> Deflandre	20.7	18.2	0.19	WShM
<i>C. plagiostoma</i> Bonnet, Thomas	86.2	45.5	0.39	S
<i>C. plagiostoma</i> f. A (major)	37.9		0.58	S
<i>C. plagiostoma</i> f. B (minor)	48.3	54.5	3.86	S
<i>C. plagiostoma</i> Bonnet-Thomas v. <i>oblonga</i> Chardez		9.1		S
<i>C. plagiostoma</i> v. <i>terricola</i> Bonnet, Thomas	3.4	54.5		S
<i>C. platystoma</i> (Penard) Deflandre	6.9	27.3	0.19	WMS
<i>C. sylvatica</i> (Deflandre) Thomas	86.2	72.7	4.05	WShM
<i>C. sylvatica</i> v. <i>globulosa</i> Bonnet	3.4			S
<i>C. sylvatica</i> v. <i>microstoma</i> Bonnet	37.9	9.1		S
<i>C. sylvatica</i> v. <i>minor</i> Bonnet, Thomas	86.2	63.6	0.39	ShS
<i>C. sp. 1</i>	3.4			
<i>C. sp. 2</i>		9.1		
<i>Cyclopyxis arcelloides</i> Penard	3.4			WShM
<i>C. eurystoma</i> Deflandre	44.8	36.4	1.16	WSh
<i>C. eurystoma</i> v. <i>parvula</i> Bonnet, Thomas	72.4	81.8	11.39	S
<i>C. kahli</i> Deflandre	67.2	18.2		WShS
<i>C. kahli</i> Deflandre f. A (minor)	6.9			WShS
<i>C. sp.</i>	6.9			
<i>Plagiopyxis bathystoma</i> Bonnet	10.3			S
<i>P. callida</i> Penard	20.7	9.1		WShMS
<i>P. declivis</i> Thomas	3.4			ShS
<i>P. minuta</i> Bonnet	3.4		0.39	MS
<i>P. penardi</i> Thomas	31	36.4		WS
<i>Heleopera petricola</i> Leidy	20.7			WSh
<i>H. petricola</i> v. <i>amethystea</i> Penard	6.9			WSh
<i>H. petricola</i> v. <i>humicola</i> Bonnet et Thomas	3.4			S
<i>H. sphagni</i> Leidy	3.4			WM
<i>Nebela bigibbosa</i> Penard			0.19	WShM
<i>N. collaris</i> (Ehrenberg) Leidy	3.4	18.2		ShM

Таблица 1. Окончание

Вид	Встречаемость, %			Экология
	поздний плейстоцен	голоцен	поверхностные пробы	
<i>N. lageniformis</i> Penard	3.4		0.39	ShM
<i>N. parvula</i> Cash	6.9			ShM
<i>N. penardiana</i> Deflandre		9.1		W
<i>N. tincta</i> (Leidy) Awerintzew	3.4	9.1	9.85	ShM
<i>N. tincta</i> f. <i>stenostoma</i> Jung			0.58	ShMS
<i>N. sp.</i>	6.9			
<i>Argynnia</i> c.f. <i>teres</i> Jung	31	18.2		WSh
<i>Argynnia</i> sp. f. A (<i>minor</i>)	3.4			WSh
<i>Schoenbornia humicola</i> (Schönborn) Decloitre			5.02	S
<i>Sch. viscicula</i> Schönborn			0.39	S
<i>Diffflugia bryophila</i> (Penard) Jung	3.4			ShM
<i>D. cratera</i> Leidy	3.4	18.2		W
<i>D. difficilis</i> Thomas		18.2		W
<i>D. globulus</i> Walich	37.9	36.4	1.93	WSh
<i>D. lucida</i> Penard	20.7	9.1		WSh
<i>D. mammilaris</i> Penard	6.9			W
<i>D. microstoma</i> (Thomas)	3.4			W
<i>D. minuta</i> Rampi	10.3	9.1		Sh
<i>D. oblonga</i> Ehrenberg		9.1		W
<i>D. oblonga</i> v. <i>longicollis</i> Gassowsky		9.1		W
<i>D. penardi</i> Hopkinson	6.9	9.1		W
<i>D. pristis</i> Penard	6.9			W
<i>D. c.f. pyriformis</i> Perty	3.4			W
<i>D. sp. 1</i>	3.4			W
<i>D. sp. 2</i>	3.4			W
<i>Phryganella acropodia</i> (Hert. et Less.) Hopkinson	55.2	27.3	0.97	WMS
<i>Ph. acropodia</i> c.f. v. <i>australica</i> Playfair	13.8	45.5		W
<i>Ph. hemisphaerica</i> Penard		9.1		WShM
<i>Paraquadrulla irregularis</i> Archer	3.4			ShM
<i>Assulina muscorum</i> Greef			2.9	M
<i>Valkanovia delicatula</i> (Valkanov)			0.39	ShM
<i>Euglypha ciliata</i> (Ehrenberg) Wailes			0.19	WShM
<i>E. ciliata</i> f. <i>glabra</i> Wailes			9.46	WShMS
<i>E. cuspidata</i> Bonnet			0.39	S
<i>E. dolioliformis</i> Bonnet			0.19	MS
<i>E. laevis</i> (Ehrenberg) Perty			5.41	WShMS
<i>E. strigosa</i> f. <i>glabra</i> Wailes			2.32	ShMS
<i>Corythion dubium</i> Taranek			0.77	WShM
<i>Trinema enchelys</i> (Ehrenberg) Leidy			0.58	WShM
<i>T. lineare</i> (Ehrenberg) Leidy			6.56	WShMS
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez			1.93	MS
<i>Pseudodiffflugia</i> c.f. <i>gracilis</i> Schlumberger	3.4	27.3		W
<i>P. gracilis</i> v. <i>terricola</i> Bonnet et Thomas	6.9	9.1		S
Testacea sp. 1	10.3	9.1		
Testacea sp. 2			0.19	
Число видов	68	42	39	

Примечание. Экологическая характеристика дана по Шардэ (Chardez, 1965): водные (W), сфагновые (Sh), моховые (M), почвенные и эврибионтные виды (S).

Таблица 2. Число таксонов раковинных амеб в разных генетических отложениях позднего плейстоцена и голоцена

Экологическая группа раковинных амеб	Тип отложений					Период формирования отложений				
	флювиальные	аллювиальные	ледовый комплекс	алас	ложок	каргин	сартан	поздний плейстоцен (каргин, сартан)	голоцен	современные
Гидро-гигрофильные	4	12	3	7	6	12	9	15	7	2
Сфагнобионтные	6	16	14	5	9	25	9	25	12	15
Почвенные и эврибионтные	5	17	23	13	14	15	17	27	18	20
Кальцефильные	2	4	4	2	4	6	4	6	5	3
Всего таксонов	17	49	41	27	26	58	26	68	42	39

Такое видовое разнообразие дает основания говорить о полночленности палеоценозов раковинных амеб. Оно обусловлено благоприятными экологическими условиями формирования тестаценозов. Условия их консервации в отложениях были также благоприятны, отложения не были затронуты вторичными циклами активизации микробиологической и биохимической активности, а депонирование палеоценозов проходило с высокой скоростью.

Флювиальные отложения. В единственной пробе флювиальных отложений найдены 17 видов и вариантов тестаценозов, в составе которых отмечены гидрофильные виды из рода *Diffugia*, сфагнобионты из родов *Heleopera* и *Argynnia*, а также два экземпляра водного вида *Arcella discooides* v. *scutelliformis*. Зафиксированы первые позднеплейстоценовые находки сфагново-мохового вида *Paraquadrula irregularis* и почвенно-мохового *Bullinularia gracilis*.

Аллювиальные отложения. Пробы представлены в основном заболоченными почвами и почвами с включениями торфа возрастом от 44 до 40 тыс. лет. В 11 пробах найдено 45 таксонов тестаценозов. Это наиболее богатые по видовому составу раковинных амеб отложения (роды *Arcella*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Heleopera*, *Nebela*, *Argynnia*, *Diffugia*, *Phryganella*, *Pseudodiffugia*). Заболочивание периодически сменялось более автоморфными стадиями, приводящими к формированию органоминеральных почв. В почвенных пробах найдено 12 видов и внутривидовых таксонов из почвенно-эврибионтной группы (*Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Plagiopyxis*, *Phryganella*). Часть видов в ней представлена мелкими размерными группами: *minor*, *minuta*, *minima*. В пробах, в которых такие группы преобладают, нередко видовое разнообразие снижается в несколько раз. В них отсутствуют гидрофильные виды, доминируют эврибионтные и поч-

венные. Появляются представители почвенной группы раковинных амеб из рода *Plagiopyxis*. Нейтральная и слабощелочная реакция почв отмечается находками кальцефильных видов *Centropyxis plagiostoma* и *Cyclopyxis kahli*. Аллювиальные отложения отличает как значительное видовое богатство тестаценозов, так и хорошая сохранность раковинок. В верхней части отложений в пробе с включениями торфа найдено 32 вида и варианта раковинных амеб. Здесь отмечено максимальное видовое разнообразие раковинных амеб по сравнению с пробами других типов отложений м. Мамонтов Клык и изученных ранее позднеплейстоценовых, голоценовых и поверхностных проб п-ова Быковский (Бобров и др., 2003). Видовое разнообразие в этой пробе расширяется в основном за счет значительного числа гидробионтов из рода *Diffugia* (10 видов) и сфагнобионтов из родов *Heleopera*, *Nebela* и *Argynnia*. Климатические условия можно охарактеризовать как теплые и влажные.

Отложения ледового комплекса. Отложения ледового комплекса охватывают два периода верхнего плейстоцена – каргин и сартан. Нижняя каргинская часть ледового комплекса возрастом 43 тыс. лет по доминированию почвенно-эврибионтной группы тестаценозов относится к почвенной стадии формирования отложений. Население раковинных амеб состоит из видов, относящихся к родам *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Phryganella*, большая часть которых представлена мелкими размерными группами *minor*, *minuta*, *minima*. Но к концу каргина почвенная стадия сменилась болотной. В пробе возрастом 27 220 + 310/– 300 лет найдено 19 видов и вариантов ризопод. К почвенно-эврибионтным видам добавляются гидрофильные виды из рода *Diffugia* – *D. globulus* и *D. s. f. prisits*, а также единичная находка сфагнобионта *Argynnia s. f. teres*. Усиление степени гидроморфизма проходило на фоне мезо-олиготрофных условий, судя по увеличе-

нию численности кальцефильного *C. plagiosoma*, представленного почти всеми морфологическими формами.

В сартане население большей части проб ледового комплекса состоит из почвенно-эврибионтных видов. Начало сартана (проба возрастом $24600 \pm 170/ - 160$ лет) отмечено сообществом из 19 видов и внутривидовых форм ризопод. Особенность их видового состава заключается в присутствии сфагнобионтных *Trigonorhynchus arcuata* и *T. minuta*, обычно населяющих грубогумусные подстилки лесных почв, и трех почвенных видов из рода *Plagiopyxus* – *P. callida*, *P. minuta*, *P. penardi*.

В минимум сартанского похолодания происходит ухудшение условий. Так в пробе возрастом 18920 ± 70 лет отмечено всего 9 видов и вариантов из родов *Centropyxus*, *Cyclopyxis*, представленных в основном формами *minor*, *minuta*, *minima*, *microstoma*. Это предположительно указывает на неблагоприятные климатические условия, при которых происходит уменьшение размеров раковин, например на снижение температуры (Smith, 1988) или наступление более сухих условий (Бобров, 2005). Об этом же говорит наличие в группе доминантных видов варианта *Cyclopyxis eurystoma* v. *parvula*, отличающегося от типуса меньшими размерами. Лишь в одной пробе было отмечено усиление гидроморфизма. Здесь в доминантную группу наряду с почвенно-эврибионтными представителями родов *Centropyxus*, *Cyclopyxis*, *Phryganella*, вошли гидро-гигрофильные виды рода *Diffflugia*: *D. globulus* и *D. lucida*, и водно-сфагнобионтный *A. c. f. teres*.

Начало голоцена отмечено влажными и теплыми условиями. В пробе возрастом 9480 ± 40 лет найдено 17 видов и вариантов раковинных амеб. Население тестаций типичное для мезо-олиготрофных болот с видами-индикаторами активного процесса заболачивания: *Arcella arenaria* v. *compressa*, *Argygnia* sp., *Phryganella hemisphaerica*. По данным споро-пыльцевого анализа формирование лесотундровых экосистем началось примерно 9.3 тыс. лет назад и сопровождалось потеплением, причем климат в Палеарктике в тот период был теплее современного (Andreev et al., 2002, 2004; Неронов, 2006).

Почвенные и эврибионтные виды в пробах, относящихся к средней части голоцена, характерны для автоморфных почвенных условий. В пробе конца голоцена (2785 ± 30 лет назад) появление гигрофильного *Centropyxus cassis* и сфагнобионта *Heleopera sphagni* указывает на усиление гидроморфных условий.

Отложения термокарстового озера (аласные отложения). Население отложений аласа состоит в основном из водных видов и сфагнобионтов. Судя по доминированию *D. globulus* (25%), отложения сформировались в условиях влажного болота.

Близкий состав экологических групп отмечен и в других аласных пробах. Так в одной из проб найдено 20 видов и вариантов ризопод, характерных для переувлажненных мезо-олиготрофных болот. Присутствие в пробе почвенного вида *P. penardi* и ксерофильного мохово-почвенного *Bullinularia indica*, объясняется, по-видимому, пульсирующим сезонным водным режимом, чередованием стадий обводнения и обсушения.

Отложения термоэрозионного понижения (ложковые). Как и в аласных отложениях здесь доминируют виды из водно-сфагнобионтной группы – *Centropyxus platystoma*, *Cyclopyxis arcelloides* и *Pseudodiffflugia gracilis*. Активные процессы заболачивания ложковых отложений голоценового возраста способствовали высокой плотности и значительному видовому разнообразию раковинных амеб. В одной из проб было найдено 22 вида и внутривидовых таксона с группой водных видов из рода *Diffflugia* (*D. globulus*, *D. minuta*, *D. oblonga*, *D. sp.*) и сфагнобионтным *Nebela collaris*, что свидетельствует о продолжающейся болотной стадии с повышенным увлажнением. В пробе возрастом около 1.5–2 тыс. лет отмечена самая поздняя находка в позднечетвертичных отложениях сфагнобионтного *Argygnia* sp.

Современные поверхностные пробы. В пробе поверхностного горизонта едомы преобладали эврибионтные и почвенные виды. Единичные находки гидро- и гигрофильных видов (*Arcella artocrea*, *A. arenaria* v. *compressa*, *C. cassis*) могут быть объяснены временным сезонным переувлажнением местообитания. Как уже отмечалось, сочетание почвенных, эврибионтных и влаголюбивых видов в пробах характерно для тундровых местообитаний (Бобров и др., 2003). По-видимому, этот феномен обусловлен своеобразием сезонных изменений гидрологического режима, а также водоупором вечной мерзлоты. Население центральной части полигона составляют влаголюбивые виды из родов *Diffflugia* и *Arcella*. Подстилка тундровой глеевой почвы характеризуется как влажное местообитание с гидрофильными и сфагнобионтными видами (*D. difficilis*, *Nebela biggibosa*, *N. lageniformis*, *N. tinctoria*). Поверхностные образцы из термокарстовой ложбины и аласа бедны тестациями (единичные находки эврибионтных видов из родов *Centropyxus* и *Cyclopyxis*). Население олиготрофного болота отличают находки гидрофильного *D. globulus* и гигрофильного *C. platystoma*.

В целом, видовое разнообразие в аллювиальных и флювиальных пробах, относящихся к каргинскому периоду, значительно выше по сравнению с современными пробами и, особенно, с отложениями сартана.

Ординация проб и видов. Математическая обработка данных протозоологического исследования позднечетвертичных и поверхностных проб

м. Мамонтов Клык заключалась: в анализе значимости различий между выделенными экологическими группами раковинных амеб с тем, чтобы оценить корректность проведенного разделения видов на группы; ординации в экологическом пространстве исследованных проб для анализа их различий по составу населения тестаций. В последнем случае была проведена предварительная экспертная оценка состава экологических групп, и индикаторным видам в зависимости от ширины их экологической ниши были приданы различные веса. Чем уже экологическая ниша вида, тем больший вес был ему придан. Из анализа были исключены виды, которые были встречены только один раз. Для оценки разделения групп в экологическом пространстве исходной размерности и на ординационной плоскости был проведен тест ANOSIM. Для анализа главных координат и неметрического шкалирования использована метрика Bray–Curtis (Legendre P., Legendre L., 1998).

По результатам статистической обработки виды на ординационной плоскости были разделены на три основные группы (рис. 1) – гидро-гидрофилы, почвенные и сфагнобионты. Наибольший разброс видов характерен для сфагнобионтных видов. Этот факт отражает континуальность условий обитания и ширину экологической ниши в отношении гидрологического режима. Компактность группы почвенных видов объясняется тем, что диапазон изменения рН местообитаний был очень узок, они околонейтральны. В местообитаниях, населенных водными и болотными видами, изменение рН происходило в более широком диапазоне, особенно в болотах: от кислых условий в олиготрофных болотах до слабокислых и околонейтральных в мезотрофных. Разделение видов проводилось по двум параметрам: присутствию видов в пробах и их обилию. Наиболее чувствительным и информативным методом обчета данных оказалось присутствие видов в пробах (табл. 3). Значения статистики в первой колонке характеризуют разделение групп видов в пространстве исходной размерности. Результаты статистического анализа находятся в интервале от -1 до +1. Близость значений коэффициента к +1 говорит о пол-

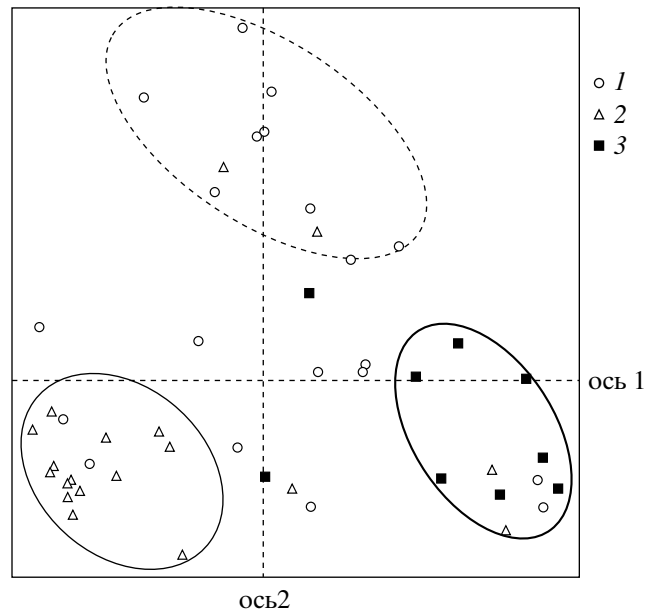


Рис. 1. Ординация видов раковинных амеб в пробах м. Мамонтов Клык методом главных координат (“присутствие видов”). 1 – сфагнобионты, 2 – почвенные, 3 – гидро-гидрофильные.

ном разделении групп; 0 – группы смешаны (не разделяются); -1 – одна из групп очень дисперсная (виды этой группы встречаются во многих пробах в любых условиях). Как видно из табл. 3, экологические группы достоверно различаются при использовании показателя “присутствие видов” в пробах. С высоким уровнем достоверности (при 99.9%-ном уровне доверия) разделяются сфагнобионтные–почвенные и почвенные–гидрофильные виды. Одним из основных факторов, обуславливающих своеобразие видового состава сообществ раковинных амеб, является влажность местообитаний.

Анализ экологии индикаторных видов в составе проб показал, что распределение проб вдоль оси 1 объясняется градиентом влажности местообитаний (рис. 2). Распределение проб по оси 2 соответствует видовому разнообразию раковинных амеб в

Таблица 3. Оценка разделения экологических групп видов с использованием теста ANOSIM

Сравниваемые экологические группы видов	Пространство исходной размерности		Плоскость двух первых ординационных осей	
	обилие видов	присутствие видов	обилие видов	присутствие видов
Сфагнобионты и почвенные	0.112**	0.118**	0.233**	0.261***
Сфагнобионты и гидрофильные	0.051	0.043	-0.005	0.148*
Почвенные и гидрофильные	0.382**	0.503***	0.226**	0.517***

* Коэффициент значим при 95%-ном уровне доверия.
 ** Коэффициент значим при 99%-ном уровне доверия.
 *** Коэффициент значим при 99.9%-ном уровне доверия.

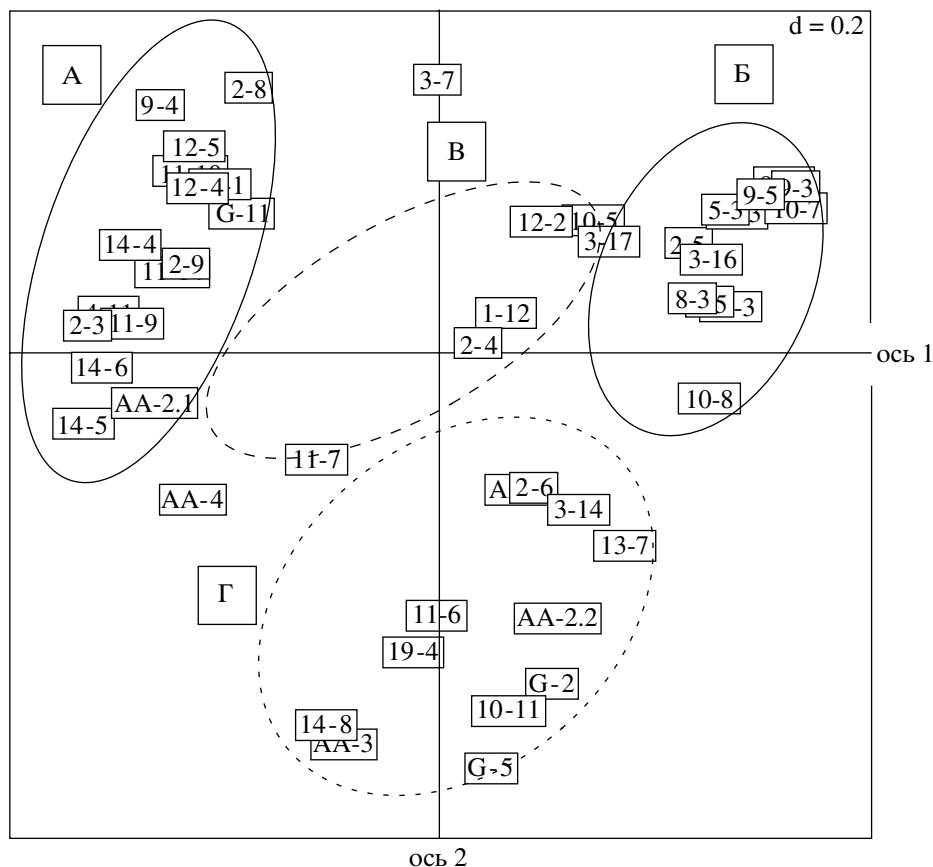


Рис. 2. Анализ главных координат для позднечетвертичных проб. Группировка местообитаний по режиму влажности: А – влажные, Б – сухие, В – переходные. Г – пробы с низким видовым разнообразием.

пробах. Чем больше индикаторных видов в пробах, тем точнее идет разделение их на группы по экологическим предпочтениям. Поэтому в верхней части оси 2 мы наблюдаем две четкие группы – влажных (А) и сухих (Б) местообитаний с переходной (В) группой по градиенту влажности, как отражение континуальности среды. Группа А представлена влажными местообитаниями в основном каргинского времени, частью голоценовых проб (аласные и ложковые отложения) и современной пробой из центральной обводненной части полигона. Индикаторные виды в пробах группы А относятся в основном к роду *Diffugia*. В группу Б сухих местообитаний вошли пробы, относящиеся в большинстве к сартану и частично к голоцену. Индикаторные виды в пробах относятся к родам *Centropyxis* и *Trigonopyxis*. Группа В состоит из проб, переходных по градиенту увлажнения. Группа Г (местообитания с низким видовым разнообразием ризопод от 1 до 3 видов) включает в себя пробы с редкими находками раковинных амеб из всех трех периодов – позднего плейстоцена, в основном сартанского времени, голоцена и современных местообитаний.

Основной вывод, который следует из статистической обработки результатов ризоподного анализа, следующий: в позднем плейстоцене и голоцене по условиям увлажнения существовали все типы местообитаний, но их соотношение было различным. Так группа сухих позднеплейстоценовых местообитаний состоит в основном из сартанских проб (рис. 2). А позднеплейстоценовые пробы каргинского интерстадиала широко представлены в группе влажных местообитаний. Из голоценовых проб большая часть вошла в группу с влажными условиями. Современные пробы по сравнению с позднечетвертичными оказались более бедными по видовому составу. Возможно, этот факт может отражать бедность разнообразия современных местообитаний по сравнению с голоценом и, особенно, с поздним плейстоценом.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Население раковинных амеб позднечетвертичных отложений имеет ряд сходных особенностей. В первую очередь это относится к составу доминантных видов, которые в пробах позднего плейстоцена и голоцена близки (табл. 1, рис. 3). Наибо-

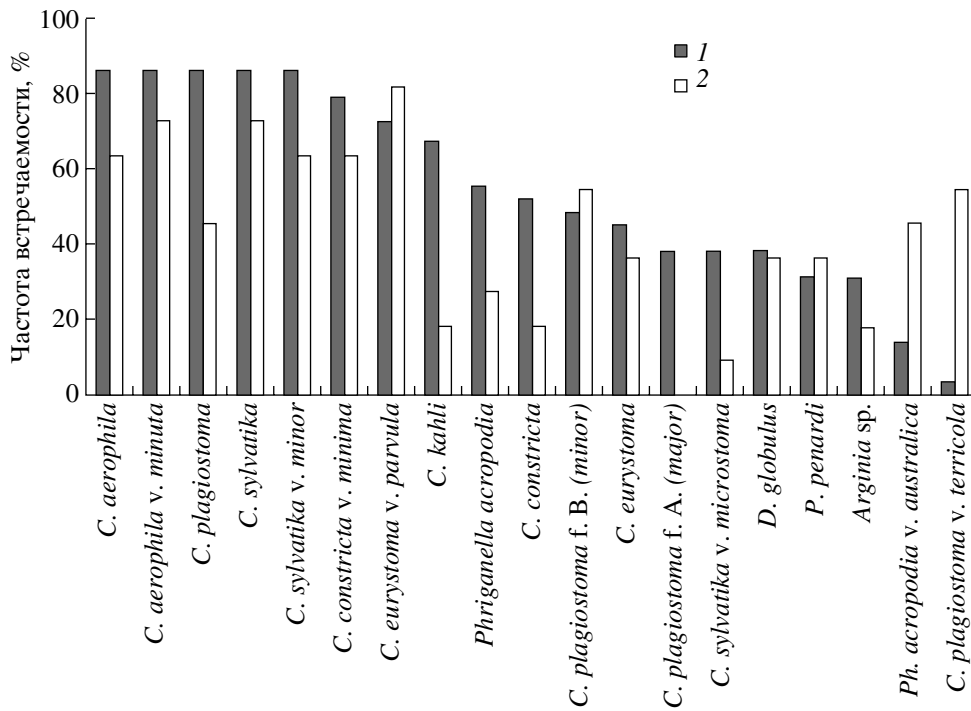


Рис. 3. Виды доминантного комплекса раковинных амёб в позднечетвертичных (1 – плейстоценовых, 2 – голоценовых) отложениях м. Мамонтов Клык.

лее часто встречаются виды из космополитной почвенно-эврибионтной группы – *Centropyxis aerophila* и *C. sylvatica*. В эту же группу входят кальцефильные *C. plagiostoma* и *C. kahli*. Смена гидрологических режимов от автоморфных условий до гидроморфных, чередование процессов седиментогенеза и стадий формирования органо- и органо-минеральных почв отмечаются включением в доминантный комплекс гидро- и гигрофильных видов *D. globulus*, *Argynnia* sp., *Phryganella acropodia v. australica*. Экстремальные по температуре и сухости экологические условия находят свое отражение в мелких размерных формах видов: *C. aerophila v. minuta*, *C. sylvatica v. minor*, *C. constricta v. minima*, *C. plagiostoma f. B (minor)*.

Во всех типах отложений доминируют виды рода *Centropyxis*. В аллювиальных, аласных и ложковых отложениях субдоминантами являются гидрофильные представители рода *Diffflugia*, а в поверхностных пробах по представительности второе место после рода *Centropyxis* занимают виды из родов *Euglypha* и *Nebela*. В палеоценозах не были обнаружены представители родов *Assulina*, *Valkanovia*, *Euglypha*, *Corythion*, *Trinema*, обычные в поверхностных пробах. Их хрупкие раковинки легко разрушаются и в палеоэкологическом анализе используются редко.

Во всех типах отложений были широко представлены основные экологические группы – почвенно-эврибионтная, сфагнобионтная, гидрофиль-

ная и кальцефильная, которые достаточно надежно диагностируют экологические условия формирования отложений, в первую очередь гидрологический режим и тип отложений (болота–почвы). Индикаторные виды, входящие в экологические группы, такие как кальцефильный *C. plagiostoma*, гидрофильные *Diffflugia cratera*, *Ph. hemisphaerica*, сфагнобионтные и гигрофильные *Heleopera humicola v. amethystea*, *H. sphagni*, *A. c. f. teres*, почвенный *Trigoniopyxis minuta*, имеют более узкий диапазон толерантности и экологического оптимума по сравнению с экологической группой в целом. Их использование в палеоэкологическом анализе позволяет уточнять особенности экологических условий формирования отложений.

Население раковинных амёб современных местообитаний также включает в себя представителей всех экологических групп. Основные отличия рецентного населения от сообществ тестаций позднего плейстоцена и голоцена: 1) значительно меньшее число гигро-гидрофильных и сфагнобионтных видов из родов *Arcella*, *Bullinularia*, *Trigoniopyxis*, *Heleopera*, *Nebela*, *Argynnia*, *Diffflugia*; 2) находки почвенных видов из рода *Plagiopyxis* единичны; 3) в современных сообществах широко представлены сфагново-моховые виды из родов *Assulina*, *Valkanovia*, *Euglypha* и *Trinema*, населяющие в основном органо-генные горизонты автоморфных почв и поверхностные слои торфяных почв.

Находки редких видов, в первую очередь *A. s. f. teres* и *Argynnia* sp., позволяют предположить более широкое разнообразие условий местообитаний в позднем плейстоцене, чем в настоящее время. Обнаружение *Nebela bigibbosa* в поверхностной пробе на сегодняшний день представляет собой самую северную находку этого вида на территории Евразии. Этот вид также был найден в плейстоценовых отложениях п-ва Быковский (Бобров и др., 2003). В начале XX в. он был обнаружен на Шпитцбергене (Penard, 1903). По данным Тодорова (Todorov, 2001) этот вид часто встречается в подстилках буковых лесов Болгарии. Еще один редкий вид *P. irregularis*, типичный для мезотрофных болот (Opravilova, Hajek, 2006), был обнаружен в пробе каргинского периода флювиогляциальных отложений. На сегодня это единственная находка *P. irregularis* в отложениях конца четвертичного периода. Редкая форма *C. plagiostoma* f. *oblonga* обычна в позднечетвертичных отложениях м. Мамонов Клык. В пробах из аласа была найдена характерная для донных отложений *D. cratera*. Обязательная гидрофильность этого вида подчеркивает водный генезис отложений аласа. Результаты этой части работы представляют интерес для палеогеографии свободноживущих простейших, направлению, в общей палеобиогеографии в настоящее время совершенно не разработанному.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По видовому составу раковинных амеб позднечетвертичные отложения м. Мамонов Клык, в первую очередь каргинского интерстадиала, сравнимы с местообитаниями лесотундры и лесотаяжной зоны. Представлены практически все тестации, исключение составляют населяющие лесные подстилки и эутрофные болота рода *Quadrullella*, *Sphenoderia*, *Placocista*, *Euglypha*, *Assulina*, *Trinema*, *Corythion*, *Cyphoderia*, *Pontigulasia*, *Lesquereusia*. В отложениях каргинского времени (флювиальная и аллювиальные фации и нижняя часть ледового комплекса) смена экологических групп тестаций и индикаторных видов отражают чередование водных, болотных и почвенных стадий при доминировании процессов заболачивания. В сартане возрастает степень ксероморфизма формирования отложений. В пробах этого периода отсутствуют облигатные гидробионты, гидрологический режим характеризуется сухими условиями. Для сартана, так же как и для каргина, но в меньшей степени, характерно чередование почвенных мезотрофных условий и болотных стадий. Основное различие в населении ризопод каргина и сартана состоит в количестве гидрофильных видов. Таким образом, данные ризоподного анализа еще раз подтверждают существование позднечетвертичного (каргинского) интерстадиала. В пробах ледового комплекса п-ва Быковский (Бобров и др.,

2003) в каргинский интерстадиал (54–30 тыс. лет назад) также был отмечен максимум видового разнообразия тестаций. Представление о более холодном и сухом сартане данными ризоподного анализа в основном подтверждается. По-видимому, разнообразие местообитаний в каргине и сартане было сходным, менялось лишь соотношение разных типов местообитаний. В сартане происходило сокращение числа благоприятных по влажности и режиму питания местообитаний, особенно сократились площади заболоченных участков ландшафта.

Энтомологический анализ (Кузьмина, 2001) подтверждает представления о каргинском времени как термохроне с широким развитием тундростепных ландшафтов. Данные палинологического анализа, состав растительных макроостатков и костей мамонтовой фауны также соответствуют представлениям о сартане как о мамонтовой степи с холодным и сухим климатом (Andreev *et al.*, 2002, 2004).

Авторы благодарны за финансовую поддержку Германскому исследовательскому обществу (DFG, гранты RI 809/17-1 и SCHI 975/1, проект "Late Quaternary environmental history of interstadial and interglacial periods in the Arctic reconstructed from bioindicators in permafrost sequences in NE Siberia"), институту полярных и морских исследований им. А. Вегенера (AWI, Потсдам, Германия), германской академии (программа DAAD), за поддержку исследований – МГУ им. М.В. Ломоносова, за предоставленную информацию о поверхностных образцах – Гвидо Гроссе (Германия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов В.И. О хроностратиграфических подразделениях верхнего плейстоцена Сибири // Геология и геофизика. 2006. Т. 47. № 11. С. 1207–1220.
- Бобров А.А. Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амеб (Testacea) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 2. С. 215–223.
- Бобров А.А. Адаптивная морфологическая изменчивость и микроэволюционные процессы у раковинных амеб (Protozoa: Testacea) // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во науч. изд-й КМК, 2005. С. 210–218.
- Бобров А.А., Зигерт К., Ширмейстер Л., Андреев А.А. Раковинные амебы (Protozoa: Testacea) в четвертичных многолетнемерзлых отложениях полуострова Быковский, Арктическая Якутия // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 2. С. 236–253.
- Добровольский Г.В., Урусевская И.С. География почв. М.: Изд-во МГУ, 2004. 458 с.
- Кузьмина С.А. Четвертичные насекомые приморских низменностей Якутии: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: Палеонт. ин-т РАН, 2001. 24 с.
- Неронов В.В. Зональные геоэкозоны как объект для ретроспективного анализа голоценовой истории экосистем Палеарктики // Матер. Рос. науч. конф.

- “Динамика современных экосистем в голоцене”. М.: Т-во науч. изд-й КМК, 2006. С. 156–162.
- Холодов А.Л., Золотарева Б.Н., Шишова Л.Т.* Органическое вещество в основных мерзлотно-генетических типах отложений полуострова Быковский: содержание и групповой состав гумуса // Криосфера Земли. 2006. Т. X. № 4. С. 29–34.
- Andreev A.A., Grosse G., Schirmermeister L. et al.* Late Saalian and Eemian palaeoenvironmental history of the Bol'shoi Lyakhovsky Island (Laptev Sea region, Arctic Siberia) // *Boreas*. 2004. V. 33. P. 319–348.
- Andreev A.A., Siegert Ch., Klimanov V.A. et al.* Late pleistocene and holocene vegetation and climate on the Taymyr lowland, Northern Siberia // *Quaternary Research*. 2002. V. 57. P. 138–150.
- Chardez D.* Ecologie generale des Thecamoebiens (Rhizopoda, Testacea) // *Bul. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux*. 1965. V. 33. P. 307–341.
- Charman D.J., Blundell A.* and ACCROTELM members. A new European testate amoebae transfer function for palaeohydrological reconstruction on ombrotrophic peatlands // *J. Quaternary Sci.* 2007. V. 22. № 3. P. 209–221.
- Legendre P., Legendre L.* Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier, 1998. 853 p.
- Opravilova V., Hajek M.* The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the Western Carpathians // *Acta Protozool.* 2006. V. 45. P. 191–204.
- Penard E.* Notice sur les Rhizopodes du Spitzberg // *Arch. Protistenkd.* 1903. Bd. 2. S. 238–282.
- Smith H.G.* Influence of temperature on test morphology of natural populations of Testate Rhizopods in the maritime Antarctic // *IX Protozool. Congr. Berlin*, 1988. P. 120.
- Todorov M.* Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in soil and litter of beech forests (*Fagus sylvatica* L.) from Bulgaria // *Acta Zool. Bulgarica*. 2001. V. 53. № 2. P. 19–37.
- Warner B.G., Charman D.J.* Holocene soil moisture changes on a peatland in northwestern Ontario based on fossil testate amoebae (Protozoa) analysis // *Boreas*. 1994. V. 23. P. 270–279.