

На правах рукописи

ЖАРОВ АНТОН АЛЕКСАНДРОВИЧ

**СТРУКТУРА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТАФЦЕНОЗОВ
МАЛЫХ ВОДОЕМОВ**

03.02.10 – “гидробиология”

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва–2021

Работа выполнена в Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН).

Научный руководитель: **Котов Алексей Алексеевич**
доктор биологических наук, профессор РАН, член-корреспондент РАН

Официальные оппоненты: **Курашов Евгений Александрович**
доктор биологических наук, профессор, заведующий Лабораторией гидробиологии Института озераведения – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук»

Щербаков Дмитрий Евгеньевич
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Лаборатории артропод Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки **Институт биологии внутренних вод** им. И.Д. Папанина Российской академии наук (п. Борок, Некоузского района Ярославской области)

Защита состоится «__» 2021 г. в __ часов __ минут на заседании диссертационного совета Д 002.213.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования и науки Российской Федерации по адресу: vak.minobrnauki.gov.ru.

Автореферат разослан «__» _____ 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н.

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности. В последние десятилетия палеоэкология стала одними из магистральных направлений биологических наук (Smol et al., 2001; Vegas-Vilarrubia et al., 2011; Napier et al., 2020). Исследованиями в области исторической биоценологии охвачен, главным образом, временной отрезок последних 11–12 тыс. лет, соответствующий эпохе голоцена. Такая ситуация связана с наибольшей доступностью и наилучшей сохранностью отложений этой эпохи по сравнению с более ранними периодами, а также с тем, что именно в этот период, происходили процессы, окончательно сформировавшие современные экосистемы (Bradbury et al., 1994; Robinson, Parsons, 2002).

Озера, являющиеся аккумуляторами органического и неорганического материала, формируют на своем дне толщи отложений – своеобразные летописи, вмещающие свидетельства о разномасштабных биотических и абиотических процессах, происходивших как в самих водоемах, так и в их окружении. Среди методов палеолимнологии отдельную группу составляют таковые, основанные на анализе остатков живых организмов, содержащихся в донных отложениях (Smol et al., 2001) и формирующих своеобразные субфоссильные “сообщества” – тафоценозы (“комплексы захороненных трупов” по Жерихину и др., 2008). Остатки представителей отдельных “индикаторных” групп используют в качестве инструмента для проведения реконструкций динамики абиотических факторов среды, например, изменений климата и ландшафта. Наиболее известны такие методы анализа, как диатомовый, хирономидный, остракодный, кладоцерный. Поскольку в большинстве случаев такие исследования базируются на анализе остатков лишь одной или немногих групп организмов, общий состав биоты, населявшей водоем в разные периоды его существования, остается неизвестным, при том, что в отложениях присутствуют остатки представителей самых разных таксонов и в весьма разнообразных пропорциях (Smirnov, 2018).

Впервые комплексный подход к изучению остатков был предложен Кордэ (1960), которая, будучи альгологом, при анализе озерных отложений учитывала остатки всех групп водорослей и отдельных групп беспозвоночных. Она указывала при этом на необходимость учитывать вообще все определяемые остатки живых организмов хотя бы на уровне крупных таксонов, то есть анализировать тафоценоз в целом. Эта идея была реализована Смирновым (2010), предложившим трехуровневую систему учета остатков водорослей и беспозвоночных. Три уровня анализа различаются степенью таксономической детализации, а также тем, какие именно группы остатков следует учитывать на каждом из них. Такой подход, в отличие от анализа отдельных таксонов или комбинации немногочисленных таксонов (так называемых

“multi-proxy” исследований), дает представление о составе всего тафоценоза. Он позволяет выявить в последнем доминирующие, субдоминантные и третьестепенные группы, оценить долю остатков представителей каждой из них в тафоценозе.

Как и при анализе, использующем узкоспециализированные монотаксономические методы, изменения состава и соотношения групп в колонках отложений при таком подходе могут быть интерпретированы как реакции сообществ на изменение тех или иных факторов среды. При этом комплексный подход потенциально может дать гораздо больше материала для реконструкции структуры и динамики экосистем и экстраполяции ее на изменения ландшафта, климата, влияние хозяйственной деятельности и иной антропогенной нагрузки. Однако, ввиду пока недостаточной апробации комплексного подхода, утверждать, что этот метод имеет априори большой потенциал для исследования их динамики, было бы преждевременно.

Известно, что не все группы водных организмов оставляют в отложениях остатки, способные сохраняться на протяжении длительного времени (десятков, сотен и тысяч лет). Из этого следует, что тафоценотическая картина, даже при самом тщательном анализе остатков, всегда будет оставаться неполной. Ее качественное и количественное несоответствие первоначальному биоценозу было неоднократно продемонстрировано многими авторами на различных группах животных и растений (Davidson et al., 2007; Kattel et al., 2007; Nykanen et al., 2009). Использование любых организмов в качестве палеоиндикаторов без знания и учета их тафономических свойств не представляется обоснованным. При этом в отличие от ситуации с более древними палеонтологическими материалами и организмами, тафономические особенности представителей фауны и флоры, встречающихся в отложениях позднечетвертичных водоемов, а также закономерности их интеграции в летопись отложений могут быть подробно изучены путем наблюдения *in situ*, а также с помощью экспериментов.

Цель работы: Выявить особенности формирования тафоценозов небольших водоемов Северной Евразии, изучить их структуру и соответствие материнским сообществам.

Задачи:

1. Сравнить состав водных беспозвоночных, представленных в водоеме, с составом зоогенных остатков в донных отложениях на примере небольших и биотопически однородных водоемов.

2. Сравнить тафоценозы разнотипных малых водоемов с таковыми крупных озер.

3. Определить, насколько равномерно распределяются по площади дна водоема остатки представителей его биоты, если в разных частях водоема существуют разные биотопы и сообщества.

4. Сравнить тафоценозы разнотипных водоемов нескольких регионов и выяснить, возможно ли на основе анализа субфоссильных остатков в донных отложениях осуществлять типизацию водоемов.

5. Выяснить, насколько полно представлены различные части экзоскелетов у разных видов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах.

6. Оценить применимость и эффективность двух методов количественного учета субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных в донных отложениях – по общему числу остатков и по минимальному числу обнаруженных особей.

Научная новизна:

1. Впервые методом трехуровневого альго-зоологического анализа, предложенного Н.Н. Смирновым и применяемого ранее в основном для анализа отложений крупных озер, исследованы рецентные тафоценозы малых водоемов. Обнаружено, что тафоценозы небольших и неглубоких водоемов отличаются от озерных тафоценозов, в том числе, более высоким содержанием остатков раковинных амёб.

2. Показано, что в некоторых случаях при применении стандартной методики обработки материала остатки представителей некоторых групп (*Anostraca*, *Notostraca*, “*Conchostraca*”, *Daphniidae* и *Moinidae*) в отложениях не выявляются, при очевидном присутствии данных организмов в водоеме. Под “стандартной” здесь понимается методика трехуровневого анализа образцов донных отложений, не подвергавшихся предварительной химической или механической обработке (щелочной дефлокуляции, просеиванию, промыванию и т.п.).

3. На примере водоема с простейшей морфометрией котловины и отсутствием выраженных течений, показано, что остатки ряда групп беспозвоночных могут захораниваться преимущественно вблизи зон их продукции, что делает тафоценоз водоема пространственно неоднородным.

4. Установлено, что ассоциации ветвистоусых ракообразных малых водоемов могут иметь территориальный характер, что, судя по всему, связано с региональными химическими особенностями почв и грунтовых вод.

5. Впервые на основе литературных данных и оригинальных наблюдений составлен обзор известных и прогнозируемых (на основе косвенных данных) тафономических свойств основных групп пресноводных беспозвоночных, наиболее часто встречающихся в донных отложениях.

6. Впервые подробно исследована представленность разных компонентов экзоскелета у различных видов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах.

7. Впервые проведено сравнение и оценка применимости двух разных методик количественного учета субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных.

Теоретическая и практическая значимость работы:

1. Работа открывает перспективы создания типологии видовых ассоциаций ветвистоусых ракообразных и их приуроченности к водоемам с определенными локальными абиотическими условиями по их остаткам в наилках.

2. Выявлено закономерное увеличение относительного обилия субфоссильных раковинных амеб (ризопод) в отложениях небольших и неглубоких водоемов по сравнению с таковым в крупных и глубоких озерах, что связано, по всей видимости, с разным соотношением объема котловины водоема и площади его дна. Это позволяет судить о глубине исследуемого палеоводоема с априори неизвестными характеристиками, и ее динамике во времени.

3. Показано, что существуют устойчивые ассоциации таксонов беспозвоночных, которые могут быть выявлены путем комплексного анализа субфоссильных остатков в донных отложениях. При этом сходные ассоциации обнаруживаются как в рецентных, так и в древних тафоценозах. Выявление устойчивых ассоциаций, существующих в современных водоемах с разными характеристиками, позволяет, по крайней мере, в общих чертах, реконструировать древние биоценозы.

4. Показано, что метод группового альго-зоологического анализа рецентных тафоценозов может быть использован в качестве экспресс-метода оценки состава биоценозов современных озерных экосистем, поскольку в любой точке водоема имеет место частичное перемешивание остатков организмов, продукция которых происходит в разных частях акватории. При этом для получения наиболее полного списка групп и видов гидробионтов мы рекомендуем проводить отбор нескольких проб, как в глубинной, так и в мелководной частях водоема.

5. Наблюдения, касающиеся седиментационных и тафономических особенностей разных групп и видов гидробионтов, могут быть использованы для уточнения интерпретации проводимых палеорекоstructions. Полученные в работе выводы могут быть использованы при написании методических пособий по палеолимонологическому анализу, а также при проведении специальных курсов палеолимонологии и палеоэкологии для студентов ВУЗов.

Методология и методы исследования. В данной работе использован комплексный подход к изучению остатков живых организмов в донных отложениях континентальных водоемов, позволяющий получить максимальное количество информации о составе тафоценоза и, соответственно, “отраженных” в последнем материнских сообществ водоема. Основным используемым методом является трехуровневый комплексный альго-зоологический анализ по схеме, предложенной Н.Н. Смирновым. Этот метод подразумевает тотальный (не избирательный) учет всех идентифицируемых до некоторого таксономического ранга остатков водорослей и водных беспозвоночных таким образом, чтобы в конечном итоге можно было оценить долю участия в тафоценозе любой представленной в нем группы организмов. Полный

состав тафоценоза (за исключением пыльцы, спор, семян и остатков вегетативных частей макрофитов) документировали в протоколе анализа, а полученные данные по обилию различных групп анализировали статистическими методами (кластерный анализ, анализ главных компонент, дисперсионный анализ ANOVA). Выявленные закономерности в обязательном порядке подвергали оценке достоверности общепринятыми статистическими методами.

Положения, выносимые на защиту:

1. Получаемые в результате анализа тафоценозов водоемов численные данные по обилию различных групп и видов неправомерно экстраполировать на их соотношения в исходных материнских сообществах. Тем не менее, они могут иметь диагностическое значение при проведении палеореконструкций.

2. Комплексный подход к исследованию биологических остатков в донных отложениях водоемов позволяет выявлять закономерности формирования таких тафоценозов, а также получать новые палеомаркеры, способные дополнить и уточнить результаты “частных” палеолиминалогических методов.

Личный вклад соискателя. Исследования, представленные в рамках данной диссертационной работы, были спланированы и выполнены соискателем. Это относится ко всем этапам исследований, включая отбор проб, их подготовку и микроскопию, анализ и обобщение полученных данных, подготовку полученных материалов к публикации. Статистический анализ результатов, а также их графическое оформление, были выполнены соискателем под руководством и согласно рекомендациям А.А. Котова, а также А.В. Чабовского и Б.Ф. Хасанова (ИПЭЭ РАН).

Степень достоверности и апробация результатов. Несмотря на то, что к настоящему моменту метод трехуровневого альго-зоологического анализа донных отложений не нашел широкого применения в мировой палеолиминалогической практике, он хорошо теоретически обоснован. Все наиболее значимые данные, полученные с применением этого метода, подвергались оценке достоверности и статистическому анализу по общепринятым методикам. Все статьи, в которых отражены основные положения работы, прошли рецензирование отечественными и зарубежными специалистами-гидробиологами и палеолиминалогами, и опубликованы в журналах, представленных в международных базах Web of Science и Scopus. Основные результаты работы были доложены на XX Симпозиуме по Cladocera (28 сентября – 3 октября 2014 г., г. Леднице, Чехия), Международной конференции, посвященной 50-летию Совместной Российско-Монгольской Комплексной Биологической Экспедиции РАН и АНМ (23-25 октября 2019 г., г. Москва, Россия), V Международной научной конференции “Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды” (12–17

сентября 2016 г., г. Минск, Белоруссия), IV Всероссийской научной конференции (с международным участием) “Динамика современных экосистем в голоцене” (17–20 октября 2016 г., г. Пущино, Россия), III Международной конференции “Актуальные проблемы планктонологии” с таксономическим тренингом для молодых ученых (24–28 сентября 2018 г., г. Зеленоградск, Россия), Всероссийской конференции с международным участием “Экология водных беспозвоночных”, посвященная 110-летию Ф.Д. Мордухай-Болтовского (9–13 ноября 2020, пос. Борок, Россия), а также ряде коллоквиумов лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН и межлабораторных коллоквиумов ИПЭЭ РАН (с приглашением сотрудников Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова и Приволжского (Казанского) Государственного Университета).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе семь статей в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации.

Структура и объем диссертации. Содержание диссертации изложено на 148 страницах машинописного текста. Работа состоит из введения, списка работ, опубликованных по теме диссертации, благодарностей, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Библиографический список содержит 379 источников, в том числе 314 – на иностранных языках. Текст проиллюстрирован 20 рисунками и снабжен семью таблицами в тексте и одной большой таблицей в Приложении.

Благодарности. Автор посвящает эту работу светлой памяти своего дорогого учителя Николая Николаевича Смирнова (1928–2019), без которого не было бы ни представленных исследований, ни научного коллектива, в котором работает автор. Я выражаю искреннюю признательность научному руководителю Алексею Алексеевичу Котову за безмерное терпение, доброжелательность и поддержку, и светлые годы совместной работы. Благодарю весь коллектив нашей лаборатории, ее руководителя Ю.Ю. Дгебуадзе, а также А.А. Махрова и В.С. Артамонову – за ценные рекомендации и за то, что в непростой момент помогли не опустить руки и продолжить научную работу. Многие этапы моей работы были бы невозможны без помощи и участия друзей и коллег: Б.Ф. Хасанова, А.В. Чабовского, Я.Р. Галимова, А.Н. Неретиной, Е.И. Беккер, Ф.В. Казанского, Д.П. Карабанова, А.Н. Решетникова и Н.А. Решетникова, Р.А. Ракитова, И.В. Кирилловой, А.Н. Цыганова, Т.В. Сапелко, Г.Н. Маркевича и многих других.

Также я благодарю своих родителей и свою супругу за уверенность в необходимости продолжать научную деятельность, их всестороннюю поддержку и понимание.

Исследования выполнены в рамках Федерального Государственного Задания ИПЭЭ РАН АААА-А18-118042490059-5, а также проекта РФФИ 18-04-00398.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** приводится обоснование актуальности темы, сформулированы цель и задачи, описаны научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы состоит из двух частей. В первой части приведены исторические данные о становлении и развитии палеолиминологии и ее биоценологических методов в России и в мире. Во второй части обзора рассмотрены основные группы организмов, остатки которых встречаются в отложениях континентальных водоемов, приводятся данные по их биологии, экологии и палеонтологии, обсуждаются вопросы тафономии и соответствия субфоссильных сообществ (тафоценозов) тем материнским экосистемам (“maternal ecosystems”), из которых они происходят. Делается заключение о том, что в целом тафономические особенности пресноводных водорослей и беспозвоночных, включая кладоцер, изучены недостаточно. В то же время, без выяснения закономерностей формирования субаквальных тафоценозов (и тафономических свойств применяемых групп-палеоиндикаторов) велик риск выбора разрушительной или малоэффективной методики отбора, подготовки и анализа образцов отложений, а также неверной трактовки получаемых результатов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Районы исследований. Пробы отложений 66 водоемов, исследованных в рамках данной работы, были отобраны в нескольких регионах Российской Федерации. Основу материала составили пробы из водоемов Московской, Волгоградской и Саратовской областей. Также были исследованы образцы из нескольких водоемов Северной Якутии и Камчатки. В сравнительных целях, помимо материала из малых водоемов, нами были исследованы отложения нескольких относительно крупных озер Московской области. Все исследованные пробы были собраны автором лично.

Исследования в рамках данной работы были выполнены на основе изучения рецентных (современных) отложений водоемов разных типов. Под рецентными отложениями понимается самый верхний полужидкий слой седиментов (наилок) мощностью 2–3 см, накопившийся в водоеме за последние годы (приблизительно 3–10 лет). Отбор материала из верхних слоев отложений производили по возможности в наиболее глубокой части водоемов, используя различные приспособления – лот Воронкова, гравитационный бур или пробоотборники собственного изготовления. В наиболее крупных и глубоких водоемах пробы отбирали с лодки,

либо со льда в зимний период. Собранные пробы ничем не фиксировали, и хранили до момента их анализа в состоянии естественной влажности в темноте при температуре $\sim 5^{\circ}\text{C}$.

Приготовление препаратов и микроскопия. Поскольку используемый нами метод предполагал учет всех зоогенных и водорослевых остатков, мы отказались от применения какой-либо предварительной химико-физической обработки исследуемых образцов, за исключением отдельных оговоренных случаев, однако и в этих случаях часть материала предварительно изучалась до обработки. Для анализа изготавливали временные микропрепараты на водно-глицериновой основе и исследовали их с помощью световых микроскопов Olympus CX41 (Япония), PZO Violar B (Польша) и Биомед 4 (Россия).

Идентификация и количественный учет субфоссильных остатков. Определение и подсчет субфоссильных остатков водорослей и беспозвоночных осуществляли тотально, т.е. учитывая все определимые до требуемого таксономического уровня остатки. Подсчет и определение субфоссильных остатков проводили на увеличениях 100 и 200 крат.

Анализ проводили в три этапа, или “уровня”, рассмотренные ниже.

Уровень I. Общий альго-зоологический анализ. На данном этапе все зоогенные остатки учитывали суммарно (как группу “Animalia”) а остатки альгофлоры определяли до крупных таксономических рангов: диатомовые (Bacillariophyta), десмидиевые (Desmidiaceae), зеленые (Chlorophyta), золотистые (Xanthophyceae), цианобактерии (Cyanophyta) и др.

Уровень II. Групповой зоологический анализ. На этом уровне учитывали только зоогенные остатки, определяя их принадлежность к таксонам высоких и средних рангов. В большинстве случаев, это были Cladocera (ветвистоусые ракообразные), Ostracoda (ракушковые раки), Testacea (раковинные амебы), Turbellaria, Spongia (губки), Bryozoa (мшанки), личинки двукрылых: Chironomidae, Chaoboridae и Ceratopogonidae, Insecta (прочие), Tintinnida (панцирные инфузории) и др. группы.

Уровень III. Кладоцерный анализ. На этом уровне учитывали остатки ветвистоусых ракообразных по видам либо группам трудноразличимых в субфоссильном состоянии видов. Количественный учет производили по всем встреченным фрагментам (т.е. любой идентифицируемый фрагмент принимается за одну условную единицу), а не по наиболее обильному элементу экзоскелета, индивидуальному для каждого вида – как это принято среди большинства отечественных и зарубежных коллег, занимающихся кладоцерным анализом донных отложений. Последний способ учета субфоссильных кладоцер был применен нами лишь в специальном исследовании, посвященном сравнению эффективности оценок двух методов количественного анализа тафоценозов кладоцер. На каждом из описанных выше этапов анализа по возможности насчитывали не менее 200 фрагментов (в редких случаях – 100 фрагментов). Данное число учтенных остатков признано достаточным для статистической

достоверности полученных результатов (Kurek et al., 2010). Для каждой пробы исследовали не менее трех микропрепаратов.

Один и тот же субфоссильный фрагмент мог быть учтен в протоколах нескольких уровней анализа одновременно. Так, например, фрагмент экзоскелета кладоцеры *Chydorus sphaericus* отмечали в протоколах всех трех уровней анализа: на первом уровне – в группе “Animalia”, на втором – в “Cladocera”, и на третьем – в “*Chydorus sphaericus*”.

В качестве вспомогательной литературы при определении субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных использовали иллюстрированный атлас “Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe” (Szeroczynka, Sarmaja-Korjonen, 2007) и публикацию Корхолы и Раутио (Korhola, Rautio, 2001).

ГЛАВА 3. ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ ФАУНЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ТАФОЦЕНОЗАХ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ СТЕПЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РФ

Исследование рецентных отложений 26 водоемов Саратовской и Волгоградской областей показало, что тафоценозы этих водоемов слабо отражают состав наблюдаемой в водоемах фауны беспозвоночных. В период отбора проб, водоемы были густо населены крупными (Notostraca, Anostraca, “Conchostraca”) и мелкими (Cladocera) жаброногими ракообразными, а также остракодами (Ostracoda). В то же время, анализ отложений по описанной выше методике выявил преобладание остатков раковинных амёб в подавляющем большинстве водоемов. Остатки представителей вышеперечисленных групп ракообразных (за исключением нескольких случаев) отсутствовали либо встречались единично. В некоторых случаях обнаружить их остатки удалось путем промывки на сите больших объемов отложений. Тафоценозы эфемерных степных водоемов отличаются очень низкими концентрациями биологических остатков, что говорит о значительном разрушении в этих водоемах органического материала. По всей видимости, это связано с периодическим высыханием отложений, обильному поступлению в водоемы аллохтонного неорганического материала во время пылевых бурь и (возможно) деятельностью детритофагов. Состав фауны Cladocera в этих водоемах также не способствует их фиксации в тафоценозах – здесь преобладают представители семейств Daphniidae и Moinidae, остатки которых (за исключением эфиппиумов) плохо сохраняются в большинстве водоемов.

При этом на основе альго-зоологического анализа по методике Н.Н. Смирнова (2010) субфоссильные комплексы степных водоемов могут быть выделены в самостоятельный тип, характеризующийся низким разнообразием субфоссильной фауны и низкими концентрациями биологических остатков, доминированием диатомей, а среди животных остатков – тестацев, при отсутствии кладоцер. Такая ситуация обусловлена как составом рецентной фауны, так и

спецификой условий захоронения остатков. По указанным чертам отложения эфемерных водоемов существенно отличаются от отложений малых водоемов лесной зоны в центральной части России.

Примечательно, что анализ содержимого черепа мамонтенка Юка (Neretina et al., 2020) найденного в Арктической Якутии, привел к парадоксальному выводу о том, что состав беспозвоночных животных, населявших водоем, в котором был захоронен труп мамонтенка, в значительной мере был сходен с таковым степных водоемов Евразии. Тафоценоз, выявленный в черепе мамонтенка, имеет явные черты сходства с таковыми, описанными выше для степных водоемов (к сожалению, тафоценозы степных водоемов Сибири не изучены, но можно предполагать их принципиальное сходство с таковыми Европейской части РФ). Население этого небольшого водоема имело и отличия от таковых степных водоемов, которые позволили отнести выявленное сообщество к безаналоговым. Подобные сообщества существовали в плейстоценовой Берингии одновременно с безаналоговыми наземными сообществами млекопитающих (“мамонтной фауны”) и цветковых растений (тундростепью).

ГЛАВА 4. ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООГЕННЫХ ОСТАТКОВ В ТАФОЦЕНОЗЕ

В данной главе проанализированы пробы наилок из озера Кендур (Шатурский район Московской области), собранные на пяти станциях вдоль радиальной трансекты, проложенной от берега к глубинной части озера. Было обнаружено, что остатки беспозвоночных в этом водоеме захоранивались преимущественно вблизи зон их продукции. По направлению от берега к центру озера уменьшалась доля зоогенных остатков и увеличивалась доля диатомовых водорослей. Раковины остракод и статобласты мшанок *Plumatella* sp. присутствовали только в пробах из мелководной части, а панцири инфузорий *Tintinnida* – напротив, в глубинной части. Доля раковинных амёб (*Testacea*) уменьшалась от берега к центру, а доля остатков *Cladocera*, наоборот, увеличивалась. С увеличением расстояния от берега озера доля пелагических видов *Cladocera* возрастала, а литоральных и зарослевых видов – уменьшалась (рис. 1).

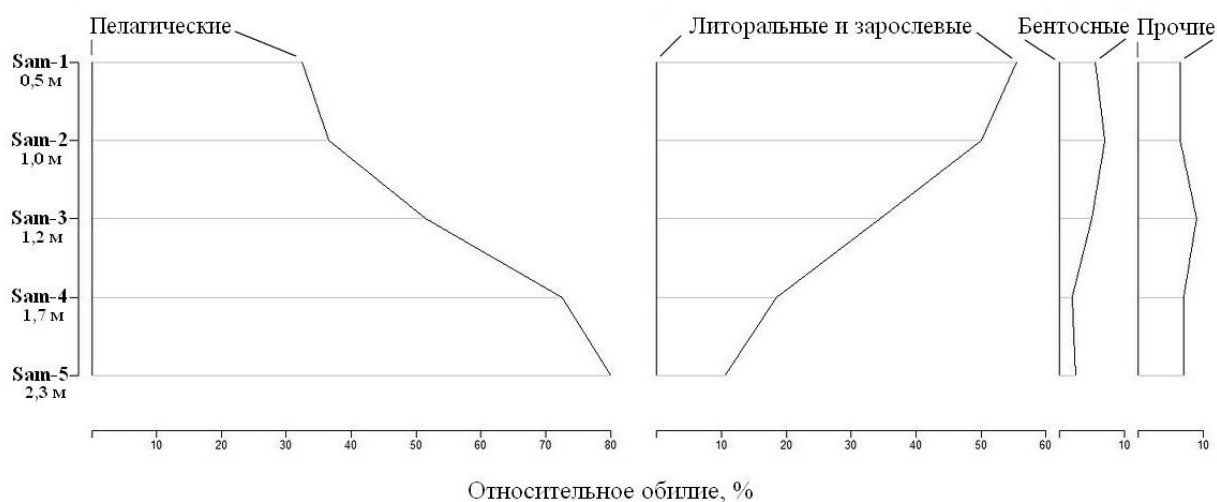


Рис. 1. Относительное обилие пелагических, литоральных, бентосных и прочих таксонов ветвистоусых ракообразных на пяти станциях (Sam-1 – Sam-5) в оз. Кендур.

Число видов *Cladocera*, представленное в каждой пробе отложений, закономерно уменьшалось от берега к центру озера. При этом пелагические виды (*Bosmina longirostris*, *Daphnia* sp., *Leptodora kindti*) присутствовали в пробах первой половины трансекты, тогда как 13 литоральных (преимущественно, зарослевых) видов не были обнаружены в глубинной пробе (Sam5). Значения относительного обилия некоторых из них закономерно уменьшались по направлению к центру водоема, вплоть до полного исчезновения на глубине 2.3 м.

Полученные в данном исследовании результаты противоречат распространенным представлениям об относительной однородности состава тафоценоза в пределах водоема, а также о том, что проба из глубинной части водоема наиболее репрезентативна в отношении состава субфоссильных *Cladocera*. Представляется очевидным, что выбор места для отбора проб отложений на каждом водоеме, а также необходимое количество проб, должны определяться целью и задачами конкретного исследования. В случаях, когда требуется получить максимально полный список видов кладоцер, пробы отложений следует отбирать на небольшом удалении от мелководий с типичными для водоема зарослями макрофитов. Также при групповом зоологическом анализе отложений необходимо иметь в виду, что некоторые группы могут быть не представлены остатками (либо очень малочисленны) в пробах из глубинной части водоема (Bryozoa, Ostracoda, Insecta), другие – в мелководных пробах (Tintinnida). При этом для сравнения данных по разным водоемам, в целях стандартизации, следует прибегать к отбору проб в наиболее глубокой точке водоема, как это рекомендует Смирнов (2010), принимая во внимание возможность недоучета названных выше групп.

ГЛАВА 5. НЕПРОПОРЦИОНАЛЬНАЯ ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ СКЕЛЕТНЫХ КОМПОНЕНТОВ В ТАФОЦЕНОЗАХ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Проведенный анализ остатков кладоцер в отложениях 27 водоемов обнаружил выраженное отклонение в соотношении разных частей экзоскелетов от ожидаемых естественных пропорций. Наиболее часто встречающимися остатками оказались карапаксы. Они являлись преобладающим типом остатков в пробах из 23 исследованных водоемов. Головные щиты были обильны во всех пробах, однако преобладали только в четырех случаях. Постабдомены оказались самыми малочисленными в пробах компонентами экзоскелетов кладоцер.

Соотношение экзоскелетных компонентов в отложениях оказалось таксоноспецифичным, т.е. изменчивость этого соотношения между таксонами была выше, чем изменчивость между пробами для одного таксона (табл. 1, рис. 2). Количество створок среди остатков разных таксонов сильно коррелировало ($R^2 = 0.81$) с количеством головных щитов (рис. 3). Существенно уклоняющееся значение обнаружено только у *Bosmina longirostris* – единственного таксона, среди остатков которого головные щиты преобладали над створками. При исключении этого таксона из выборки корреляция между количествами створок и головных щитов становилась значительно более сильной ($R^2=0.95$), а регрессия показывала в целом дефицит головных щитов по сравнению со створками в 26%. При этом количество постабдоменов не коррелировало с количеством створок, и демонстрировало дефицит более чем в 90% по сравнению с ожидаемым (рис. 3). Тем не менее, в пределах каждого таксона (при введении в модель фактора «таксон») количество створок хорошо предсказывало как количество головных щитов, так и количество постабдоменов ($R^2 = 0.85$, $p < 0.00001$ и $R^2 = 0.63$, $p < 0.0005$).

Таким образом, нами показано, что разные части экзоскелета кладоцер одного вида непропорционально сохраняются в тафоценозах, наблюдается значительный дефицит постабдоменов. При этом степень пропорциональности между отдельными частями экзоскелета в тафоценозе видоспецифична, т.е. имеются таксоны с более естественными и менее естественными пропорциями между частями экзоскелета в субфоссильных комплексах.

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа (ANOVA) оценки влияния таксона на соотношения трех типов скелетных компонентов среди субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных в отложениях 27 водоемов РФ.

Компоненты экзоскелета	Результаты ANOVA	
	$F_{8,75}$	p
Головные щиты	3.5	0.002
Створки	5.4	<0.0001
Постабдомены	22.3	<0.000001

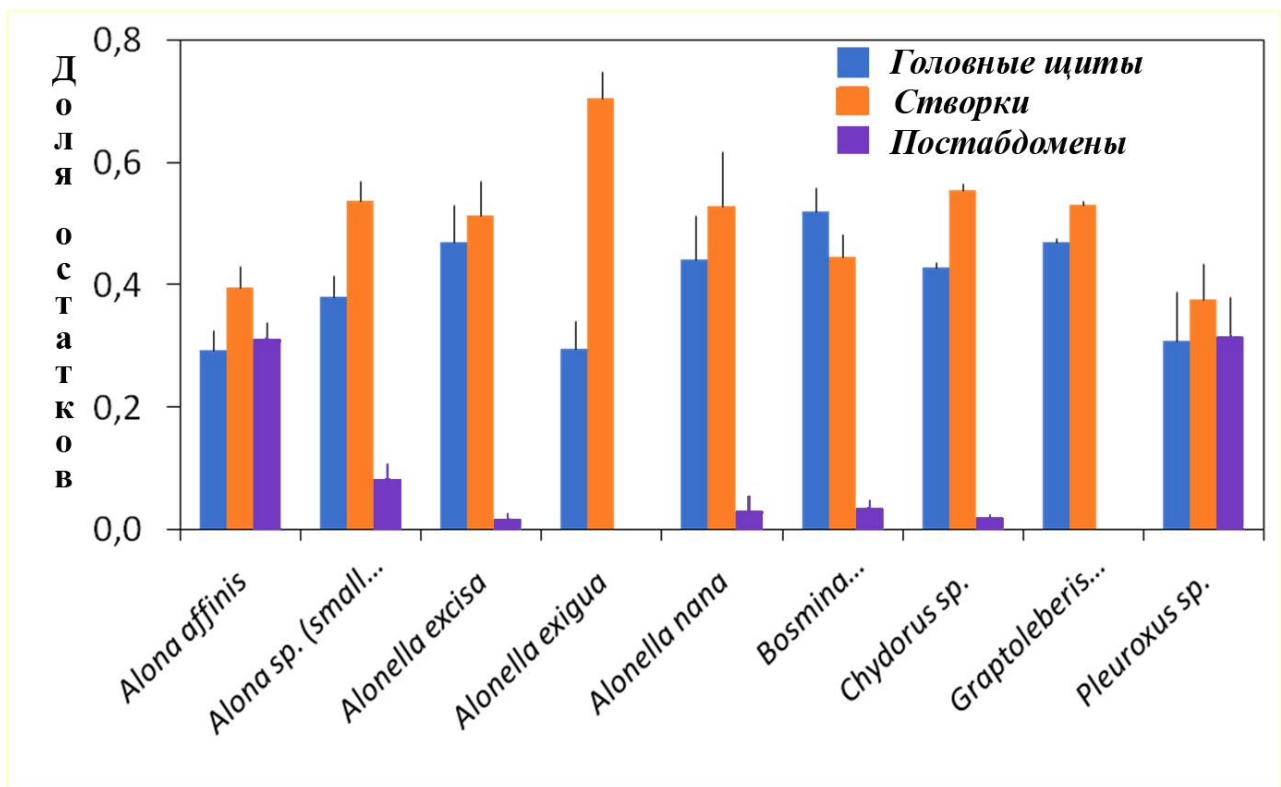


Рис. 10. Соотношение различных компонентов экзоскелета (среднее + стандартная ошибка) у девяти таксонов ветвистоусых ракообразных в рецентных отложениях 27 водоемов.

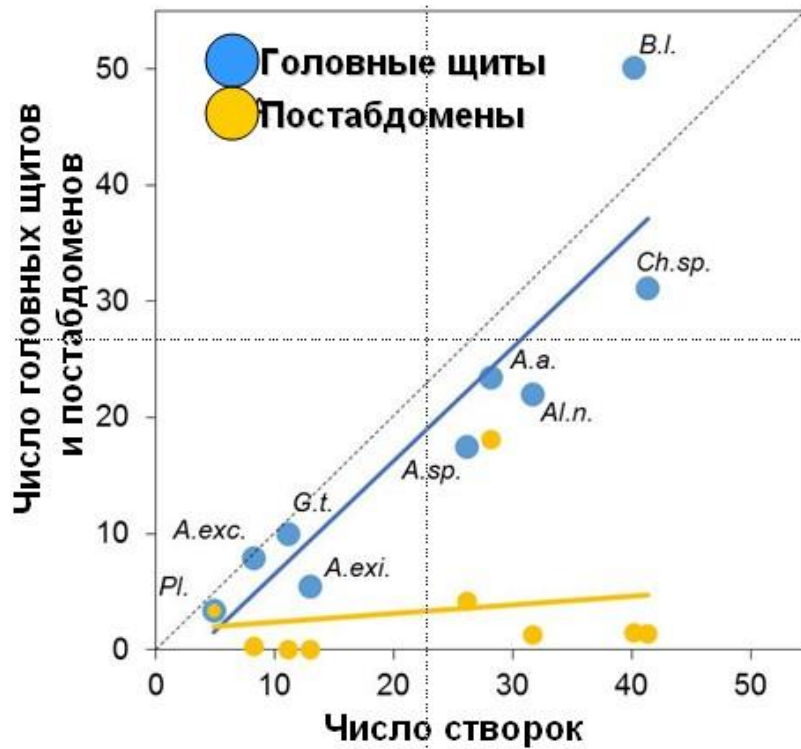


Рис. 3. Число головных щитов и постабдоменов в зависимости от числа створок у девяти таксонов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах 27 водоемов. Пунктирная линия показывает ожидаемую зависимость при одинаковом сохранении экзоскелетных компонентов.

ГЛАВА 6. СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ДВУХ МЕТОДОВ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ОСТАТКОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

В данной главе представлены результаты сопоставления двух методов подсчета числа остатков, по числу наиболее часто встречающегося фрагмента и по общему числу остатков, на примере 19 водоемов РФ из тех, которые были рассмотрены в главе 5. В целом, результаты анализа тафоценозов этих водоемов, полученные для каждого из них двумя методами, оказались сходными. Вместе с тем, для некоторых таксонов оценки их представленности (logit-transformed portions), полученные с помощью двух методов, значительно различались (рис. 4).

Как в целом, так и для всех таксонов по отдельности (кроме Daphniidae) значения представленности, полученные двумя методами учета, сильно и достоверно коррелировали (табл. 2, рис. 5). Корреляция оценок представленности дафнид была также высоко значима, хотя и несколько слабее ($R^2=0.79$).

Метод учета таксонов по числу остатков переоценивал долю дафнид приблизительно на 30%, по сравнению с методом учета по числу особей. Для всех остальных таксонов оценки оказались очень близкими.

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа ассоциаций между оценками относительного обилия таксонов ветвистоусых ракообразных, полученными с помощью метода учета по общему числу остатков и по наименьшему числу особей (для логит-трансформированных данных), в рецентных отложениях 19 водоемов РФ.

Таксон	R^2	Slope	$F_{1,10}$	p
<i>Alona affinis</i>	0.98	0.94	555.6	< 0.000001
<i>Alona</i> sp. (small sized)	0.98	1.00	730.6	< 0.000001
<i>Alonella nana</i>	0.97	0.93	108.6	0.0019
<i>Alonella excisa</i>	0.96	0.86	250.1	< 0.000001
<i>Alonella exigua</i>	0.98	0.85	445.6	< 0.000001
<i>Bosmina longirostris</i>	0.99	0.95	832.3	< 0.000001
<i>Chydorus</i> sp.	0.99	0.97	1467.8	< 0.000001
Daphniidae	0.79	0.75	44.8	< 0.0001
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	0.94	0.84	106.9	< 0.0001
<i>Pleuroxus</i> sp.	0.92	0.77	125.7	< 0.000001

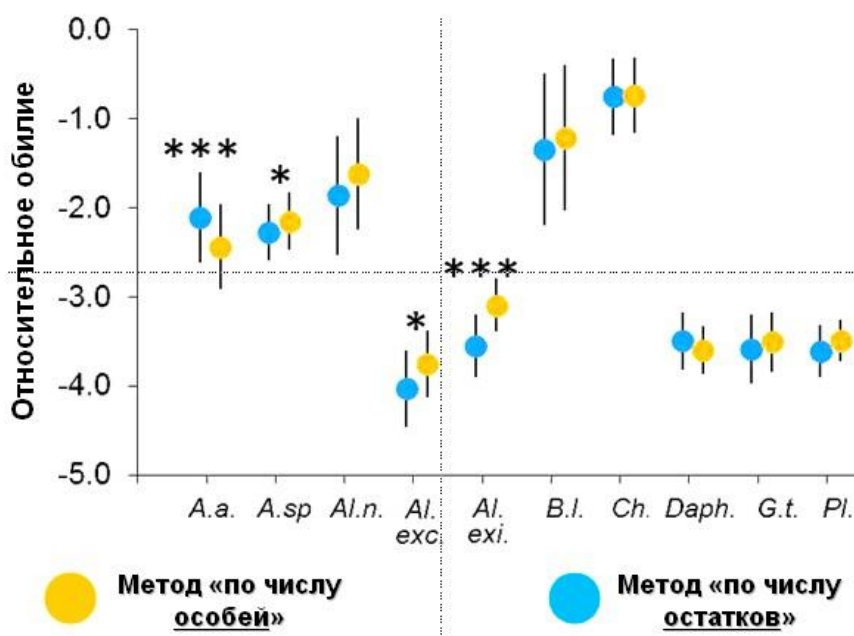


Рис. 4. Сравнение оценок относительного обилия таксонов ветвистоусых ракообразных в рецентных отложениях 19 водоемов, полученных с помощью двух методов учета – «по числу остатков» и «по числу особей». *** – $p < 0.001$, * – $p < 0.05$ (парный t-тест для зависимых выборок).

Полученные в этом исследовании результаты сравнения оценок двумя методами показали их высокую сопоставимость, что, подтвердило применимость используемого нами метода учета “по числу остатков”. Таким образом, два метода подсчета числа остатков ветвистоусых ракообразных дают в целом сходные результаты. При этом по объективным причинам, наиболее широко применяемый метод подсчета числа остатков по наиболее часто встречающемуся фрагменту склонен незначительно занижать/завышать оценки реальных численностей особей отдельных видов в материнских сообществах.

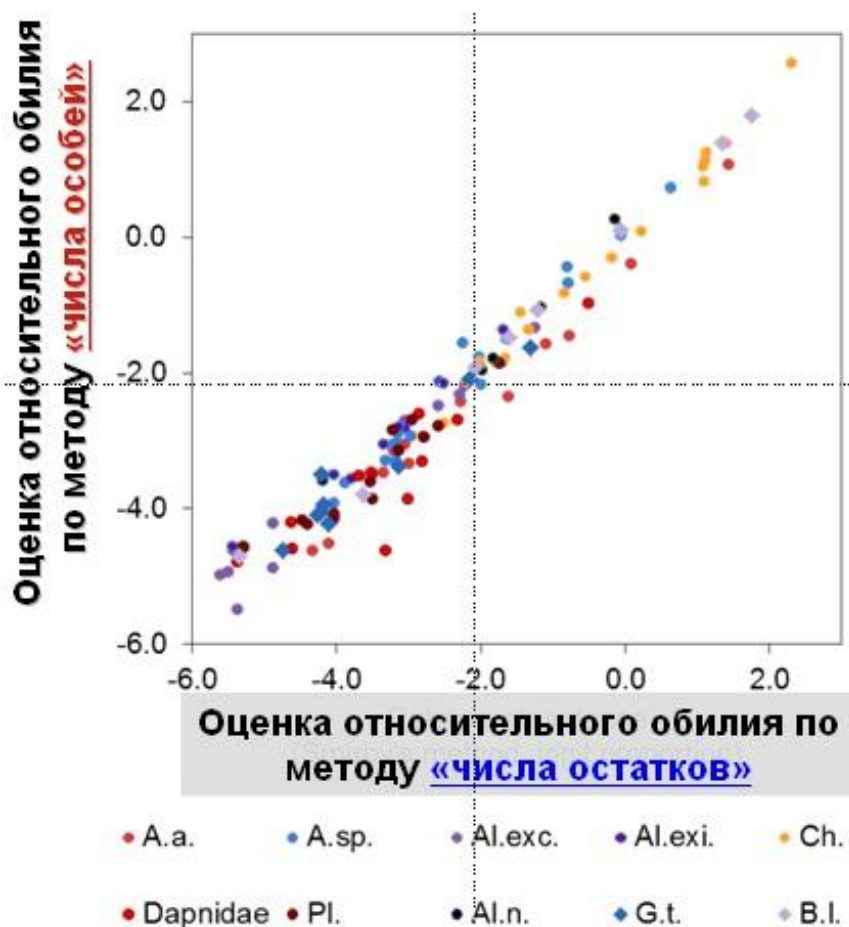


Рис. 5. Корреляция между оценками относительного обилия ветвистоусых ракообразных, полученных двумя методами – по числу остатков и по числу особей для 10 таксонов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах 19 водоемов.

ГЛАВА 7. ВЫЯВЛЕНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ТИПОВ ТАФОЦЕНОЗОВ НА ПРИМЕРЕ ВОДОЕМОВ РУЗСКОГО И ШАТУРСКОГО РАЙОНОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В данной главе проведено сравнение тафоценозов двух локальных групп водоемов (по 12 водоемов в каждой группе) по результатам трехуровневого анализа тафоценозов в рецентных отложениях. На общем альго-зоологическом уровне анализа было обнаружено, что отложения водоемов шатурской группы (Sh) отличаются более высоким содержанием остатков

десмидиевых водорослей (рис. 6). Достоверность различий по относительному обилию Desmidiaceae между шатурской и рузской группами, оцененная по критерию Манна-Уитни была очень высокой ($p < 0.01$).

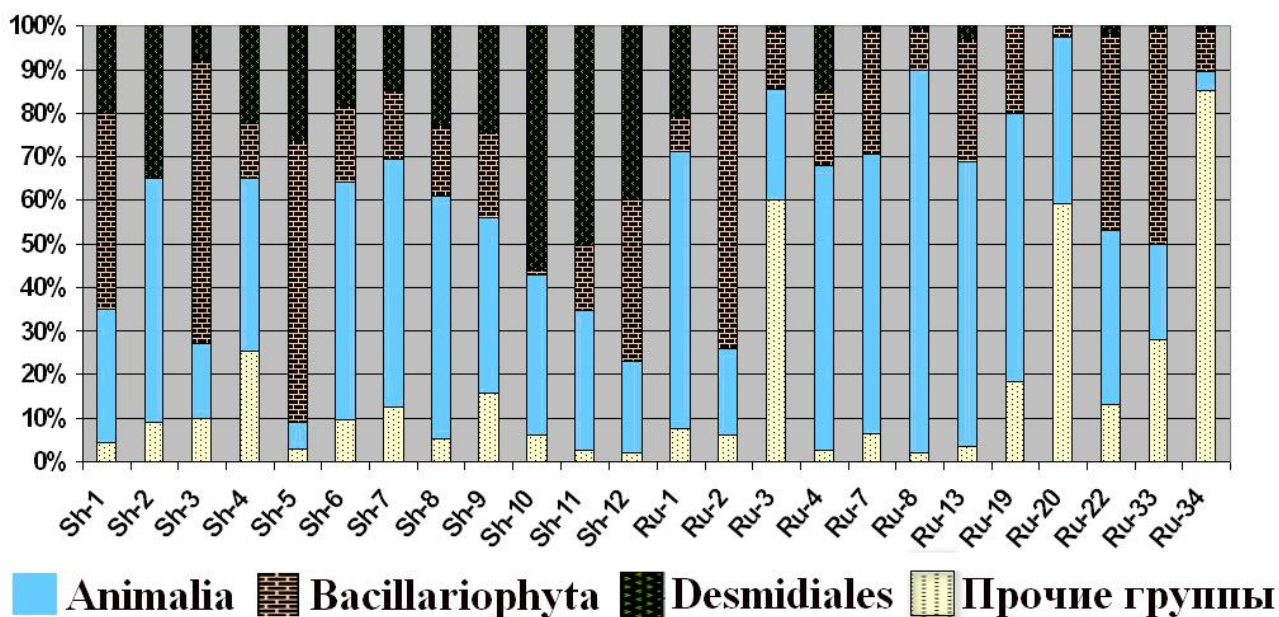


Рис. 6. Относительные доли зоогенных остатков и преобладающих групп водорослей. Sh – водоемы шатурской группы, Ru – водоемы рузской (глубокоозерской) группы.

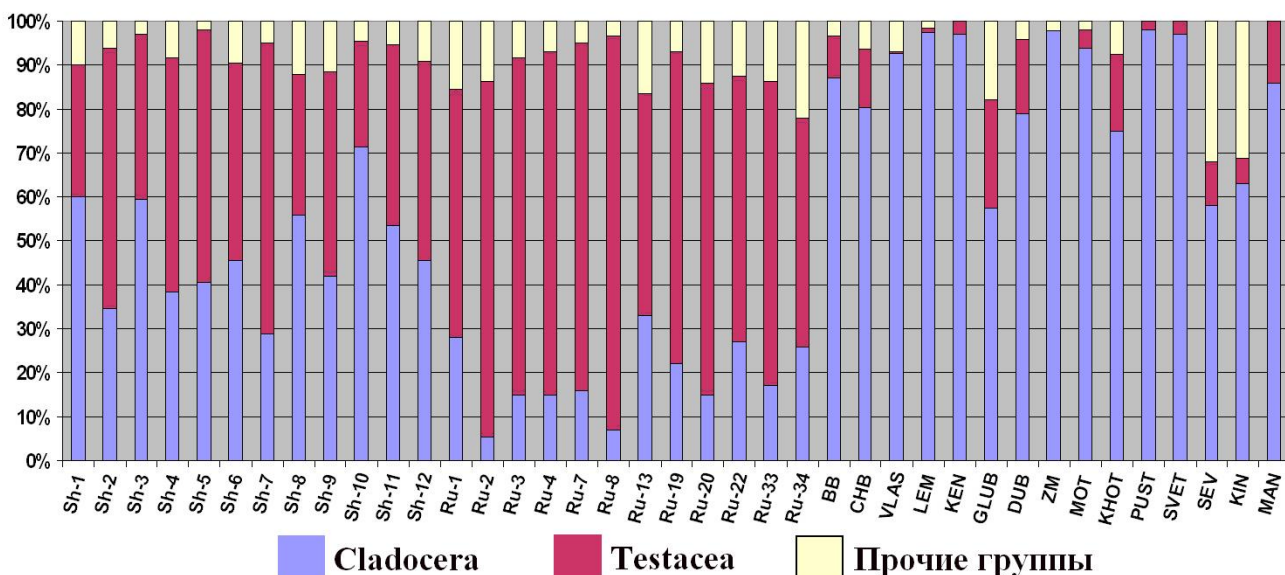


Рис. 7. Относительное обилие субфоссильных остатков Cladocera, раковинных амёб и прочих групп беспозвоночных в тафоценозах малых водоемов Московской области (Sh – водоемы шатурской группы, Ru – водоемы рузской (глубокоозерской) группы), а также 15 озёр (BB – MAN).

Второй (групповой зоологический) уровень анализа показал общее сходство состава тафоценозов водоемов двух групп. Во всех 24 водоемах преобладающими группами были Cladocera и раковинные амебы Testacea. Доля последних была в среднем более высокой в отложениях водоемов ружской группы. Однако наиболее значимое отличие было выявлено при сравнении полученных данных с составом тафоценозов крупных озер, полученных тем же методом анализа. Доля субфоссильных раковинных амеб в отложениях озер была существенно ниже, чем в исследованных малых водоемах (рис. 7).

В отложениях исследованных водоемов были найдены остатки по меньшей мере 29 видов ветвистоусых ракообразных. Кластерный анализ (UPGMA) и анализ главных компонент были применены к данным по присутствию видов Cladocera в исследованных тафоценозах. В обоих случаях наблюдалось разделение водоемов на две группы, в полном соответствии с их территориальной принадлежностью (рис. 8).

На всех трех уровнях анализа тафоценозов между водоемами сравниваемых групп были обнаружены существенные различия. Состав субфоссильной альгофлоры и остатков беспозвоночных на уровне крупных таксонов был довольно сходным, однако показатели среднего относительного обилия некоторых из них значительно разнились. Полученные данные продемонстрировали эффективность применения такой методики анализа при сравнении водоемов, а также потенциал “групповых” уровней комплексного анализа отложений для палеоэкологических реконструкций.

Таким образом, комплексный анализ биологических остатков в донных отложениях показал высокую эффективность в выявлении сходств и различий разнотипных водоемов по составу и структуре их тафоценозов. Возможность достижения подобных результатов с помощью стандартных гидробиологических методов исследования сомнительна, т. к. в таком случае было бы проблематично выяснить взаимные соотношения организмов различных групп в сообществах, а также избежать больших погрешностей, связанных с неоднородностью их пространственного и временного распределения.

В данном исследовании показана возможность выявления региональных особенностей состава субаквальных тафоценозов на разных таксономических уровнях. В связи с этим данный палеолимнологический подход может стать методом выбора при проведении био- и палеогеографических исследований водных организмов. Различия и их причины, выявленные при сравнении рецентных тафоценозов, могут быть полезны при интерпретации результатов исследования более древних субаквальных отложений.

Также показано, что тафоценозы малых водоемов отличаются от таковых больших водоемов существенно более высоким относительным обилием раковин ризопод.

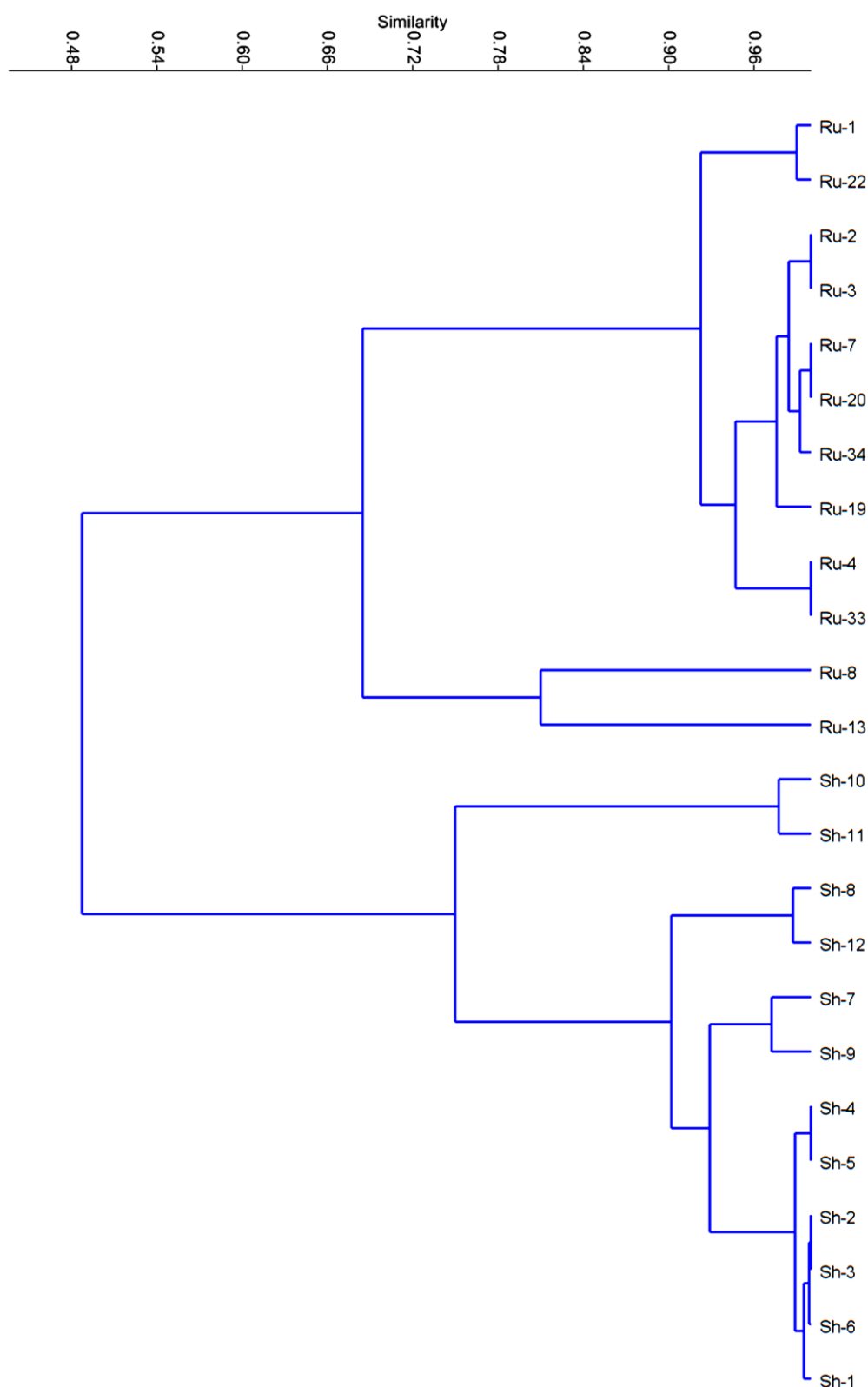


Рис. 8. Результат кластерного анализа (UPGMA, Метод попарного внутригруппового невзвешенного среднего, с использованием индекса сходства Раупа-Крика) исследованных водоемов на основе данных о присутствии видов *Cladocera* в тафоценозах водоемов Московской области (Sh – водоемы шатурской группы, Ru – водоемы рузской (глубокоозерской) группы).

ВЫВОДЫ

1. Показатели относительного обилия разных групп организмов в тафоценозе неправомерно прямо экстраполировать на их соотношения в материнских сообществах, как из-за различной сохранности остатков, так и из-за их исходно разного количества, продуцируемого организмами различных таксономических групп.

2. Тафоценозы малых водоемов отличаются от таковых больших озер существенно более высоким относительным обилием раковин тестаид. Это отличие может служить дифференциальным признаком при работе с древними субаквальными отложениями, позволяющим судить о размере и глубине палеоводоема.

3. Остатки многих групп организмов, несмотря на некоторое перемешивание, могут захораниваться преимущественно вблизи зон их продукции, то есть, неравномерно распределяться по тафоценозу на дне водоема.

4. Существуют региональные ассоциации ветвистоусых ракообразных, которые могут быть выявлены путем анализа тафоценозов в донных отложениях. Приуроченность таких ассоциаций к определенным территориям связана, по-видимому, с их региональными геологическими и гидрохимическими особенностями.

5. Тафоценозы современных эфемерных степных водоемов отличаются низкой представленностью групп водных беспозвоночных, населяющих водоем. Комплексный анализ по методике Н.Н. Смирнова в этих случаях оказывается неэффективным.

6. Разные части экзоскелета ветвистоусых ракообразных непропорционально представлены в тафоценозах, а их соотношения таксоноспецифичны.

7. Два метода учета субфоссильных ветвистоусых ракообразных в донных отложениях (по общему числу остатков и по числу особей) дают сходные результаты, что подтверждает правомочность использования первого метода в рамках группового альго-зоологического анализа.

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. Смирнов, Н.Н. Изменение зооценоза Озера Кроноцкое в конце голоцена / Н.Н. Смирнов, А.А. Жаров, Э.И. Извекова, Г.Н. Маркевич // Доклады Академии Наук. – 2013. – Т. 453. – № 6. – С. 710–714.

2. Жаров, А.А. Тафоценозы эфемерных водоемов степной зоны Европейской части России по данным альго-зоологического анализа рецентных отложений / А.А. Жаров, А.А. Котов // Известия РАН. Серия биологическая. – 2017. – № 3. – С. 312–321.

3. **Жаров, А.А.** Пространственная неоднородность тафоценоза озера Кендур (Московская область, Российская Федерация) по данным комплексного зоологического и кладоцерного анализа / **А.А. Жаров**, Б.Ф. Хасанов, А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – № 11. – С. 1330–1339.

4. Kotov, A.A. Ehippia of the Daphniidae (Branchiopoda: Cladocera) in Late Caenozoic deposits: untapped source of information for palaeoenvironment reconstructions in the Northern Holarctic / A.A. Kotov, S.A. Kuzmina, L.A. Frolova, **A.A. Zharov**, A.N. Neretina, N.N. Smirnov // Invertebrate Zoology. – 2019. – Vol.16. – № 2. – P. 183–199.

5. Tsyganov, A.N. Distribution of benthic testate amoeba assemblages along a water depth gradient in freshwater lakes of the Meshchera Lowlands, Russia, and utility of the microfossils for inferring past lake water level / A.N. Tsyganov, E.A. Malysheva, **A.A. Zharov**, T.V. Sapelko, Y.A. Mazei // Journal of Paleolimnology. – 2019. – Vol. 62. – № 2. – P. 137–150.

6. **Жаров, А.А.** Сравнительный анализ рецентных субаквальных тафоценозов на примере 24 малых водоемов Шатурского и Рузского районов Московской области (Центральная Россия) // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – № 5. – С. 516–527.

7. Neretina, A.N. Crustacean remains from the Yuka mammoth raise questions about non-analogue freshwater communities in the Beringian region during the Pleistocene / A.N. Neretina, M.A. Gololobova, A.A. Neplyukhina, **A.A. Zharov**, C.D. Rogers, D.J. Horne, A.V. Protopopov, Kotov, A. A. // Scientific reports. – 2020. – Vol. 10. – № 1. – P. 1–10.

Материалы и тезисы конференций:

1. **Zharov A.A.** Subfossil Cladocera assemblages in two pond groups in Moscow Area, Central Russia / **A.A. Zharov** // Petrusek A. et al. (eds). 10th Symposium on Cladocera. Lednice. Czech Republic. 28 September – 3 October 2014. Programme and Abstracts. – 2014. – P. 131.

2. **Жаров А.А.** Остатки ветвистоусых ракообразных и других водных беспозвоночных в отложениях современных и плейстоцен-голоценовых водоемов Берингийских территорий / **А.А. Жаров** // Удальцов С.Н. (отв. ред.). Материалы IV Всероссийской научной конференции (с международным участием) «Динамика современных экосистем в голоцене». Пушино. 17-20 октября 2016 г. Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2016. – С. 82-83.

3. **Жаров, А.А.** Субфоссильные остатки водорослей и беспозвоночных в отложениях эфемерных водоемов Саратовской и Волгоградской областей / **А.А. Жаров**, А.А. Котов // Т. М. Михеева (ред.). Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы V Международной научной конференции. 12–17 сентября 2016 г. Минск – Нарочь. – Мн.: БГУ. – 2016. – С. 216–217.

4. Сапелко, Т.В. Палеолимнологические исследования на Шатурских озерах (Московская область, Россия) / Т.В. Сапелко, Д.Д. Кузнецов, А.Н. Цыганов, **А.А. Жаров** // Л. А. Пестрякова и др. (Ред.) Труды Международной конференции «Paleolimnology of Northern Eurasia: Experience, Methodology, Current Status», Якутск, 22–27 августа 2016 г. – Якутск: СЗФУ. – С. 32–35.

5. Neretina, A.N. Remains of the branchiopod crustaceans associated with corps, skulls and hair of large mammals of Pleistocene "Mammoth Fauna" in the Beringian zone: further progress / A.N. Neretina, A.A. Kotov, **A.A. Zharov**, E.I. Izyumova // Rabus M., Knie M., Laforsch C., Karsch M., Kredler M. (eds). Cladocera XI. September 24th-29th 2017. Abstract Book. – Kulmbach. – 2017. – P. 67.

6. **Котов, А.А.** Новая группа в палеоэкологическом анализе водоемов Центральной и Северной Азии: Moinidae (Crustacea: Cladocera) / А.А. Котов, А.Н. Неретина, **А.А. Жаров** // Н.И. Дорофеюк, С.Н. Бажа, Ю.И. Дробышев, Е.В. Данжалова, А.В. Андреев, С.-Х.Д. Сыртыпова (ред.). Материалы международной конференции, посвященной 50-летию СРМКБЭ РАН и АНМ. 23-25 октября 2019 г. – Москва. – 2019. – С. 104–105.

7. **Жаров, А.А.** О соотношениях компонентов экзоскелета Cladocera в тафоценозах пресных водоемов / **А.А. Жаров**, А.В. Чабовский, А.А. Котов // Экология водных беспозвоночных: тезисы Международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. 09–13 ноября 2020 г./ ответственный редактор С. М. Жданова; Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – п. Борок: ИБВВ; Ярославль: Филигрань, 2020 – С. 35.

8. **Жаров, А.А.** О соотношениях компонентов экзоскелета Cladocera в тафоценозах пресных водоемов / **А.А. Жаров**, А.В. Чабовский, А.А. Котов // Экология водных беспозвоночных: тезисы Международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. 09–13 ноября 2020 г./ ответственный редактор С. М. Жданова ; Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – п. Борок: ИБВВ; Ярославль: Филигрань, 2020 – С. 35.