

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Су Цзяхуэй

**Структурные и функциональные характеристики сообществ
раковинных амеб в наземных местообитаниях Северной Евразии**

Специальность 1.5.15. Экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2025

Диссертация подготовлена на кафедре общей экологии и гидробиологии
биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

Научные руководители	– <i>Якимов Василий Николаевич – доктор биологических наук, доцент</i>
	<i>Салдаев Дамир Абесович – кандидат биологических наук, доцент</i>
Официальные оппоненты	– <i>Тиунов Алексей Владимирович – доктор биологических наук, член-корреспондент Российской академии наук, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук, лаборатория почвенной зоологии и общей энтомологии, главный научный сотрудник</i>
	<i>Тихоненков Денис Викторович – доктор биологических наук, Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской академии наук, лаборатория микробиологии, главный научный сотрудник</i>
	<i>Смирнов Алексей Валерьевич – кандидат биологических наук, Санкт-Петербургский государственный университет, Биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных, доцент</i>

Защита диссертации состоится 23 декабря 2025 г. в 15 часов 00 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.3 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: г. Москва, Ленинские горы, д.1 стр. 12, факультет почвоведения, аудитория М-1.

E-mail: paramonovata@my.msu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3616>. Оригинальная версия автореферата на иностранном языке размещена на портале <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3616>.

Автореферат разослан «21» ноября 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Т.А. Парамонова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Почвенные сообщества являются важнейшими компонентами наземных экосистем, играя ключевую роль в круговороте химических элементов, накоплении углерода и поддержании ряда экосистемных функций (Fitter, 2005; Dubey et al., 2019). Микроорганизмы, особенно простейшие, являются центральными элементами биологических сообществ, определяя биогеохимические процессы и сукцессионную динамику почвенных экосистем (Geisen et al., 2017; Crowther et al., 2019; Sokol et al., 2022). Среди почвенных микроорганизмов раковинные амебы занимают важное место как в минеральных почвах, так и в болотных местообитаниях (Lamentowicz and Mitchell, 2005; Mitchell et al., 2008; Coleman et al., 2024). Будучи консументами и миксотрофами, они вносят значительный вклад в функционирование почвенных пищевых сетей, круговорот углерода и азота (Potapov et al., 2021; Qin et al., 2022). Ведущими факторами, определяющими состав и разнообразие сообществ раковинных амеб, являются режим увлажнения, содержание органического вещества, кислотно-основные характеристики (Fournier et al., 2012; Arrieira et al., 2015; Fournier et al., 2016; Jassey et al., 2016; Koenig et al., 2018; Lamentowicz et al., 2020; Krashevska et al., 2020; Marcisz et al., 2020; Tsyganov et al., 2022). Несмотря на высокое экологическое значение, сообщества раковинных амеб в различных наземных биотопах и географических регионах изучены недостаточно.

Накопленные данные об экологии раковинных амеб основаны на традиционной морфологической классификации таксонов (Bonnet, 1975; Todorov and Golemansky, 1995), которая часто не позволяет в полной мере отразить экологическую роль и адаптивные стратегии организмов. Подход, основанный на анализе функциональных признаков, представляет собой новый перспективный метод, позволяющий изучать экологические стратегии раковинных амеб путём установления связей между их характеристиками, условиями окружающей среды и экосистемными функциями (Fong et al., 2023). Недавние исследования показали высокий потенциал такого подхода в выявлении экологических закономерностей и стратегий раковинных амеб. Так, анализ функциональных признаков выявил важные взаимосвязи между морфологическими и физиологическими характеристиками раковинных амеб и их адаптациями к условиям болот и минеральных почв (Krashevska et al., 2020; Marcisz et al., 2020). Эти

исследования демонстрируют необходимость в дополнение к традиционным морфологическим классификациям использовать данные о функциональном разнообразии раковинных амеб.

Изменения структуры сообществ раковинных амеб в зависимости от условий среды проявляются в разных масштабах от локальной вариабельности в пределах биотопа до гетерогенности континентального уровня, отражающей влияние климатических и орографических градиентов. Однако комплексные исследования различных аспектов биоразнообразия (видового состава, таксономического α - и β -разнообразия, функционального разнообразия), механизмов формирования структуры сообществ раковинных амеб, особенностей функциональных признаков в разных типах наземных биотопов на протяженных географических градиентах ранее не проводились.

Цель исследования: провести сравнительную характеристику структурной и функциональной организации сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб в разных регионах Северной Евразии – Среднем Поволжье, Западной Сибири и Прибайкалье.

Задачи исследования:

1. Выявить особенности видовой структуры и таксономического разнообразия сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб с учетом региональных особенностей.
2. Сформировать систему функциональных признаков для описания функционального разнообразия раковинных амеб, разработать функциональную классификацию раковинных амеб.
3. Сопоставить особенности функциональной структуры и разнообразия сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб с учетом региональных особенностей.
4. Провести сравнительный анализ механизмов формирования сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб.
5. Выявить особенности широтного распределения альфа- и бета-разнообразия сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб.

Научная новизна. Предложены новые подходы, интегрирующие таксономическую классификацию и функциональные признаки у раковинных амеб. Впервые разработана система функциональных признаков и классификация раковинных амеб, ориентированная на изучение их экологических ролей и разнообразия. Функциональная классификация позволяет выйти за рамки традиционных морфологических систем и обеспечивает более глубокое понимание экологических стратегий этих организмов. Впервые проведен сравнительный анализ механизмов формирования сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб с учётом региональных и широтных различий. Выявленные широтные градиенты разнообразия и региональная специфика сообществ раскрывают новые аспекты экологии раковинных амеб, обеспечивая всесторонний анализ их биоразнообразия и функциональных характеристик. Таким образом, данное исследование вносит вклад в разработку новых методологических подходов и расширяет возможности изучения сообществ раковинных амеб в наземных экосистемах.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты, полученные в ходе исследования, способствуют пониманию экологических стратегий и механизмов формирования сообществ раковинных амеб в контрастных наземных экосистемах. Выявление закономерностей таксономического и функционального разнообразия сообществ раковинных амеб даёт основу для понимания их адаптации к различным экологическим условиям и роли в почвенных экосистемах. Разработка системы функциональных признаков и классификации открывает новые перспективы в изучении сообществ одноклеточных организмов, позволяя более эффективно связывать функциональные признаки с экологическими факторами. Практическая значимость исследования заключается в развитии биоиндикаторных подходов, поскольку раковинные амебы могут служить чувствительными маркерами изменений окружающей среды, таких как изменение режимов увлажнения почвы и климатических условий. Анализ широтного градиента разнообразия и региональных различий позволяет прогнозировать реакции микробных сообществ на глобальные изменения окружающей среды, что важно для охраны природы и устойчивого управления почвенными ресурсами.

Объект и предмет исследования. Объектом исследования являлись сообщества раковинных амеб минеральных почв и болотных биотопов. Предмет исследования – зависимость структурно-функциональных характеристик сообществ раковинных амеб от типа биотопа и средовых переменных.

Методология и методы. Методология данного исследования основана на комплексном подходе к анализу сообществ раковинных амёб с применением показателей таксономического и функционального разнообразия, функциональных признаков, которые анализировались методами традиционного статистического анализа, а также с применением нуль-модельного анализа.

Положения, выносимые на защиту:

1. Ведущим фактором, определяющим структурно-функциональные отличия сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб, является характерный для экорегиона режим увлажнения минеральных почв. В лесостепных экорегионах с недостаточным увлажнением минеральных почв сообщества сфагнобионтов обладают большим таксономическим и функциональным разнообразием по сравнению с сообществами педобионтов. В таежных и тундровых экорегионах с достаточным либо избыточным увлажнением минеральных почв выше разнообразие сообществ педобионтов.

2. Почвообитающие и сфагнобионтные сообщества раковинных амеб отличаются по преобладающим функциональным признакам. Для сообществ сфагнобионтов характерны более крупные амебы с органическими или покрытыми эндогенными кремнеземными пластинками (идиосомами) раковинками удлиненной формы с прямым терминально расположенным устьем. В сообществах педобионтов преобладают амебы с меньшими размерами раковинок укороченной формы, покрытые экзогенными кроющими элементами (ксеносомами) с устьем, расположенным в центреentralной поверхности.

3. Ведущим механизмом формирования структуры сообществ почвообитающих раковинных амеб является абиотический фильтр (влияние локальных факторов среды), тогда как в сообществах сфагнобионтных раковинных амеб выше влияние межвидовых взаимодействий.

4. α - и β -разнообразие сфагнобионтных раковинных амёб в масштабе Северной Евразии определяется такими климатическими факторами, как среднегодовая температура и сезонность хода осадков, причем для сообществ переувлажненных микробиотопов (западин) характерен обратный широтный градиент разнообразия, тогда как для сообществ сухих микробиотопов (кочек) зависимости от широты не наблюдается, что отражает в целом стрессовые условия данного типа местообитания.

Личный вклад автора в работу. В ходе исследования автор обосновал актуальность темы диссертации, определил цели и задачи исследования, провел анализ данных, сформулировал обобщения и выводы. В частности, автор разработал комплексную базу данных, содержащую значения 18 функциональных признаков для 372 видов раковинных амёб, а также создал базу данных количественных проб, объединив несколько независимых наборов данных, обеспечивая ее надежность и пригодность для детального анализа. Автор провел статистический анализ данных, включая написание скриптов для анализа и визуализации результатов. Автор описал и интерпретировал полученные результаты в контексте экологических теорий и показал их значимость для понимания структуры и функционирования сообществ раковинных амёб.

Степень достоверности и апробация работы. Выводы и их интерпретации, представленные в данной диссертации, прошли тщательную проверку и валидацию через различные каналы научной коммуникации и экспертной оценки. Результаты исследования были представлены и обсуждены на ведущих международных конференциях, что позволило получить обратную связь и экспертную оценку научного сообщества: 10-й Международный симпозиум по раковинным амёбам (2023), Мадрид, Испания; Международный научный онлайн-семинар по арктическим и субарктическим экосистемам (2023), Россия; Международная конференция “Актуальные направления и достижения в науках о жизни” (2024), Шэньчжэнь, Китай. Эти мероприятия предоставили возможность активного взаимодействия с международным научным сообществом, обеспечивая проверку полученных результатов в контексте различных научных подходов.

Публикации. По результатам опубликовано 5 статей в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ.015.3 по

специальности 1.5.15. Экология (биологические науки). В работе [1] вклад автора составил 1,2 печатных листа (п.л.) из 2,05 п.л.; в работе [2] 1 п.л. из 1,88 п.л.; в работе [3] 0,45 п.л. из 0,79 п.л.; в работе [4] 1 п.л. из 1,78 п.л.; в работе [5] 0,15 п.л. из 0,77 п.л.

Структура и объем диссертации. Настоящая диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы (включает 196 источников). Диссертация изложена на 157 страницах, проиллюстрирована 11 таблицами и 29 рисунками, которые подтверждают основные выводы исследования.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научным руководителям д.б.н. Якимову В.Н. и к.б.н. Салдаеву Д.А. за всестороннюю поддержку на протяжении всей работы над данной диссертацией. Автор выражает благодарность д.б.н. Мазею Ю.А., к.б.н. Цыганову А.Н., к.б.н. Мазей Н.Г., к.б.н. Чернышову В.А., к.б.н. Комарову А.А., к.б.н. Бабешко К.А. и к.б.н. Малышевой Е.А. за их ключевую роль в проведении полевых исследований и обработке проб, которые легли в основу диссертационного исследования. Автор выражает глубокую признательность и благодарность своим родителям и близким за их неизменную поддержку и вдохновение на протяжении всего академического пути.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе приведены основные сведения о биологии и функциональной роли раковинных амеб в экосистемах. Рассмотрены ключевые факторы среды, влияющие на их распространение и разнообразие. Обобщены сведения о функциональных признаках раковинных амеб и их использовании в экологических исследованиях. Выявлены недостаточно проработанные вопросы в сфере изучения функционального разнообразия и структуры сообществ раковинных амеб, определившие цель и задачи диссертационного исследования. Во-первых, не проводилось сравнение структуры сообществ раковинных амеб в разных экорегионах в различных местообитаниях на основе таксономического состава, функциональных признаков и механизмов формирования структуры сообщества. Во-вторых, мало изучено влияние широтных и долготных градиентов на разнообразие раковинных амеб в различных регионах. Устранение этого пробела необходимо для понимания общих биогеографических

закономерностей и прогнозирования реакции сообществ на изменения окружающей среды. В-третьих, существующие исследования функциональной структуры сообществ раковинных амеб основаны на классификации морфологических форм, которая не в полной мере отражает функциональные роли и адаптивные стратегии раковинных амеб. Применение классификационной системы, основанной на признаках, является перспективным способом преодоления этого разрыва.

Глава 2. Материалы и методы

В данном исследовании интегрированы три набора данных: функциональные признаки, количественные пробы раковинных амеб и климатические данные.

Данные о функциональных признаках. Для формирования базы данных был составлен список видов на основе количественных проб из болот, озер и минеральных почв Северной Евразии, а также из обширной европейской (Amesbury et al., 2016) и североамериканской (Amesbury et al., 2018) баз данных по численности раковинных амеб в болотных экосистемах. Значения признаков были собраны из литературных источников, онлайн-баз данных и определителей. Признаки включали промеры раковины (длина, ширина и высота, отношение ширины к длине раковины R1, отношение глубины к ширине раковины R2), тип формы раковины, характеристики устья (длина, ширина, отношение длины устья к ширине раковины R3, отношение ширины устья к длине R4, положение устья, степень его выгибания, тип края и присутствие или отсутствие воротника), структурные особенности (наличие внутренних перегородок, шипов или покровов раковины), а также тип питания раковинных амеб.

Данные о численности. В диссертационном исследовании использованы данные о численности раковинных амеб в количественных пробах, собранных из болотных и почвенных биотопов, а также озер Северной Евразии ($50\text{--}70^\circ$ с.ш., $28\text{--}158^\circ$ в.д.) творческим коллективом под руководством Ю.А. Мазея. Полный набор данных включает 1635 проб (Рис. 1): 1115 из болот, 429 из минеральных почв и 91 из озер. Сравнение сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб проводилось на основе выборки из 170 проб из болотных биотопов (кочки, поляны и западины) и 150 проб из почвенных биотопов (подстилка, основание ствола,

пространства под и между кронами деревьев, мох, лишайник). Для анализа широтного градиента α -разнообразия в сообществах сфагнобионтных раковинных амеб, была использована выборка, включающая 816 проб из 75 болот. Для анализа широтного градиента β -разнообразия в сообществах почвообитающих раковинных амеб была использована выборка из 111 проб, отобранных в почвенных местообитаниях в соответствии с иерархической схемой (климатическая подзона, тип экосистемы, микробиотоп, повторности).

Климатические данные. Климатические данные были получены из базы WorldClim v2.0 (разрешение 10 мин) и включали 19 биоклиматических переменных. Дополнительные переменные, такие как потенциальная испаряемость и индекс аридности, были получены из базы данных Global Aridity Index (Zomer et al., 2022).

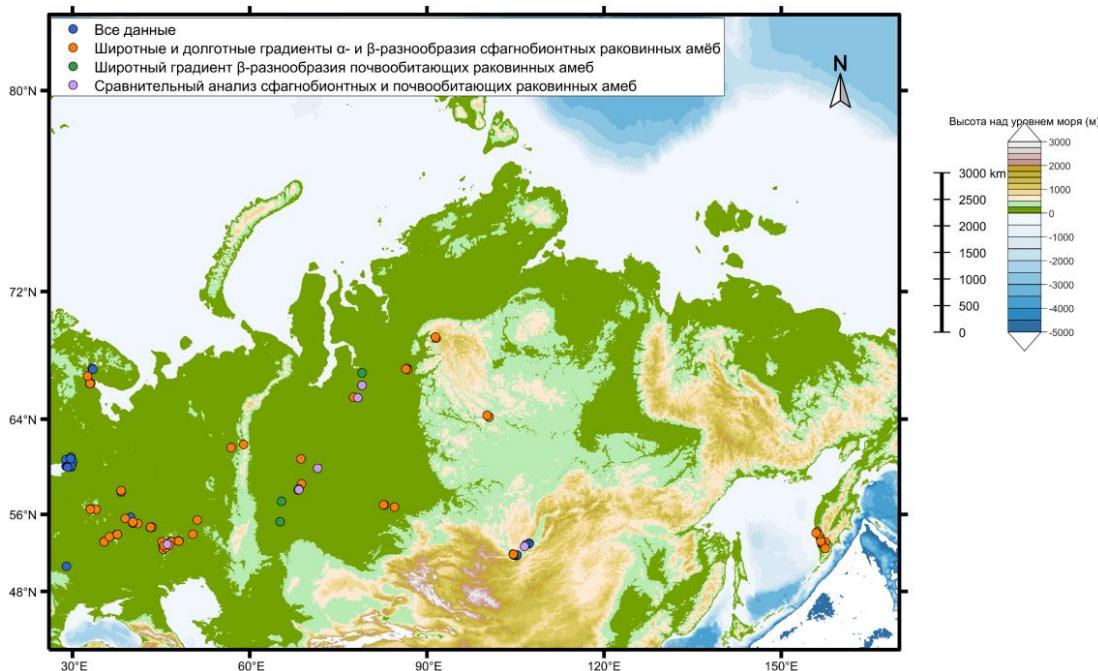


Рис. 1. Точки отбора количественных проб.

Метрики структуры сообщества. Таксономическое разнообразие оценивалось с использованием чисел Хилла (S , D_1 , D_2) и индекса выровненности Пиелу (E). β -разнообразие анализировалось с помощью мультиплекативной декомпозиции на основе индексов 1- C_{qN} (Chao et al., 2014). Индексы функционального разнообразия (FRic, FEve, FDiv) рассчитывались на основе функциональных расстояний Гауэра (Laliberté et al., 2014). Для количественных признаков рассчитывались

средневзвешенные по сообществу значения (CWM), а для категориальных признаков – доли категорий. Для выявления механизмов формирования сообществ применялись нуль-модели на основе 999 перестановок с расчетом стандартизованных эффектов для среднего расстояния между видами (SES.MPD): кластеризация ($\text{SES.MPD} < 0$) указывала на эффект фильтрования средой, а рассеивание ($\text{SES.MPD} > 0$) – на эффект конкурентного исключения (Kembel et al., 2010).

Статистический анализ. Для разработки функциональной классификации, основанной на признаках, был применен иерархический кластерный анализ методом Уорда, а оптимальное число функциональных групп определялось с помощью метода силуэтов (Rousseeuw, 1987). Анализ главных координат (PCoA) на основе расстояний Гауэра использовался для визуализации различий между группами, а взаимосвязи между главными осями и признаками анализировались с помощью регрессионного анализа. Для сравнения видовой структуры сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб использовались анализ главных компонент (PCA) и перестановочный дисперсионный анализ (PERMANOVA) на основе коэффициентов Брэя-Кёртиса. Влияние типа биотопа и региона на метрики структуры сообществ анализировалось с применением критерия Шейрера-Рэя-Хэра, а попарные сравнения проводились с помощью критерия Уилкоксона. Для стандартизованных эффектов SES.MPD также проводился анализ на предмет отличия от нуля.

Широтный градиент α - и β -разнообразия в сфагнобионтных сообществах анализировался с использованием линейных моделей со смешанными эффектами, где идентификатор болота использовался как случайный фактор, микробиотоп являлся категориальным фактором с фиксированным эффектом, а широта, долгота и климатические переменные выступали в качестве количественных предикторов с фиксированным эффектом. При этом рассматривалось также взаимодействие между микробиотопом и количественными предикторами, подразумевая возможность микробиотической специфики.

Для анализа широтного градиента β -разнообразия в минеральных почвах рассчитывалось нормализованное β -разнообразие ($1-C_{qN}$) на трех масштабах для диапазона порядков разнообразия q от 0 до 5. Анализ нуль-моделей проводился методом рандомизации (9999 перестановок) для порядков $q = 0, 1, 2, 3$.

Глава 3. Функциональные группы раковинных амеб

Данные по признакам были собраны из первичной литературы для 372 наиболее часто встречающихся в Северной Голарктике видов раковинных амеб. База данных содержит полный набор 18 признаков для всех видов.

Кластерный анализ позволил выявить семь функциональных групп, отражающих адаптации раковинных амеб к различным условиям окружающей среды. Группы 1 и 2 включают виды с крупными раковинами и сложными структурными характеристиками (например, прямое терминальное отверстие устья без инвагинации, наличие воротничка, покрытие клептостомами), многие виды из этих двух групп предпочитают влажные условия (например, пресноводные водоемы, влажные сфагновые мхи и органические осадки). Группы 3–5 представлены видами среднего размера. Группа 6 характеризуется пателлиформной раковиной с органическим альвеолярным покрытием и центральным вентральным устьем, ее представители адаптированы к засушливым условиям и способны заселять микропоры в почвенной матрице, особенно в мелкозернистых минеральных почвах. Группа 7 включает наибольшее количество видов, которые имеют наименьший размер тела и размер устья (прямое терминальное положение). Эти характеристики позволяют видам данной группы заселять различные микроместообитания в почве, делая их активными участниками различных почвенных процессов.

Распределение видов и соответствующих функциональных групп в функциональном пространстве, полученном с помощью анализа главных координат (РСоА), представлено на Рис. 2а и 2б. Первые три главные координаты объясняют значительную часть (56.9%) общей изменчивости. Первая главная координата служит основной осью вариации, объясняя 26.3% дисперсии, и разделяет Группы 1, 4 и совокупность Групп 5–6. Вторая ось, объясняющая 19.3% дисперсии, дифференцирует Группу 7 от Групп 5 и 6, а третья ось, объясняющая 11.3% дисперсии, разделяет Группы 3, 4 и 6. Таким образом, для адекватного представления функциональных групп раковинных амеб необходима трехмерная визуализация.

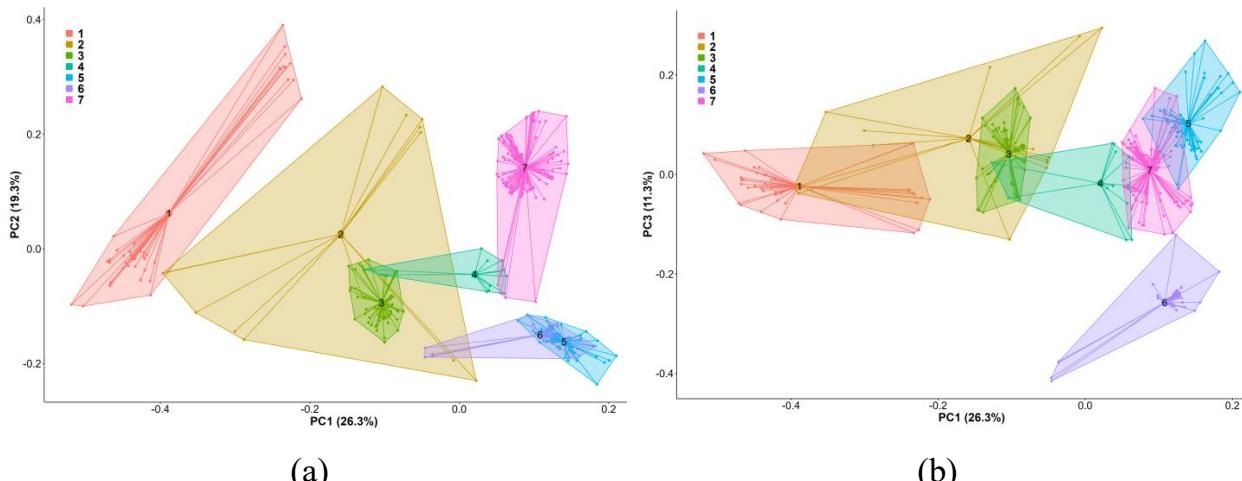


Рис. 2. Функциональные группы раковинных амеб в функциональном пространстве, построенном методом главных координат на основе функциональных расстояний Гауэра. (а) Проекция на плоскость первой и второй главных координат (PC1 и PC2). (б) Проекция на плоскость первой и третьей главных координат (PC1 и PC3). Функциональные группы отображены номерами от 1 до 7 и выделены цветом.

Для интерпретации структуры функционального пространства был проведен анализ взаимосвязи между распределением признаков и главными осями. Низкие значения PC1 ассоциированы с крупными размерами раковины, грушевидной формой раковины, прямым терминальное устьицем, покрытием клептостомами, наличием шипов и хищничеством. Низкие значения PC2 ассоциированы с широкими, толстыми раковинами, крупными и вытянутыми устьицами, полусферической формой. Низкие значения PC3 ассоциированы с малыми размерами раковины, инвагинацией устья, отсутствием шипов и относительно малым размером устья (R3).

Глава 4. Структурно-функциональные особенности организации сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб разных экорегионов

Для сравнения сообществ почвообитающих и сфагнобионтных раковинных амеб из полной базы данных были выбраны 320 проб из шести регионов умеренной зоны, в которых изучались как болотные, так и почвенные биотопы. В общей сложности в этой выборке проб было зарегистрировано 177 видов и подвидов раковинных амеб, из которых 110 видов отмечены в минеральных почвах и 157 – в болотных экосистемах. Видовое богатство варьировало от 1 до 60 видов на пробу (среднее значение ± стандартное отклонение: 14.3 ± 8.9).

Структура сообщества. PERMANOVA на основе расстояния Брэя-Кёртиса выявил значимое влияние типа биотопа, региона и их взаимодействия на состав видов ($p < 0.001$). Межрегиональные различия оказывали наибольшее влияние ($R^2 = 13.6\%$), что отражает широкий географический охват исследования. Тип биотопа 7. также играл значительную роль ($R^2 = 9.4\%$), а их взаимодействие ($R^2 = 10\%$) указывало на вариабельность влияния биотопа в разных регионах.

Ординация на основе метода главных компонент (Рис. 3) продемонстрировала четкое разделение почвообитающих и сфагнобионтных сообществ раковинных амеб. Первая главная компонента дифференцировала сообщества минеральных почв, в которых доминировали *Centropyxis aerophila sphagnicola* и *Centropyxis aerophila* (17.4 % и 16.6 % соответственно), от сфагнобионтных сообществ, где преобладали *Trinema lineare* (17.2 %) и *Hyalosphenia papilio* (7.7 %). Вторая главная компонента отражала региональные особенности: *Hyalosphenia papilio* доминировала в сфагнобионтных сообществах Среднего Поволжья и Прибайкалья (11.8 %), тогда как *Trinema lineare* была более обильна в Западной Сибири (28.3 %).

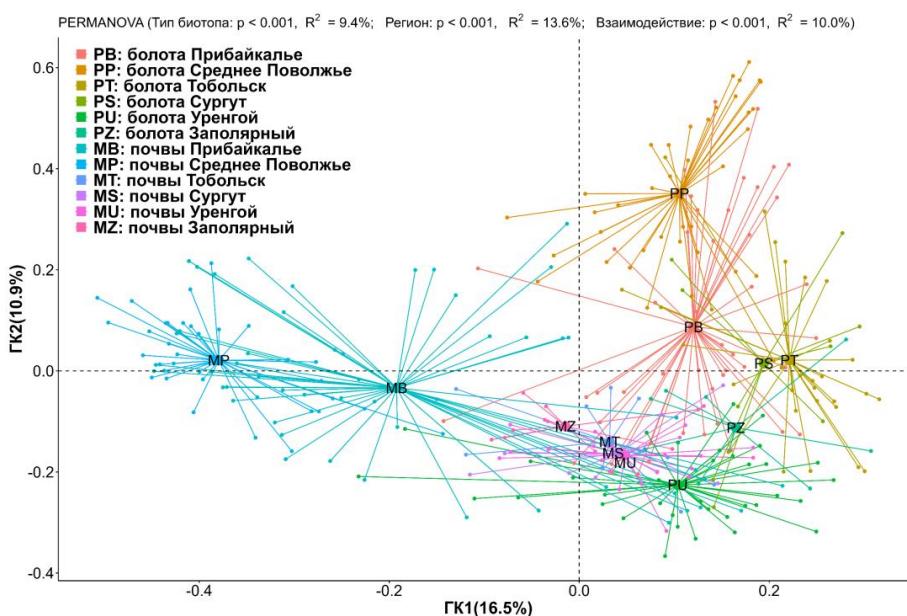


Рис. 3.
Ординационная
диаграмма (метод
главных компонент
на основе
преобразованных по
Хэллинджеру
относительных
представленностей)

Видовое разнообразие. Критерий Шейрера-Рэя-Хэра выявил значимое влияния региона и типа биотопа на все четыре метрики разнообразия (Рис. 4). Взаимодействие факторов было значимым для видового богатства, индексов Шеннона и Симпсона (но не для индекса выровненности Пиелу), что свидетельствует о региональной специфике влияния среды на разнообразие сообществ раковинных амеб. В Среднем Поволжье и Прибайкалье сфагнобионтные сообщества демонстрировали более высокие значения

видового богатства, индексов Шеннона и Симпсона по сравнению с почвообитающими сообществами, тогда как в Западной Сибири наблюдалась противоположная тенденция (Рис. 4а–4б). Напротив, индекс выровненности Пиелу был стабильно выше в почвообитающих сообществах во всех регионах (Рис. 4с).

Функциональное разнообразие. Среди метрик функционального разнообразия только функциональное богатство значимо связано с типом биотопа и регионом, причем эффект взаимодействия также значим (Рис. 4д): оно выше в сфагнобионтных сообществах в Среднем Поволжье и Прибайкалье, но выше в почвообитающих сообществах Западной Сибири, хотя отличия между биотопами не были значимыми во всех четырех регионах Западной Сибири.

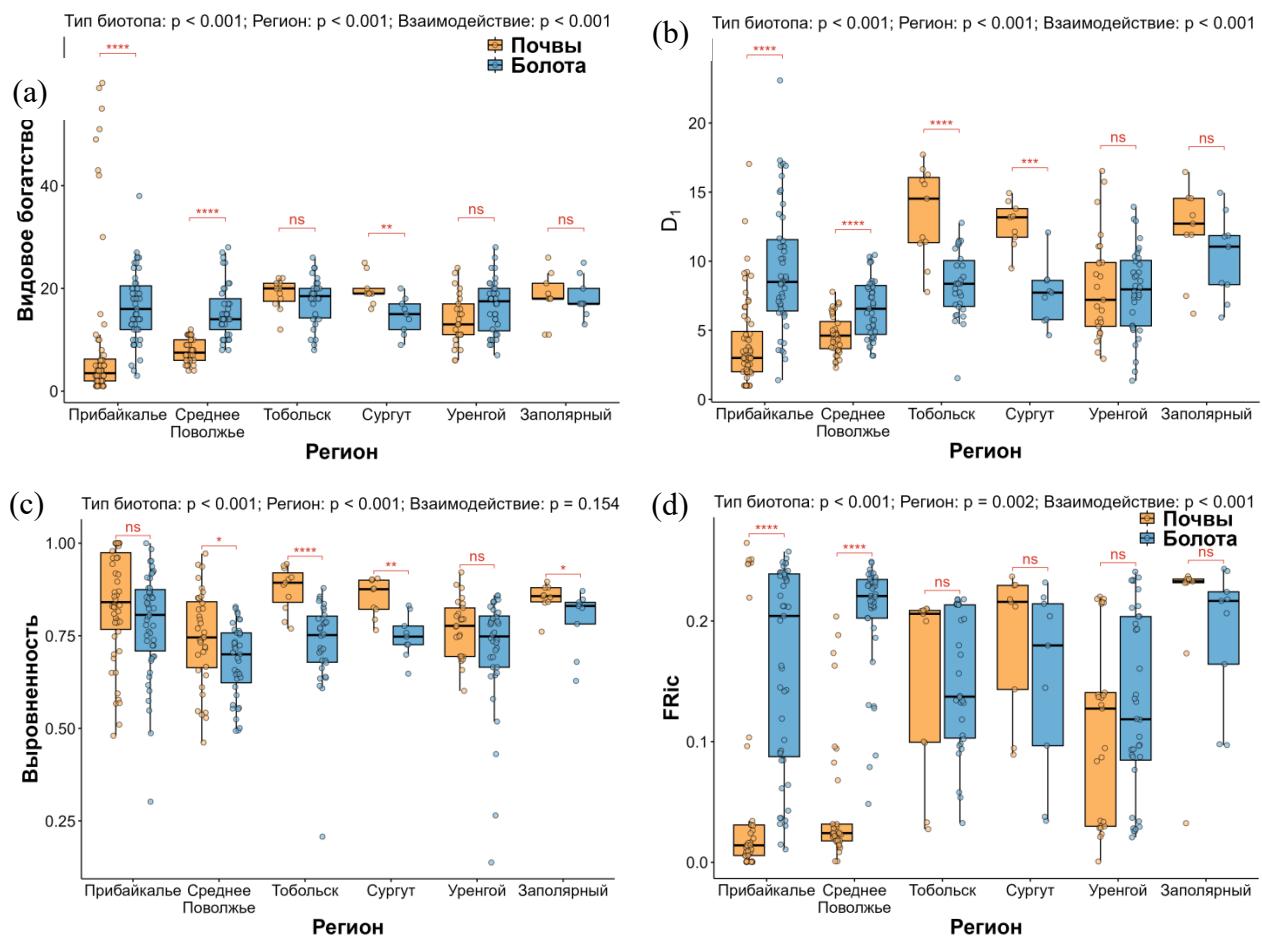


Рис. 4. Показатели таксономического и функционального разнообразия сообществ сфагнобионтных и почвообитающих раковинных амеб в разных регионах. (а) Видовое богатство. (б) Индекс разнообразия первого порядка. (с) Индекс выровненности Пиелу. (д) Индекс функционального богатства. Символы отражают значимость попарных сравнений между типами биотопа внутри регионов. (****) - $p < 0.0001$, (*** $) - 0.0001 < p < 0.001$, (**) - $0.001 < p < 0.01$, (*) - $0.01 < p < 0.05$, (ns) - $p > 0.05$.

Эти результаты подчеркивают роль региональной специфики в формировании разнообразия. В регионах, относящихся к зоне тундры и тайги (Западная Сибирь), минеральные почвы обеспечивают уровень влажности и гетерогенности местообитаний, сопоставимые с болотными биотопами, поддерживая высокое разнообразие. Напротив, более сухие почвы в регионах, отсюда к лесостепной зоне (Среднее Поволжье и Прибайкалье), характеризуются менее благоприятными для раковинных амеб условиями, что ограничивает разнообразие. Стабильно высокая выровненность в почвообитающих сообществах указывает на более стабильные условия среды и отсутствие выраженного доминирования.

Функциональные признаки. Функциональные признаки раковинных амеб существенно зависят от типа биотопа, однако различия варьируют между регионами. В целом амебы сфагнобионтных сообществ имеют больший объем по сравнению с амебами почвообитающих сообществ (Рис. 5а), что, вероятно, является адаптацией к насыщенной влагой среде с низким содержанием кислорода. Более крупные раковины могут повышать плавучесть и запасать кислород, что способствует выживанию в условиях низкого содержания кислорода. Напротив, меньший объем амеб почвообитающих сообществ предполагает адаптацию к хорошо аэрируемым местообитаниям. Тем не менее, для других размерных признаков между регионами есть существенные отличия. В Среднем Поволжье и Прибайкалье амебы сфагнобионтных сообществ обладают более длинными и широкими раковинами (Рис. 5б), тогда как в Западной Сибири более крупные размеры характерны для почвообитающих сообществ. Отношение ширины к длине раковины (R_1) значимо ниже в сфагнобионтных сообществах (Рис. 5с), что указывает на более вытянутую форму раковины. Аналогично, относительный размер устьица (R_3) ниже в сфагнобионтных сообществах Среднего Поволжья и Прибайкалья, но выше в Западной Сибири. Эти различия, вероятно, отражают влияние влажности, доступности питательных веществ и стабильности среды.

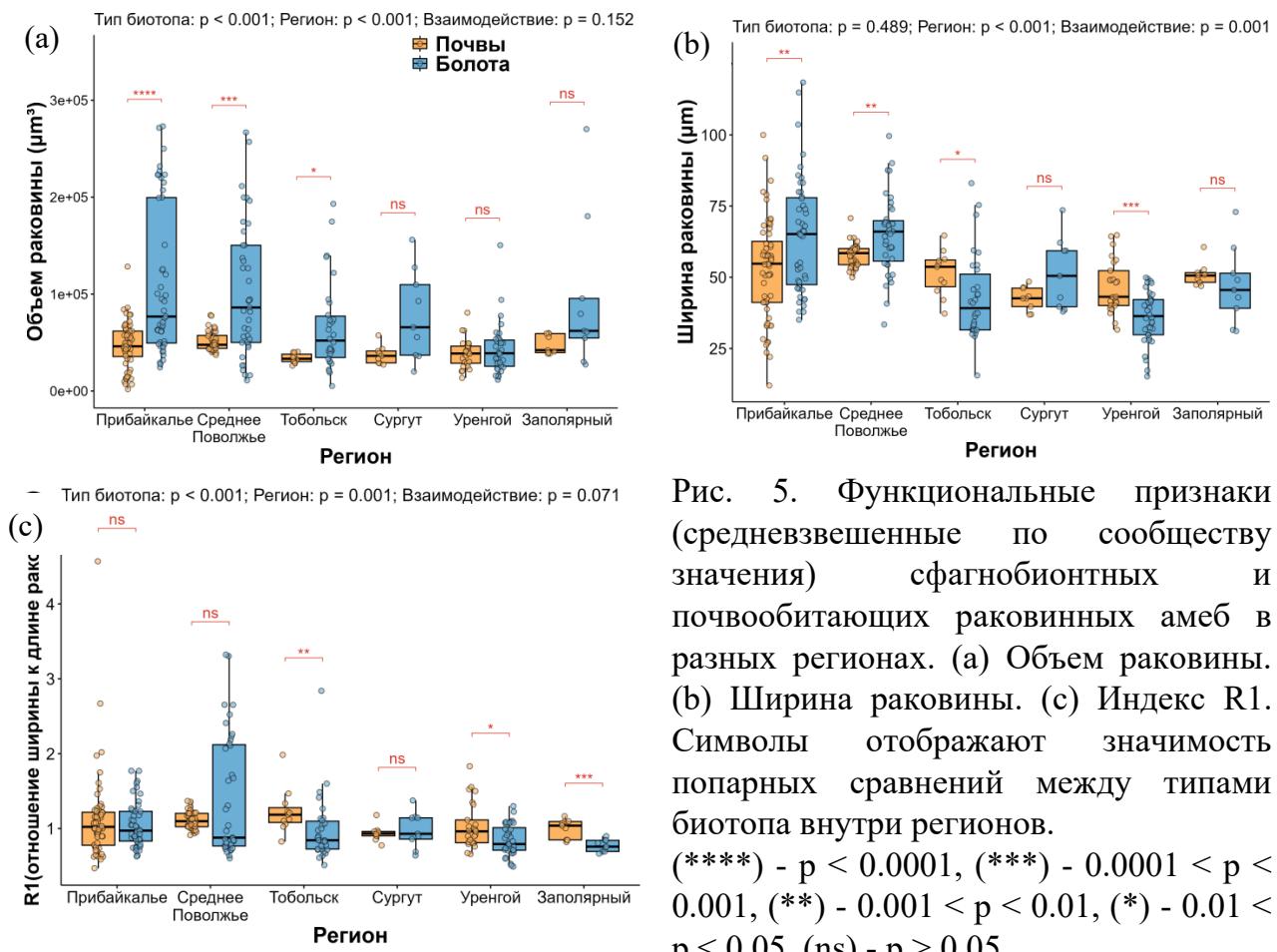


Рис. 5. Функциональные признаки (средневзвешенные по сообществу значения) сфагнобионтных и почвообитающих раковинных амеб в разных регионах. (а) Объем раковины. (б) Ширина раковины. (с) Индекс R1. Символы отображают значимость попарных сравнений между типами биотопа внутри регионов.
 $(***)$ - $p < 0.0001$, $(**)$ - $0.0001 < p < 0.001$, $(*)$ - $0.001 < p < 0.01$, (ns) - $p > 0.05$.

Категориальные признаки демонстрируют более четкие тенденции. Сфагнобионтные сообщества характеризуются более высокой долей пателлиформных и овальных раковин, тогда как в почвообитающих сообществах преобладают раковины полусферической формы. В сфагнобионтных сообществах преобладают раковины с прямыми терминальными устьицами, в то время как в почвообитающих сообществах более распространены центральные вентральные устьица.

Амебы сфагнобионтных сообществ также чаще имеют зазубренные края устьица и идиосомальные покровы, что является адаптацией к высокому содержанию органического вещества и стабильным условиям увлажнения. Напротив, в минеральных почвах преобладают ксеносомальные покровы, что, вероятно, связано с большим количеством минеральных частиц. В обоих типах биотопов преобладают бактериофаги. Миксотрофы встречаются редко, практически всегда в сфагнобионтных

сообществах. Доля хищных амеб варьирует по регионам, что может указывать на локальные различия в доступности пищевых ресурсов.

В целом функциональные признаки отражают биотическую и региональную специфику. Большой объем раковины и органические покровы в сфагнобионтных сообществах являются приспособлением к насыщенным водой, богатым органикой субстратам. В то же время амебы минеральных почв обладают структурными признаками, отражающими приспособление к более сухим, богатым минералами субстратам. Эти паттерны подчеркивают роль локальных и региональных факторов в формировании функциональных признаков микробных сообществ и их экологических стратегий.

Механизмы формирования структуры сообществ. Статистический анализ стандартизованных эффектов SES.MPD выявил значимость отличий в механизмах формирования сообществ между сфагнобионтными и почвообитающими сообществами. Значения SES.MPD были выше в сфагнобионтных сообществах (Рис. 6). Почвообитающие сообщества характеризуются значимой функциональной кластеризацией (медианный SES.MPD < 0), что свидетельствует о выраженном влиянии абиотического фильтра во всех регионах. Напротив, сфагнобионтные сообщества в целом проявляли функциональное рассеяние (медианный SES.MPD > 0), что указывает на ведущую роль биотических взаимодействий, хотя значимые различия отмечены только в Среднем Поволжье.

Эти результаты указывают на то, что абиотический фильтр является доминирующим механизмом формирования сообществ в минеральных почвах, ограничивая состав присутствующих в сообществах видов. В болотных биотопах, напротив, большую роль играют биотические взаимодействия, способствующие росту функционального разнообразия.

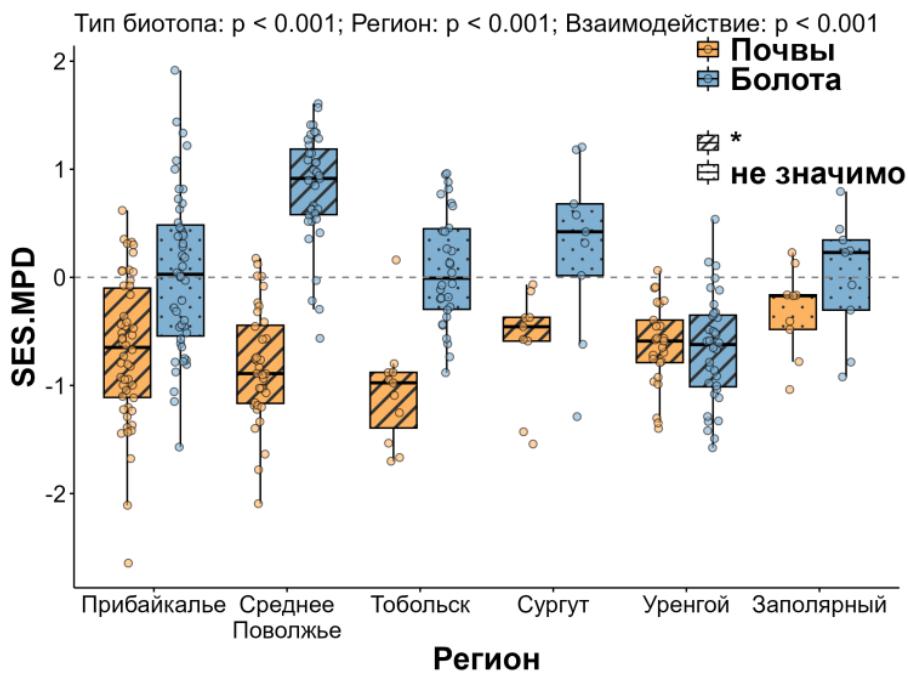


Рис. 6. Стандартизованные эффекты (SES.MPD) для среднего расстояния между видами, рассчитанные на основе нуль-модельного анализа, сфагнобионтных и почвообитающих раковинных амеб в разных регионах. Штриховка указывает на значимость отличия среднего эффекта от нуля.

Глава 5. Широтные и долготные градиенты видового разнообразия раковинных амеб

Зависимость α - и β -разнообразия сообществ сфагнобионтных раковинных амеб от широты, долготы и климатических переменных. Биогеографические закономерности в сфагнобионтных сообществах анализировались на основе 816 проб из 75 болот, в которых было зарегистрировано 240 таксонов раковинных амёб. Сравнение микробиотопов выявило, что видовое богатство было наибольшим в понижениях микрорельефа и наименьшим на кочках. Анализ линейной модели со смешанными эффектами выявил увеличение видового богатства в северном направлении, особенно в понижениях и на ровных участках (полянах), тогда как его связь с долготой была незначимой (Рис. 7а). Видовое богатство отрицательно коррелировало со среднегодовой температурой и осадками (Рис. 7б–7с), при этом температура оказалась наилучшим предиктором ($R^2 = 0.179$).

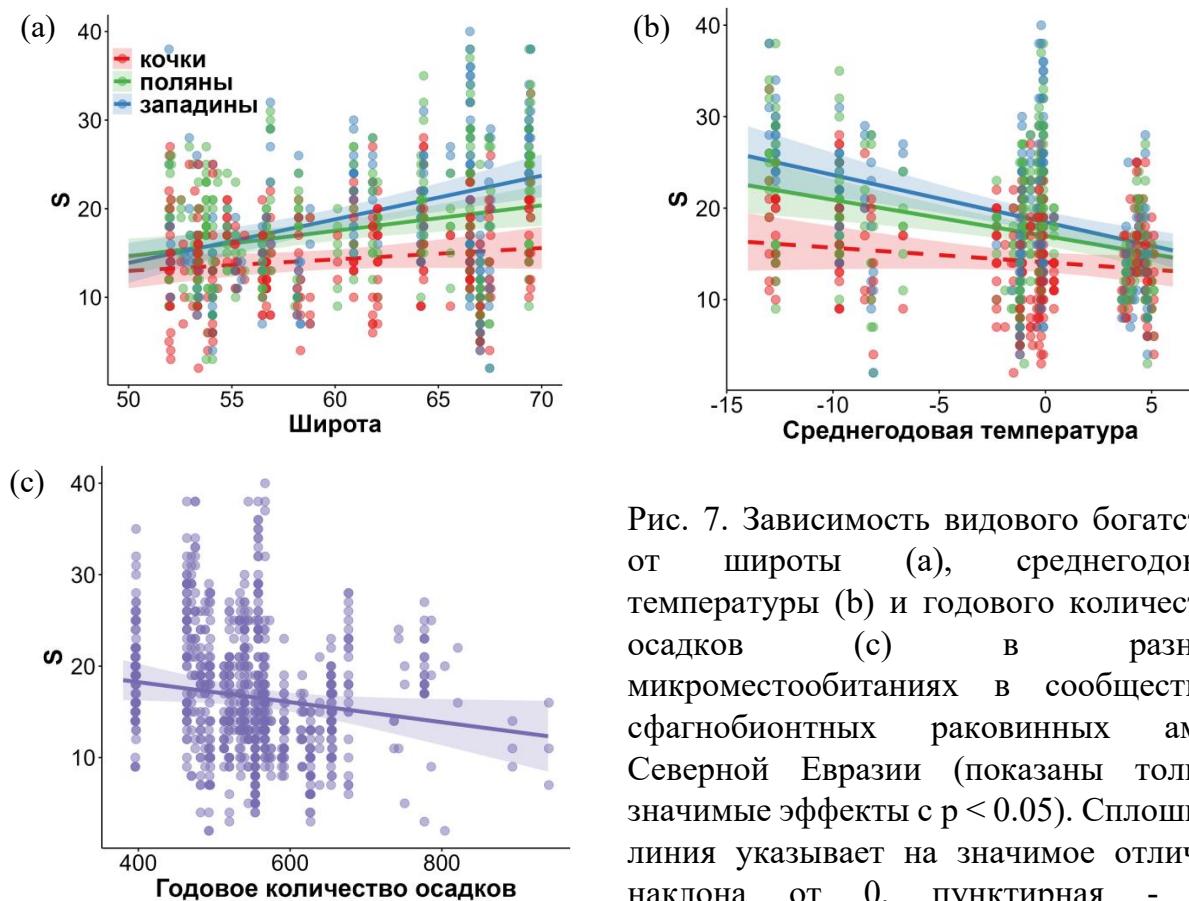


Рис. 7. Зависимость видового богатства от широты (а), среднегодовой температуры (б) и годового количества осадков (с) в разных микроместообитаниях в сообществах сфагнобионтных раковинных амеб Северной Евразии (показаны только значимые эффекты с $p < 0.05$). Сплошная линия указывает на значимое отличие наклона от 0, пунктирная - на незначимость отличия.

Индекс Шеннона (D_1) увеличивался с широтой в понижениях, но оставался неизменным на полянах и кочках. Увеличение D_1 с долготой статистически значимо только для ровных участков (полян). Среднегодовая температура была единственным значимым климатическим предиктором. Выровненность (E) положительно коррелировала с долготой на ровных участках и зависела от сезонности температуры и годового количества осадков.

Связь β -разнообразия с координатами и климатическими переменными оказалась менее выраженной. β -разнообразие нулевого порядка ($1-C_{0N}$, аналог индекса Сёренсена) было положительно связано с сезонностью осадков для понижений микрорельефа (западины). β -разнообразие первого порядка ($1-C_{1N}$) увеличивалось с долготой в понижениях.

Таким образом, для сфагнобионтных сообществ раковинных амёб характерен выраженный обратный широтный градиент α -разнообразия, в значительной степени объясняемый градиентом среднегодовой температуры. Этот эффект наиболее явно

проявляется для понижений и ровных участков, но отсутствовал для кочек. Долгота, связанная с градиентом сезонности осадков, оказалась значимым фактором, влияющим на β -разнообразие, особенно в понижениях микрорельефа. Эти результаты подчеркивают роль климатических переменных в формировании крупномасштабных закономерностей α - и β -разнообразия раковинных амёб. Отсутствие четкого градиента на кочках, вероятно, связано с характерными для этого микробиотопа неблагоприятными факторами среды (низкие влажность и pH).

Широтный градиент β -разнообразия в сообществах почвообитающих раковинных амёб. Мы проанализировали закономерности β -разнообразия почвообитающих раковинных амёб в четырех климатических подзонах Западной Сибири, используя 111 проб, в которых были идентифицированы 74 таксона. β -разнообразие ($1-C_{qN}$) было рассчитано в иерархической схеме для каждой из подзон с выделением компонент разнообразия между экосистемами, между биотопами и внутри биотопа.

В подзонах лесотунды, тайги и подтайги было высоким β -разнообразие между экосистемами, но низким между биотопами. В северной лесотундре наибольшим было β -разнообразие внутри биотопа, тогда как β -разнообразие между экосистемами было минимальным. Был выявлен широтный градиент для β -разнообразия между экосистемами, которое уменьшалось в северном направлении, тогда как β -разнообразия между биотопами и внутри биотопа не демонстрировало четких тенденций.

Заключение

В настоящем исследовании проведена сравнительная оценка сообществ сфагнобионтных и почвообитающих раковинных амёб в различных регионах Северной Евразии. Наши результаты показали значительные различия в таксономическом и функциональном составе сообществ сфагнобионтных и почвообитающих раковинных амёб, при этом указанные различия в значительной степени определяются региональными экологическими условиями, в особенности увлажнением почвы и климатом. Отличия в средних значениях функциональных признаков, таких как размер раковины и характеристики устьица, отражает приспособление к специфическим условиям водного режима. Противоположное соотношение разнообразия в болотных и

почвенных биотопах в разных экорегионах (более высокое разнообразие болотных сообществ в сухих лесостепных зонах и более высокое разнообразие почвенных сообществ в условиях влажной тайги и тундры) подчёркивают ключевую роль водного режима в формировании сообществ раковинных амёб. Эти результаты показывают, как микроэукариотические сообщества реагируют на макроэкологические градиенты, и подчёркивают центральную роль доступности влаги как фактора структуры сообществ.

Результаты нашего анализа также продемонстрировали наличие широтных градиентов разнообразия, в частности снижение β -разнообразия с увеличением широты у сообществ почвообитающих раковинных амёб и отрицательный градиент α -разнообразия у сфагнобионтных амёб в микропонижениях рельефа. Эти широкомасштабные биогеографические закономерности проливают свет на то, как историческая биогеография, климатическая изменчивость и специализация по средам обитания совместно формируют распределение микроорганизмов.

Выводы

1. Сравнение таксономической структуры и разнообразия сообществ сфагнобионтных и почвообитающих раковинных амеб в Среднем Поволжье, Западной Сибири и Прибайкалье выявило значительные отличия. Доминирующими видами в сфагнофильных сообществах были *Trinema lineare* и *Hyalosphenia papilio*. В почвенных сообществах преобладали *Centropyxis aerophila sphagnicola* и *Centropyxis aerophila*. Соотношение между таксономическим разнообразием сообществ разных биотопов значимо различалось между регионами. В лесостепных экорегионах разнообразие было выше для сфагнобионтных сообществ, тогда как в тайге и тундре выше разнообразие почвообитающих сообществ.

2. Для раковинных амеб Северной Евразии разработана классификационная система, разделяющая виды и подвиды на семь функциональных групп на основе 18 признаков. Функциональные группы обеспечивают более информативную структуру по сравнению с традиционной морфологической классификацией.

3. Средние значения функциональных признаков раковинных амеб значимо различаются между болотными и почвенными биотопами. В сфагнофильных сообществах амебы имеют большие размеры, более вытянутую форму, более узкое

устье, преобладают раковинки органического типа и покрытые эндогенными кремнеземными пластинками (идиосомами).

4. Формирование сфагнофильных и почвенных сообществ раковинных амеб определяется комбинацией абиотических и биотических механизмов. Для почвенных сообществ доминирующим механизмом является абиотический фильтр, тогда как в сфагнофильных сообществах преобладают биотические взаимодействия.

5. Ключевым фактором, определяющим структурно-функциональные отличия между сообществами сфагнобионтных и почвообитающих раковинных амеб, является режим увлажнения минеральных почв в разных экорегионах. В лесостепных регионах, где влажность почв недостаточна, сообщества болотных биотопов обладают большим разнообразием. В тайге и тундре с избыточной влажностью выше разнообразие почвенных сообществ.

6. α - и β -разнообразие сообществ сфагнобионтных раковинных амеб зависит от климатических переменных (среднегодовая температура, сезонность осадков). Сообщества влажных понижений микрорельефа демонстрируют положительный широтный градиент разнообразия, тогда как в более сухих повышениях микрорельефа такой градиент отсутствует, что отражает стрессовые условия последних. β -разнообразие почвенных сообществ характеризуется отрицательным широтным градиентом на масштабе отличий между экосистемами, но не на масштабе отличий между биотопами и внутри биотопа.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ.015.3 по специальности 1.5.15. Экология (биологические науки)

1. Su J., Mazei Y.A., Tsyganov A.N., Mazei N.G., Chernyshov V.A., Komarov A.A., Babeshko K.V., Mitchell E.A.D., Shimano S., Krasilnikov P., Saldaev D.A., Yakimov B.N. Ecoregional patterns of protist communities in mineral and organic soils: assembly processes, functional traits and diversity of testate amoebae in Northern Eurasia // Soil Biology and Biochemistry. 2025. V. 208. 109841. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2025.109841> (Q1, Импакт-фактор 3,982 (SRJ), EDN: не доступен)

2. Su J., Mazei Y.A., Tsyganov A.N., Mazei N.G., Chernyshov V.A., Komarov A.A.,

Babeshko K.V., Mitchell E.A.D., Shimano S., Saldaev D.A., Yakimov B.N. Continental-Scale α - and β -Diversity Patterns of Terrestrial Eukaryotic Microbes: Effect of Climate and Microhabitat on Testate Amoeba Assemblages in Eurasian Peatlands // Journal of Biogeography. 2025. V. 52. e15082. <https://doi.org/10.1111/jbi.15082> (Q1, Импакт-фактор 1,438 (SRJ), EDN: SJTXLM)

3. **Su J.**, Mazei Y.A., Tsyganov A.N., Chernyshov V.A., Komarov A.A., Malysheva E.A., Babeshko K.V., Mazei N.G., Saldaev D.A., Levin B., Yakimov B.N. Functional traits data for testate amoebae of Northern Holarctic realm // Scientific Data. 2024. V. 11. P. 1028. <https://doi.org/10.1038/s41597-024-03874-0> (Q1, Импакт-фактор 1,867 (SRJ), EDN: WZJVLK)

4. **Su J.**, Mazei Y.A., Tsyganov A.N., Chernyshov V.A., Mazei N.G., Saldaev D.A., Yakimov B.N. Multi-scale beta-diversity patterns in testate amoeba communities: species turnover and nestedness along a latitudinal gradient // Oecologia. 2024. V. 205. P. 691-707. <https://doi.org/10.1007/s00442-024-05602-2> (Q1, Импакт-фактор 0,966 (SRJ), EDN: RZNXWB)

5. Saldaev D., Babeshko K., Chernyshov V., Esaulov A., Gu X., Kriuchkov N., Mazei N., Saldaeva N., **Su J.**, Tsyganov A., Yakimov B., Yushkovets S., Mazei Y.A. Biodiversity of Terrestrial Testate Amoebae in Western Siberia Lowland Peatlands // Data. 2023. V. 8. P. 173. <https://doi.org/10.3390/data8110173> (Q2, Импакт-фактор 0,480 (SRJ), EDN: FCUMAC)

Перевод автоворефера на русский язык выполнен д.б.н., доц. В.Н. Якимовым.