

На правах рукописи

Бабешко Кирилл Владимирович

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ СФАГНОБИОНТНЫХ РАКОВИННЫХ
АМЕБ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ГИДРОЛОГИЧЕ-
СКОГО РЕЖИМА БОЛОТ В ГОЛОЦЕНЕ**

Специальность 03.02.08 – экология (биологические науки)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород – 2015

Работа выполнена на кафедре «Зоология и экология» в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Пензенский государственный университет».

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Цыганов Андрей Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент/с.н.с.,
профессор кафедры географии почв факультета
почвоведения Московского государственного
университета им. М.В. Ломоносова
Бобров Анатолий Александрович

кандидат биологических наук, научный сотрудник
лаборатории мониторинга лесных экосистем
Института мониторинга климатических и
экологических систем Сибирского отделения
Российской академии наук (г. Томск)
Курьина Ирина Владимировна

Ведущая организация: ФГБУН Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок,
Ярославская обл.

Защита диссертации состоится «__» _____ 2015 г. в 15⁰⁰ часов на заседании
диссертационного совета Д 212.166.12 при ННГУ по адресу: 603950 г. Нижний
Новгород, пр. Гагарина, д. 23, корп. 1, ауд. 321.

E-mail: dis212.166.12@gmail.com

факс: (831)462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ННГУ по адресу
<https://diss.unn.ru/files/547/>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России
<http://vak.ed.gov.ru/dis-list/>.

Автореферат разослан «_____» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Н.И. Зазнобина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Палеоэкологические реконструкции имеют большое значение для решения фундаментальных научных проблем экологии биосистем и палеогеографии, связанных с раскрытием закономерностей организации и биосферных функций природных экосистем, а также с пониманием эволюции окружающей среды и прогноза ее развития в условиях быстрых природных и антропогенных изменений (Величко 1991; Климаты и ландшафты ... 2010). Особую актуальность приобретает понимание закономерностей развития болотных экосистем, так как они играют важную роль в депонировании атмосферного углерода и, следовательно, в регуляции концентрации парниковых газов (CO_2 и CH_4) в атмосфере (Loisel et al., 2014). В тоже время, болотные экосистемы сильно зависят от климата и чутко реагируют на изменение соотношения между количеством осадков и испаряемостью, которая, в свою очередь, зависит от температуры (Charman et al., 2007). Помимо этого, болотные экосистемы выполняют такие важные биосферные функции, как регуляция поверхностного водного стока и поддержание локального видового разнообразия (Боч, Мазинг, 1979). Таким образом, изучение долгосрочных закономерностей развития болотных экосистем в голоцене может предоставить ценную информацию о структуре и функционировании данных экосистем, необходимую для их рационального использования и прогнозирования их развития в условиях меняющегося климата.

Болотные экосистемы представляют ценный объект для палеоэкологических реконструкций благодаря наличию торфяной залежи, в которой сохраняются автохтонные и аллохтонные биологические остатки (Blackford, 2000; Chambers, Charman, 2004). Наиболее часто для палеоэкологических реконструкций используются ископаемые остатки растительных тканей, семена, споры, пыльца, створки диатомовых и покровные структуры раковинных амёб (Birks et al., 2012). Наличие значительного количества индикаторов связано с тем, что каждый из них в большей степени реагирует лишь на некоторые характеристики окружающей среды в определенном пространственно-временном масштабе. Палеоэкологические реконструкции основаны на использовании данных о современных экологических предпочтениях ископаемых видов и могут реконструировать характеристики окружающей среды качественно или количественно. Для количественной реконструкции необходимы обширные данные о современном распространении индикаторных организмов в зависимости от характеристик окружающей среды (обучающая выборка) и калибровочная модель, построенная по этим данным (Birks et al., 2012). Затем эта модель может быть применена для количественной реконструкции на основе данных о видовой структуре ископаемых сообществ. Современные методы палеорекострукции развиваются в направлении изучения новых индикаторных видов, разработки локальных калибровочных моделей для количественных реконструкций и комплексного использования индикаторного потенциала различных групп организмов.

Одним из наиболее активно развивающихся методов палеоэкологических реконструкций является ризоподный анализ, основанный на использовании раковинных амёб (Charman et al., 2000). Раковинные амёбы – представители простейших, отличии-

тельным признаком которых является наличие внешнего скелетного образования, раковинки. Раковинные амебы распространены практически повсеместно и являются обязательным компонентом почвенных, пресноводных и болотных экосистем (Mitchell et al., 2008). Раковинные амебы очень чувствительны к степени увлажнения, кислотности и некоторым другим характеристикам окружающей среды и быстро реагируют на локальные изменения условий среды (Бобров и др., 2002). Раковинки амеб устойчивы к разложению и формируют обильные ископаемые сообщества в торфяных отложениях болот и донных осадках водоемов. Благодаря сочетанию вышеперечисленных признаков, раковинные амебы являются ценным биоиндикатором гидрологического режима болотных экосистем для палеоэкологических исследований. Однако до сих пор раковинные амебы использовались лишь для качественных реконструкций на территории лесной зоны Восточно-Европейской равнины.

Таким образом, актуальность настоящего исследования определяется отсутствием калибровочных моделей для количественных реконструкций палеогидрологического режима в болотных экосистемах лесной зоны Восточно-Европейской равнины и недостаточным использованием комплексного подхода для палеоэкологических реконструкций на исследуемой территории.

Цель исследования – выявить закономерности формирования болотных экосистем в лесной зоне Восточно-Европейской равнины в течение голоцена по данным количественной реконструкции палеогидрологического режима с помощью ризоподного анализа и оценить роль внешних (климат) и внутренних (сукцессия растительности, торфонакопление) факторов в развитии болотных экосистем по результатам сопоставления с данными ботанического и спорово-пыльцевого анализов.

В связи с этим были поставлены следующие **задачи исследования**.

1. Исследовать современные сообщества раковинных амеб в болотных экосистемах лесостепной и юга лесной зоны Восточно-Европейской равнины.

2. Построить модель взаимосвязи (т.е. калибровочную модель) между уровнем залегания болотных вод и видовой структурой сообществ сфагнобионтных раковинных амеб на основании данных об их современном распространении в поверхностных образцах (обучающая выборка) болотных экосистем.

3. Исследовать ископаемые сообщества раковинных амеб в торфяных залежах болотных экосистем, расположенных в подзоне южной тайги и зоне хвойно-широколиственных лесов.

4. Провести количественную реконструкцию палеогидрологического режима по данным ризоподного анализа исследованных залежей и с использованием построенной калибровочной зависимости.

5. Сопоставить полученные данные с результатами реконструкций по данным ботанического и спорово-пыльцевого анализов для выявления роли внешних (климат) и внутренних (сукцессия растительности, торфонакопление) факторов в развитии болотных экосистем.

Научная новизна. В работе впервые сформирована обучающая выборка из данных по видовой структуре сообществ раковинных амеб в современных поверхност-

ных образцах сфагнома и соответствующих им глубин залегания болотных вод для болотных экосистем лесной зоны Восточно-Европейской равнины, на основании которой построена калибровочная модель для количественной реконструкции палеогидрологического режима. С использованием полученной калибровочной модели проведена количественная реконструкция уровня залегания болотных вод по данным ризоподного анализа образцов торфяной залежи двух болотных экосистем, расположенных в южной подзоне тайги и зоне хвойно-широколиственных лесов.

Научно-практическая значимость. Полученные результаты позволяют расширить представления об экологии сфагнобионтных раковинных амёб, являющихся одним из основных компонентов сообществ одноклеточных организмов в болотных экосистемах. Помимо этого, данные могут быть использованы при прогнозировании динамики развития болотных экосистем и климата в будущем. Построенная в ходе данного исследования калибровочная модель может быть использована для количественной реконструкции уровня залегания болотных вод по данным о видовой структуре сообществ раковинных амёб в других торфяных разрезах Восточно-Европейской равнины. Результаты данного исследования используются в курсах, реализуемых на кафедре зоологии и экологии Пензенского государственного университета: «Экология сообществ и экосистем», «Экология микроорганизмов», «Экологический мониторинг».

Апробация работы. Материалы работы были представлены на: 4-ом Международном симпозиуме «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Тольятти, 2011); Всероссийской научной конференции «Исследования территориальных систем: теоретические, методологические и прикладные аспекты» (Киров, 2012); 6-ом Международном симпозиуме по раковинным амёбам (Сямьинь, 2012); Международной конференции «Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред» (Москва, 2013); 3-ей Всероссийской конференции с международным участием «Динамика современных экосистем в голоцене» (Казань, 2013); 32-ой ежегодной конференции немецкого протозоологического общества (Цюрих, 2013); 3-ей Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны: историко-культурные и особо охраняемые территории» (Тула, 2013); Международной конференции, посвященной 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина «Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана» (Пенза, 2013); 14-ом Международном конгрессе протистологов (Ванкувер, 2013); 4-ом Международном полевым симпозиуме «Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее» (Новосибирск, 2014); 13-ой Международной научно-практической экологической конференции «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» (Белгород, 2014); Региональной конференции Международного географического союза (Москва, 2015).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, в том числе 4 статьи в изданиях, входящих в перечень рецензируемых научных журналов ВАК.

Личный вклад автора. Автор лично участвовал в сборе, обработке и анализе материала. В совместных публикациях вклад автора составил 50–70%.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 106 страницах, состоит из введения, 5 глав, выводов и приложений. Список литературы включает 146 источников, в том числе 104 – на иностранных языках. Работа иллюстрирована 13 рисунками и 7 таблицами.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В пределах болотных экосистем с развитым микрорельефом ответные реакции сфагнобионтных раковинных амеб на уровень залегания болотных (УБВ) вод характеризуются одновершинной зависимостью, которая может быть смоделирована с использованием метода взвешенного осреднения.

2. В ходе развития болотных экосистем происходит смена сообществ раковинных амеб от ценозов с участием пресноводных видов до типично сфагнобионтных форм, с общей тенденцией к ксерофитизации. Существенное влияние на этот процесс могут оказывать климатические факторы и поступление зольных элементов (как аллохтонных, так и автохтонных).

3. В процессе олиготрофизации болот, т.е. при переходе от низового болота к переходному, раковинные амебы и растительные сообщества реагируют с задержкой на снижение поступления зольных веществ, что связано со способностью корневой системы извлекать минеральные вещества из нижележащих горизонтов.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность Ю.А. Мазею за неоценимую поддержку и помощь во всех этапах работы, А.Н. Цыганову за содержательные консультации, Е.Ю. Новенко и Е.М. Волковой, а также сотрудникам Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская область) за помощь в организации и проведении полевых работ, В.А. Чернышову за помощь в освоении методов микроскопирования, а также дружному коллективу кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета за всестороннюю поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАКОВИННЫХ АМЕБ ДЛЯ ПАЛЕОГИДРОЛОГИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

Изучение ископаемых раковинных амеб в торфяных залежах болотных экосистем началось с работ Штайнеке (Steinecke, 1927) и Харниша (Harnisch, 1927). Впоследствии раковинные амебы широко использовались для качественной реконструкции поверхностной влажности сфагнома в основном в качестве сопутствующих индикаторов при спорово-пыльцевом анализе (Grospletsch, 1953; Tolonen et al., 1985; Warner, 1991 и др.). Развитие математических методов анализа позволило провести количественную оценку экологических оптимумов раковинных амеб (Charman, Warner, 1992), а затем уже построить первую калибровочную модель для палеоэкологической реконструкции (Warner, Charman, 1994). В последствии было разработано около двадцати локальных калибровочных моделей для Европы (Woodland et al., 1998; Lamentowicz, Mitchell, 2005; Charman et al., 2007; Lamentowicz et al., 2007; Payne, Mitchell, 2007; Swindles et al., 2009; Turner et al., 2013), Новой Зеландии (Char-

man, 1997; Wilmshurst et al., 2003), Северной Америки (Charman, Warner, 1997; Booth, 2001, 2008; Booth et al., 2002; Payne et al., 2006; Markel et al., 2010; Lamarre et al., 2013; Amesbury et al., 2013), Южной Америки (Swindles et al., 2014; van Bellen et al., 2014), Китая (Qin et al., 2013; Song et al., 2014).

Изучение экологии раковинных амеб и их использование для палеоэкологических реконструкций активно ведутся на территории России. Первые количественные оценки экологических оптимумов раковинных амеб в отношении уровня залегания болотных вод были проведены А.А. Бобровым и соавторами (Бобров и др., 2002) для запада Европейской части России. Однако впоследствии раковинные амебы использовались, в основном, для качественных реконструкций (Andreev et al., 2002, 2009). Недавно была разработана калибровочная модель и проведена количественная реконструкция с использованием раковинных амеб (Курьина, 2011; Прейс, Курьина, 2011) для болот Западной Сибири.

В работе используется схема периодизации Блиттера-Сернандера в модификации Н.А. Хотинского (1977) для центральных районов Европейской части России. Согласно этой схеме голоценовая эпоха включает в себя пять климатических периодов: пребореальный (10,3 – 9,3 тыс. ^{14}C лет назад), бореальный (9,3 – 8,0 тыс. ^{14}C л. н.), атлантический (8,0 – 4,6 тыс. ^{14}C л. н.), суббореальный (4,6 – 2,6 тыс. ^{14}C л. н.) и субатлантический (2,6 тыс. ^{14}C л. н. – настоящее время).

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общая характеристика районов исследования. Материал для исследования современных экологических предпочтений раковинных амеб собран в подзоне южной тайги (Центрально-лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская область), в зоне хвойно-широколиственных лесов (Московская и Рязанская области), широколиственных лесов (Тульская область) и лесостепи (Орловская область; Пензенская область). Для расширения географии исследований в анализ были включены данные по подзонам средней и южной тайги (Республика Карелия, Ярославская область), полученные в предыдущих работах (Мазей и др., 2009). Исследованные территории характеризуются преобладанием умеренно-континентального климата с различной степенью влияния морских воздушных масс. Средняя температура января и июля изменяется от $-9,7$ до $-13,2$ °C и от $14,5$ до $20,4$ °C, соответственно, со среднегодовым количеством осадков $500 - 600$ мм год $^{-1}$ (данные World Water and Climate Atlas за 1961 – 1991 гг., <http://www.iwmi.org>; New et al., 2002). Сбор материала проводился в течение полевых сезонов 2011 – 2014 годов.

Методы полевых исследований. Для изучения современных экологических предпочтений раковинных амеб в пределах каждого болота образцы сфагнома отбирали таким образом, чтобы охватить все разнообразие мест обитания (кочки, ровные участки, понижения). Образцы сфагнома объемом ~ 10 см 3 извлекали из визуально однородных участков сплавины. Для последующего анализа были использованы только сообщества раковинных амеб, обитающие в верхней части образца (0 – 6 см). В углублении, оставшемся после извлечения образца, измеряли глубину залегания

уровня болотных вод (УБВ) относительно поверхности сплавины. Положительные значения указывают на глубокое залегание вод; отрицательные значения указывают на сфагнумы, погруженные в воду (0 – УБВ у поверхности). Итоговая обучающая выборка состояла из 80 поверхностных образцов, отобранных в 18 болотных экосистемах, и соответствующих им измерений УБВ.

Для исследования ископаемых сообществ раковинных амеб проводили бурение торфяной залежи с полевым буром (диаметр челнока 5 см, длина 50 см). Была исследована торфяная залежь двух болот: Старосельский мох (Тверская область, 56,4852°N, 33,0435°E, мощность залежи 520 см) и Клюква (Тульская область, 53,8348°N, 36,2525°E, мощность залежи 265 см). Из торфяной колонки отбирали образцы для датирования радиоуглеродным методом и проведения ризоподного, ботанического и спорово-пыльцевого анализа. Определение абсолютного возраста образцов проведено в Радиоуглеродной лаборатории Института географии РАН (Москва).

Лабораторная обработка. Приготовление образцов ризоподного анализа проводили согласно модифицированной методике, основанной на фильтровании и концентрировании водных суспензий (Мазей, Ембулаева, 2009). Образец массой 3 г заливали водой и встряхивали для извлечения раковинных амеб в течение 10 мин. Суспензию фильтровали через сито с размером ячеек 0,5 мм. Фильтрат отстаивали для осаждения раковинок. Супернатант сливали, а осадок с небольшим количеством надосадочной жидкости оставляли для дальнейшего осаждения. Затем надосадочную жидкость аккуратно отбирали пипеткой, чтобы довести объем осадка до 10 мл. Один миллилитр суспензии помещали в чашку Петри, в которой определяли и подсчитывали не менее 150 особей методом прямого микроскопирования при 200-кратном увеличении.

Статистическая обработка. Данные были обработаны с использованием языка программирования R (R Core Team, 2012) и приложений “rjoja” (Juggins, 2012) и “vegan” (Oksanen et al., 2012). Для исследования связей между характеристиками окружающей среды и структурой сообщества раковинных амеб использовали канонический анализ соответствий (ССА). Статистическая значимость взаимосвязи была протестирована методом рандомизации Монте Карло (999 перестановок). Калибровочные модели были построены с использованием основных методов палеоэкологии: метод взвешенного осреднения (Weighted Averaging – WA); метод взвешенного осреднения с понижающим взвешиванием по толерантности видов (Weighted Averaging with Tolerance Downweighting – WA-Tol); метод максимального правдоподобия (Maximum Likelihood – ML); метод современного аналога (Modern Analogue Technique – MAT) и метод современного аналога со взвешенным осреднением (Weighted Modern Analogue Technique – WMAT). Проверка точности предсказания и правильности (качества) калибровочных моделей проводили методом перекрестной проверки (кросс-валидация, «cross validation») с исключением по одному образцу («leave-one-out») и методом статистического бутстрэпа с последующим выбором наиболее оптимальной модели по результатам проверки. Калибровка радиоуглеродных дат и построение модели «возраст–глубина» проводили при помощи программы «clam» (Blaauw, 2012) с использованием калибровочной кривой IntCal09 (Reimer et al., 2009). Определение количества

однородных зон в донных отложениях и установление их границ по данным видового состава сообществ проводили в соответствии с моделью разломанного стержня (Bennett, 1996) и методом кластерного анализа (Grimm, 1987).

ГЛАВА 3. ПОСТРОЕНИЕ КАЛИБРОВОЧНОЙ МОДЕЛИ ДЛЯ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ УРОВНЯ ЗАЛЕГАНИЯ БОЛОТНЫХ ВОД ПО ДАННЫМ О СОВРЕМЕННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕДПОЧТЕНИЯХ РАКОВИННЫХ АМЕБ

В исследованных поверхностных образцах сфагнома было обнаружено 76 видов и подвидов раковинных амеб. Количество видов в одном образце изменялось от 4 до 19 (среднее арифметическое $12,1 \pm 0,4$; стандартная ошибка среднего, $n = 80$). Наиболее обильными видами были *Hyalosphenia papilio* (среднее относительное обилие в исследованных образцах 19,7%), *Assulina muscorum* (10,9%), *Nebela collaris* (7,5%), *Archerella flavum* (6,5%), *Nebela tincta* (4,3%) и *Euglypha compressa* (3,9%). Три первых вида также характеризовались значительной встречаемостью и были обнаружены более чем в 60% всех образцов. При этом значительное количество таксонов (31) были очень редкими (обнаружены в трех и менее образцах). Эти таксоны были удалены из дальнейшего анализа как непредставительные («шум»). Окончательная обучающая выборка состояла из 80 образцов и 45 таксонов раковинных амеб. Глубина залегания болотных вод в исследованных биотопах изменялась от 0 до 48 см (среднее арифметическое $15,3 \pm 11,8$ см, стандартное отклонение).

По результатам канонического анализа соответствий УБВ объясняет 7,1% от общей изменчивости в структуре сообществ раковинных амеб (псевдо- $F = 5,91$, $P = 0,001$). Данные результаты свидетельствуют о возможности использования раковинных амеб в качестве индикаторов УБВ и построения калибровочной модели. Несмотря на то, что конкретные механизмы влияния УБВ на сообщества сфагнобионтных раковинных амеб остаются не до конца ясными, вероятнее всего, данный фактор действует через влияние на толщину водных пленок, в которых обитают корненожки. При этом значительная доля изменчивости в структуре сообщества осталась необъясненной, что может быть связано с влиянием других факторов среды, не включённых в данное исследование, таких как кислотность, содержание питательных веществ и др. (Lamentowicz, Mitchell, 2005). Значительная доля необъясненной изменчивости в структуре сообществ одноклеточных является типичной для этих организмов, так как в силу небольших размеров они чутко реагируют на изменения условий окружающей среды даже в пределах визуально однородных местообитаний (Mitchell et al., 2000).

Проверка точности предсказания и правильности (качества) калибровочных моделей, построенных с использованием различных методов, показала, что наилучшей может быть признана модель, основанная на методе взвешенного осреднения с использованием обратной регрессии для корректировки значений (WA обратная). В зависимости от способа проверки модели, точность предсказания (RMSEP) изменяется от 7,7 до 8,0 см, а коэффициент корреляции R^2 равняется 0,57. Анализ остатков модели (разность между измеренными и предсказанными ею значениями) выявил восемь образцов, для которых ошибка предсказания была более 12 см (абсолютное значение).

Резко выделяющиеся значения могут быть вызваны нетипичной таксономической структурой сообществ (в результате влияния прочих фактов окружающей среды) или ошибочными измерениями УБВ. Они негативно влияют на качество модели, поэтому должны быть приняты во внимание. Эти образцы были удалены из обучающей выборки для улучшения параметров модели. Валидация модели, построенной для сокращенной обучающей выборки, показала, что улучшенная модель WA (обратная) характеризовалась точностью предсказания (RMSEP) в диапазоне от 5,6 до 6,0 см (в зависимости от метода проверки) с коэффициентом корреляции R^2 равным 0,73.

Характеристики данной модели в целом совпадают с таковыми, опубликованными ранее для других обучающих выборок (Payne, Telford, 2011). Метод взвешенного осреднения широко используется для палеоэкологических реконструкций, так как позволяет моделировать одновершинные зависимости, которые наиболее оптимальны для описания ответных реакций биологических индикаторов. Другие модели характеризовались худшими характеристиками, что может быть связано как с особенностями моделей, так и со спецификой обучающей выборки. Биркс (Birks, 1995) приводит следующие причины, по которым взвешенное осреднение (WA) в большинстве случаев работает лучше, чем максимальное правдоподобие (ML). Во-первых, ML модель учитывает нулевые значения видового обилия, в то время как в WA данные значения игнорируются. Во-вторых, ML модель более чувствительна к высокой изменчивости и асимметрии в данных относительного обилия таксонов. Относительно метода современных аналогов (MAT) низкое качество моделей, полученных в данной работе, может быть связано с недостаточно обширной обучающей выборкой.

Оценка оптимумов и толерантности таксонов в отношении к УБВ с использованием построенной калибровочной модели представлена на Рис. 1. Гидрологические оптимумы, рассчитанные для видов, обнаруженных в ходе настоящего исследования, не отличаются принципиально от таковых по данным других исследователей (Charman et al., 2000; Бобров и др., 2002). По нашим данным к гидрофильным видам (оптимум УБВ < 10 см) могут быть отнесены виды *Diffugia petricola*, *Heleopera sphagni*, *A. flavum*, *Cyclopyxis arcelloides*, *H. papilio*, *Heleopera sylvatica*. Удивительно, но в эту группу также попали виды *Arcella arenaria*, *Arcella arenaria compressa*, которые обычно относятся к ксерофильным видам (Бобров и др., 2002; Payne, Mitchell, 2007). Возможно, данное несоответствие может быть вызвано таксономическими трудностями в определении данного вида, который часто принимается за *Arcella catinus*, либо эти виды вообще не дифференцируются (Charman et al., 2000). Очевидно, что индикаторные значения данного вида должны интерпретироваться с осторожностью. К ксерофильным видам (оптимум УБВ > 20 см) относятся *Bullinularia indica*, *Trigonopyxis arcula*, *Euglypha strigosa glabra*, *Trinema lineare*, *Corythion dubium*. Таким образом, экологические предпочтения и индикаторная ценность раковинных амеб являются достаточно универсальными, однако необходимо принимать во внимание существующие таксономические проблемы, решение которых может значительно повысить точность реконструкций.

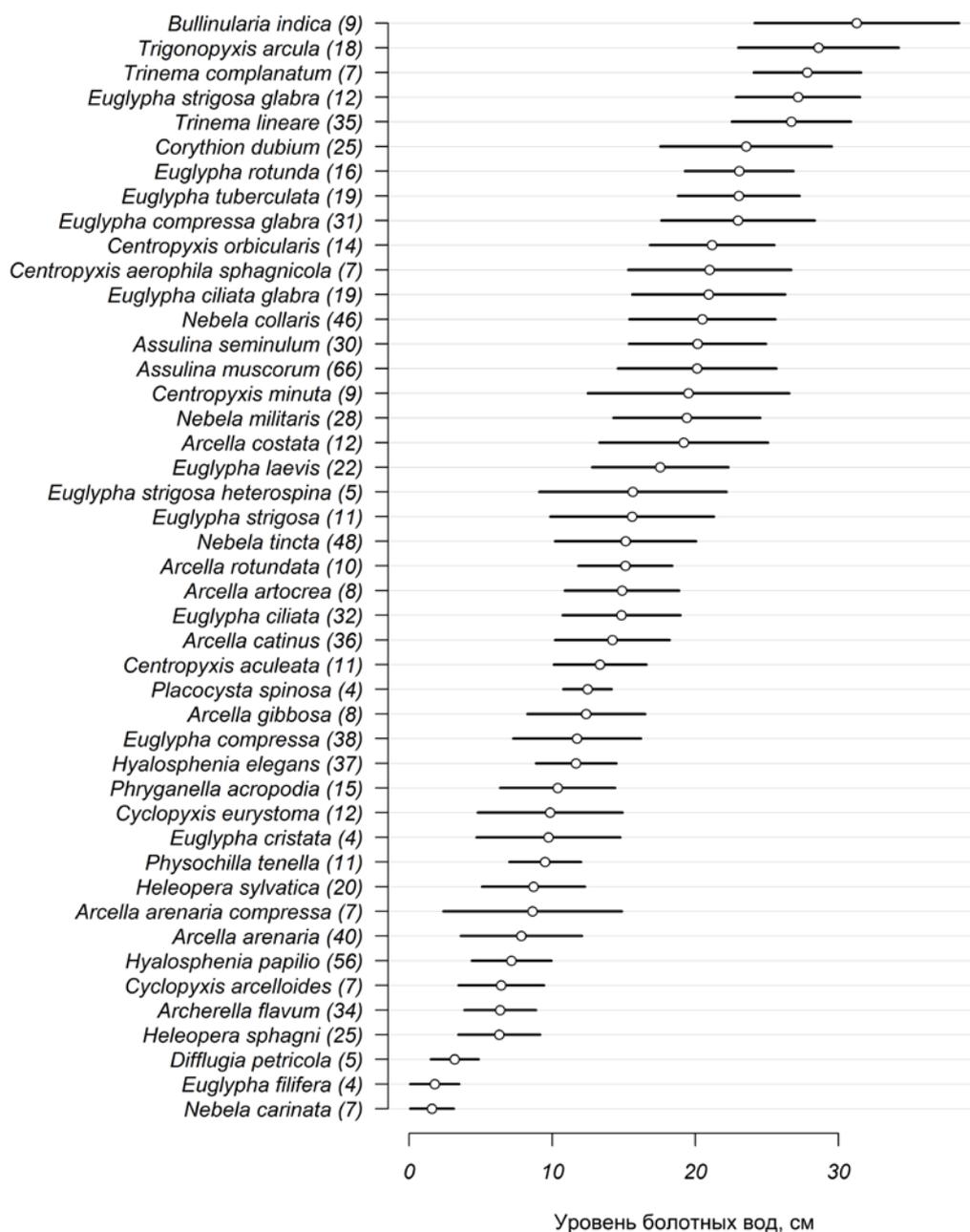


Рис. 1. Экологические оптимумы и толерантность раковинных амеб по отношению к УБВ, рассчитанные методом взвешенного осреднения. В скобках указано количество образцов, в которых вид был обнаружен.

ГЛАВА 4. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ТЕРРИТОРИИ СОВРЕМЕННОЙ ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ НА ПРИМЕРЕ БОЛОТА СТАРОСЕЛЬСКИЙ МОХ (ТВЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В результате ризоподного анализа образцов торфяной залежи болота Старосельский мох обнаружена богатая ископаемая фауна раковинных амеб, насчитывающая 53 вида. Наиболее типичным видом был *Cryptodiffugia sacculus*, составляющий 43% от всех обнаруженных особей и встреченный в половине всех образцов. Другими типичными видами были *Archerella jolli* (11%), *A. flavum* (6,5%) и *H. papilio* (5,8%). Результаты последовательного кластерного анализа данных видовой структуры со-

обществ раковинных амёб указывают на то, что в торфяной залежи Старосельского болота можно выделить пять зон (Рис. 2). Результаты количественной реконструкции УБВ со средними значениями для каждой зоны представлены на Рис. 3.

Зона PA1 (397,5 – 520,0 см; 9000 – 5800 кал. л. н.) характеризуется присутствием мелких видов *Euglypha laevis* и *T. lineare*. При этом обилие последнего составляет практически одну треть от общего количества подсчитанных особей. Вид *T. lineare* является эврибионтным и особенно обилен в низинных болотах. Обилие *T. lineare* резко снижается на глубине 475 см, что совпадает с замещением мезотрофных видов сфагнумов олиготрофными и исчезновением некоторых гипновых мхов (Novenko et al., 2009). Вид *T. lineare* остается умеренно обильным в зонах PA2 и PA3, что может указывать на сохранение минеротрофных условий после резкого перехода от минеротрофной растительности к олиготрофной. На глубине 490 см отмечается максимальное относительное обилие гидрофильного вида *H. papilio* (практически 40%), что может свидетельствовать о том, что олиготрофизация болота проходила на фоне повышенной обводненности. Сразу после смены растительных сообществ на глубине 460 см увеличивается относительное обилие *Nebela militaris*, достигая максимума (20% всех раковинок) на глубине 445 см. Этот вид типичен для сухих субстратов на локальных возвышенностях сфагновой сплавины. Пик обилия *N. militaris* сразу после появления растительности типичной для верховых болот свидетельствует о снижении обводненности поверхности болота после того как сфагнумы поднялись над уровнем грунтовых вод. Другими видами типичными для зоны перехода были *Centropuxis platystoma*, *A. arenaria compressa* и *Euglypha compressa glabra*, что может указывать на то, что данные виды предпочитают условия со средней доступностью питательных веществ.

Зона PA2 (382,5 – 397,5 см, 5800 – 5500 кал. л. н.). Основная особенность этой фазы – высокое относительное обилие вида *T. arcuata* (до 50%), который в остальных образцах представлен лишь единичными особями. *T. arcuata* является хорошим индикатором недостаточного увлажнения субстрата и обитает на сухих кочках (Payne et al., 2008). Увеличение доли *T. arcuata* произошло за счет снижения относительного обилия *C. sacculus* и в меньшей степени за счет *A. flavum* и *A. jolli*. Род *Archerella* является индикатором высокой увлажненности субстрата. Замещение гидрофильных видов ксерофильным *T. arcuata* может указывать на краткосрочную, но интенсивную фазу пониженной увлажненности поверхности болота.

Зона PA3 (187,5 – 382,5 см, 5500 – 2200 кал. л. н.). Обилие раковинок увеличивается с общим доминированием видов *C. sacculus*, *A. flavum* и *A. jolli*. При этом относительное обилие последних двух видов достигает своего максимума в данном профиле. На протяжении зоны обилие *A. flavum* и *A. jolli* меняется однонаправлено, в то время как *C. sacculus* изменяется в противоположном направлении. Из второстепенных видов в зоне стабильно присутствует *H. papilio*, *A. arenaria sphagnicola*, *H. sphagni*. В целом, данная зона может быть охарактеризована как фаза достаточной увлажненности, на что указывает преобладание гидрофильных видов.

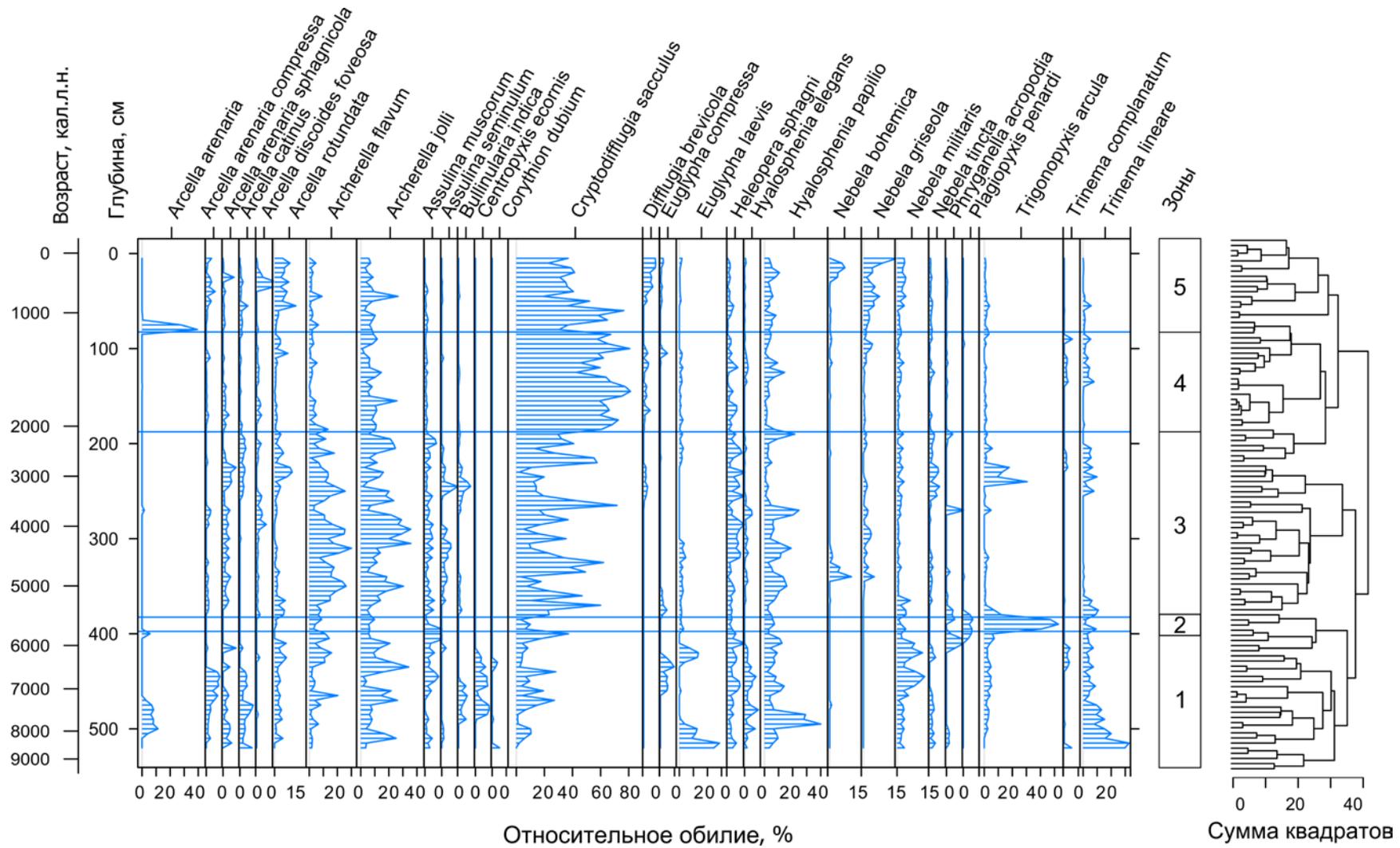


Рис. 2. Диаграмма видового состава сообществ раковинных амёб в торфяной залежи болота Старосельский мох (Тверская область, Россия) и зонирование по результатам последовательного кластерного анализа. Показаны только наиболее обильные виды.

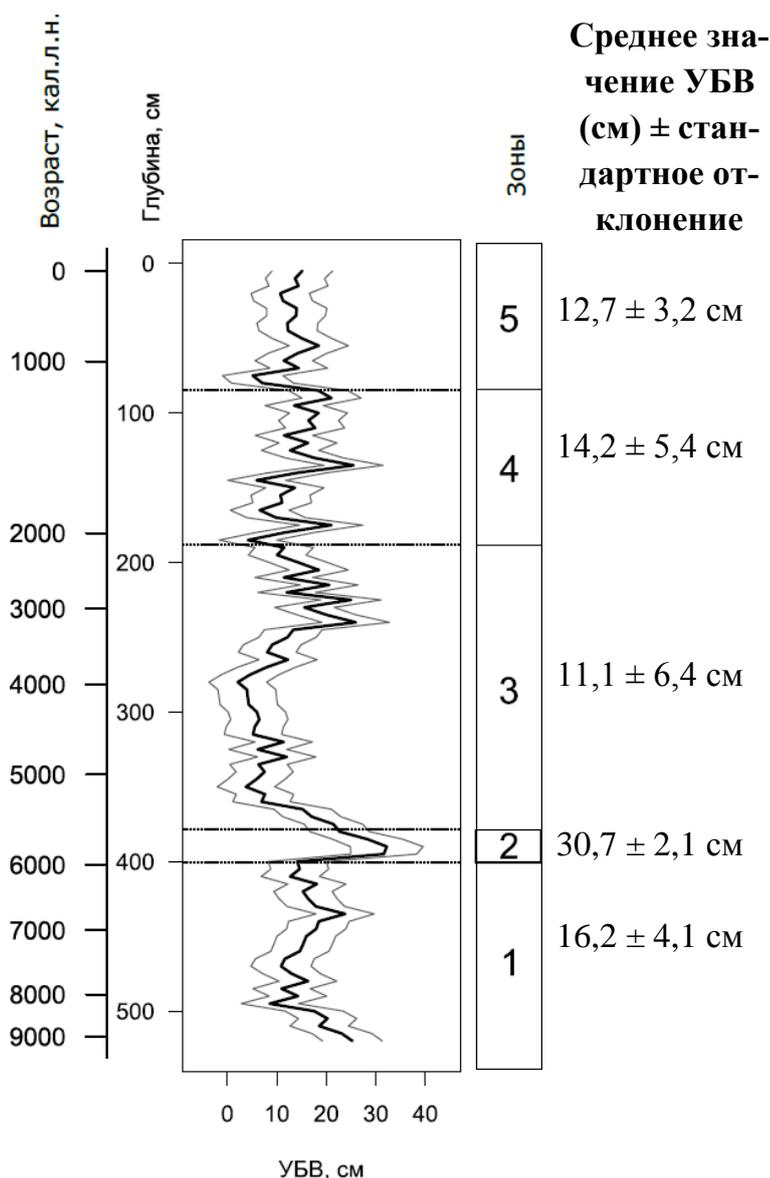


Рис. 3. Реконструкция уровня залегания болотных вод (УБВ) по данным о видовой структуре сообществ раковинных амёб с использованием калибровочной модели. Нулевые значения УБВ соответствуют залеганию болотных вод у поверхности, положительные значения указывают на глубину от поверхности сфагноума. Черная линия – реконструированные средние значения, серые линии – стандартные ошибки прогнозирования. Зонирование проведено по результатам последовательного кластерного анализа видовой структуры сообществ раковинных амёб.

Зона РА4 (82,5 – 187,5 см, 2200 – 1300 кал. л. н.) характеризуется усилением доминирования *C. sacculus* (среднее относительно обилие 64%) над видами из рода *Archerella*. Несмотря на то, что *C. sacculus* достаточно часто встречается в болотных экосистемах (Wailes et al., 1911), его экология остается не совсем ясной. В болотах Северной Америки предпочтения этого вида изменяются от гидрофильных (Amesbury et al., 2013; Charman, Warner, 1997) до ксерофильных (Charman, Warner, 1992). Исследование вдоль трансект увлажненности в эстонских болотах выявило наибольшее обилие этого вида в подповерхностных слоях кочки сфагноума (Avel-Niinemets et al., 2011). О ксерофильном характере *C. sacculus* также свидетельствуют исследование ископаемых сообществ раковинных амёб в торфяной залежи болота в Республике Чехия, где этот вид преимущественно встречался в сообществах ксерофилов (Dudova et al. 2014). На основании данных о распределении этого вида в Восточной Европе и противонаправленном изменении его относительного обилия по отношению к гидрофилам *A. flavum* и *A. jolli* в исследованной залежи, вероятнее всего, этот вид может быть отнесен к ксерофилам, что указывает на более низкую увлажненность поверхности болота на протяжении зоны РА4.

Зона PA5 (0 – 82,5 см, 1300 кал. л. н. – настоящее время) характеризуется снижением доминирования *C. sacculus* со значительным пиком обилия *A. arenaria*, маркирующим переход от зоны PA4. Наиболее обильным видом в этой зоне является *Arcella rotundata*, что указывает на высокую увлажненность (Charman, 1997). На это также указывает высокое обилие гидрофильных видов *Nebela griseola*, *Diffugia brevicolla* (Lamentowicz, Mitchell, 2005). Однако эти данные должны быть интерпретированы с осторожностью из-за особенностей вертикального распределения раковинных амёб в толще сфагнома (Heal, 1962; Mieczan, 2010). В целом снижение обилия *C. sacculus* и увеличение доли гидрофильных видов указывают на прогрессирующее увеличение поверхностной обводненности болота на протяжении этой зоны.

Полученные данные свидетельствуют о том, что болото Старосельский мох в ходе развития прошло через классическую смену гидрологических режимов от мелководного озера с иловыми донными отложениями, через эвтрофное обводненное низинное болото к олиготрофному болоту. Анализ потерь при прокаливании показал (Rayne et al., 2015), что содержание зольных элементов в торфе резко снижается от основания залежи до глубины 500 см (8100 кал. л. н.), где значения потерь при прокаливании соответствуют таковым олиготрофных болот. В отличие от этого основные изменения в составе растительных макроостатков наблюдались на 40 см выше (на глубине 460 см; 7200 кал. л. н.). Принимая во внимание, что корневая система этих растений вряд ли могла поглощать зольные элементы с глубины более чем 30 см, подобная задержка в ответной реакции растительных сообществ на снижение поступления зольных элементов в экосистему может быть вполне правдоподобной. Изменения в видовом составе сообществ раковинных амёб во время перехода от низинного болота к олиготрофному были на удивление незначительными, особенно, принимая во внимание тот факт, что низинные и верховые болота характеризуются специфическими сообществами раковинных амёб (Rayne, 2011). Это может быть связано с широким распространением сфагновых мхов, уже на начальном этапе формирования болота. Основное изменение в сообществе раковинных амёб, которое может быть связано с изменением трофического статуса болота, – это снижение доли вида *T. lineare*, который характеризуется широким спектром экологических предпочтений и высоким обилием в низинных болотах.

В целом данные результаты свидетельствуют о том, что переход низинного болота в верховое является значительно более медленным процессом, чем ответная реакция растительных и микробных сообществ на снижение трофности экосистемы. Входящий поток зольных снижается в процессе формирования торфяной залежи, которая отделяет болото от богатых питательными веществами грунтовых вод. Тем не менее, в момент достижения минимального привноса зольных элементов в систему болото все еще характеризовалось эвтрофной растительностью, корневая система которой могла извлекать зольные элементы из более глубоких слоев залежи. В последствии смена эвтрофных растительных сообществ на олиготрофные с появлением древесной растительности произошла достаточно скоротечно приблизительно около 7100 кал. л. н. Подобные переходы от низового типа болот к верховому обычно связаны с

резким понижением обводненности, так как основным источником воды становятся атмосферные осадки. В структуре сообщества раковинных амёб это отражено появлением *N. militaris* и других ксерофильных видов, указывающих на снижение обводненности, при сохранении доминирования гидрофильных видов (*H. papilio*, *Archerella* spp.) на протяжении всей зоны.

Сопоставление данных ризоподного, ботанического и спорово-пыльцевого анализов позволяет выделить изменения в спектрах, которые могут быть связаны с климатической изменчивостью. В пыльцевых спектрах основные изменения указывающие на климатические вариации отмечаются в период с 8200 – 5500 кал. л. н., когда увеличивается доля теплолюбивых широколиственных пород деревьев. Вероятно, снижение обводненности болота на данной стадии вызвано как внутренними факторами развития экосистемы (переход от низового болота к верховому), так и внешними факторами (потепление климата). В результате этого наблюдается краткосрочное иссушение поверхности болота, на что указывает преобладание ксерофильного вида *T. arcula* (зона РА2, 5800 – 5500 кал. л. н.). Данная фаза сменилась периодом повышенной обводненности (РА3, 5500 – 2200 кал. л. н.). Это совпадает с увеличением доли гидрофильных сфагнумов секции *Cuspidata*, которые достигают максимального обилия в период с 3000 по 1700 кал. л. н., когда в сообществе раковинных амёб преобладает ксерофильный вид *C. sacculus* (РА4, 2200 – 1300 кал. л. н.). Спорово-пыльцевые спектры в этот период свидетельствуют о краткосрочном потеплении (Novenko et al. 2009). Возможной причиной такого несовпадения может быть недостаточное понимание экологии *C. sacculus*.

Несмотря на ограниченное соответствие между климатическими характеристиками, реконструированными по разным индикаторным группам, с большой уверенностью можно выделить следующие этапы в формировании болотной экосистемы: 1) фаза низкой поверхностной влажности приблизительно 5800 – 5500 кал. л. н. (по данным видового состава сообществ раковинных амёб), начавшаяся около 7100 кал. л. н. и, вероятно, связанная с пониженным уровнем осадков; 2) последующее возвращение к повышенной поверхностной увлажнённости; 3) понижение поверхностной увлажнённости, вероятно, по причине снижения уровня осадков, начиная 2200 кал. л. н.

ГЛАВА 5. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ТЕРРИТОРИИ СОВРЕМЕННОЙ ЗОНЫ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ НА ПРИМЕРЕ БОЛОТА КЛЮКВА (ТУЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В результате ризоподного анализа обнаружено 35 видов. Наиболее обильными являлись *A. flavum* (47.7% от общего количества учтенных раковинных амёб), *H. sylvatica* (12.8%), *A. arenaria* (5.4%). Эти виды также имели высокую встречаемость и были обнаружены как минимум в половине из всех образцов. На основе анализа видовой структуры сообществ раковинных амёб в торфяной залежи можно выделить три основные зоны (Рис. 4). Результаты количественной реконструкции УБВ представлены на Рис. 5.

Зона PA1 (220-265 см, 9300 – 7800 кал. л. н.) В данной зоне преобладают гидрофильные сфагнобионты *A. flavum*, *H. papilio*, *Hyalosphenia elegans*. В этой зоне субдоминантами являются ксерофильный сфагнобионт *A. muscorum* и эврибионтный вид *Centropyxis minuta*, численность которого в отдельных образцах достигала 20%. В нижних горизонтах (до глубины 225 см) отмечены виды *E. laevis* и *Euglypha tuberculata*, которые в вышележащих слоях данной зоны практически не встречались.

Зона PA2 (90-220 см, 7800 – 3800 кал. л. н.) В данной зоне преобладают сфагнобионты ксерофилы *H. sylvatica*. На всем протяжении зоны в меньших количествах также присутствуют ксерофилы *C. dubium*, *N. militaris*, *E. laevis*. В отдельных образцах представлен эврибионт *C. minuta* (до 43%). На начальном этапе данной зоны (до глубины 200 см), который можно характеризовать как переходный, отмечается появление нескольких ксерофильных и эврибионтных видов. На глубине 170 – 195 см гидрофильные виды, доминировавшие ранее, полностью исчезают, однако затем гидрофильные сфагнобионты *A. flavum*, *H. papilio* вновь появляются в небольших количествах и встречаются до глубины 150 см. Исчезновение этих видов компенсируется пиком численности *C. minuta* и некоторых ксерофилов. Практически на всем протяжении второй зоны присутствует гидрофильный вид *H. sphagni*. В верхней части данной зоны (с глубины 130 см) увеличивается доля ксерофильного вида *Heleopera rosea*, который достигает максимального обилия 42% на глубине 106 см. Данный вид обнаружен только в этой подзоне.

Зона PA3 (90–0 см, 3800 кал. л. н. – настоящее время) Сохраняется преобладание ксерофильного вида *H. sylvatica* со сменой субдоминантов в сообществе. На смену *A. arenaria* и *A. arenaria compressa* приходят *E. laevis* и *Arcella catinus*. На начальной стадии этой зоны (70–90 см) *E. laevis* и *Nebela bohémica* преобладают в сообществе при незначительной доле *H. sylvatica*. В верхней части (начиная с глубины 50 см) отмечается повышение доли гидрофильных видов *A. flavum* и *Centropyxis orbicularis*.

Развитие болотной экосистемы в изучаемом карстово-суффозионном понижении началось 9300 кал. л. н. с формирования травянистых сообществ с участием сосны и березы (Новенко и др. 2014, Novenko et al. 2015). Присутствие остатков влаголюбивых эвтрофных растений, как сосудистых, так и мохообразных, свидетельствует о значительном обводнении и интенсивном поверхностном стоке. Результаты ризоподного анализа указывают на произрастание сфагновых мхов в обводненных условиях, о чем свидетельствует присутствие гидрофильного сфагнобионтного вида *A. flavum*. Однако наличие ксерофильных видов раковинных амёб (*A. muscorum*) может свидетельствовать о краткосрочной, возможно сезонной, изменчивости гидрологического режима. Эта изменчивость может быть вызвана значительным обводнением депрессии в весенне-осенний период и иссушением в условиях летнего дефицита осадков. Начальный период формирования болотной экосистеме происходил в начале атлантического периода голоцена, когда климатические условия были близки к современным или чуть прохладнее (Палеоклиматы и палеоландшафты..., 2009).

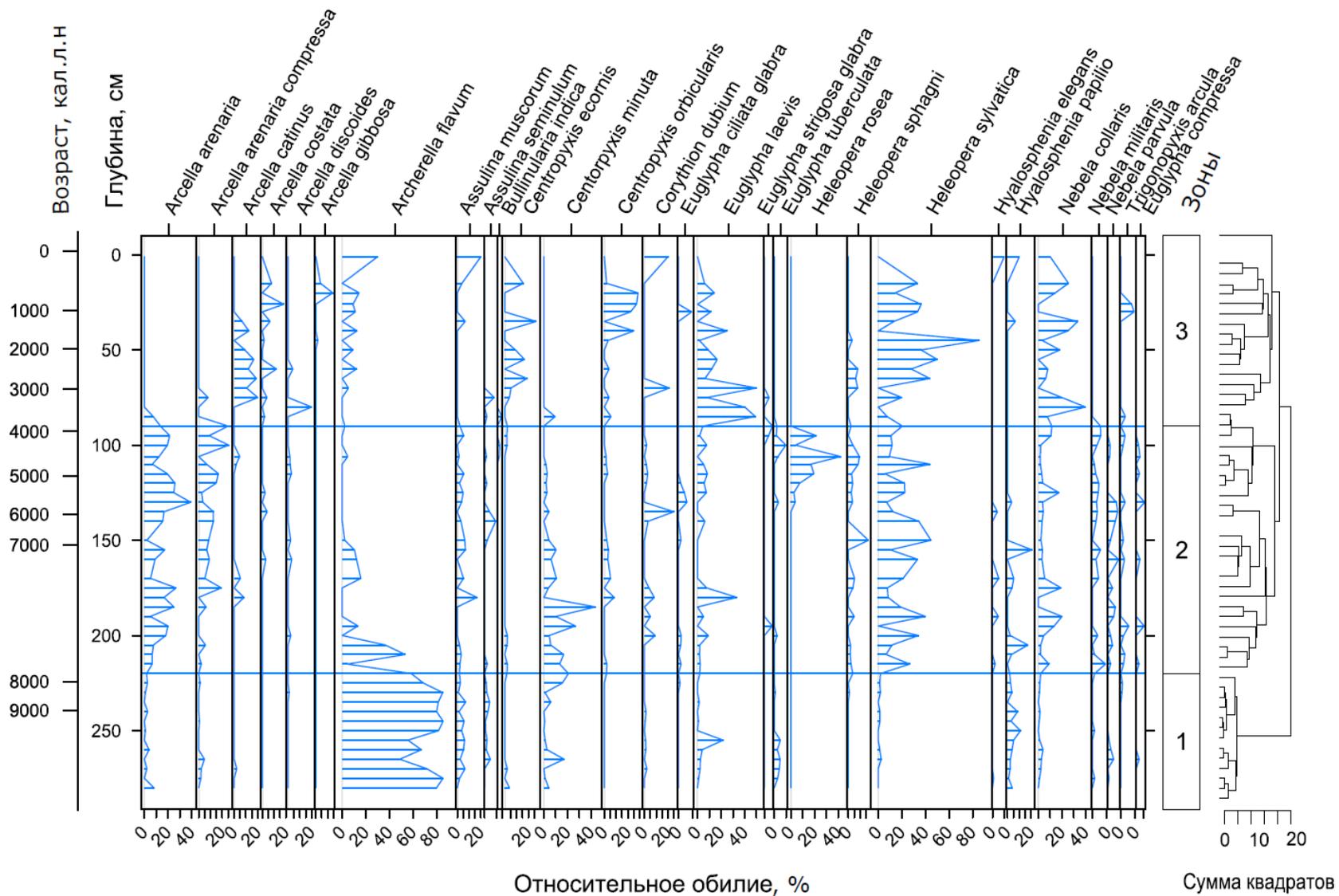


Рис. 4. Диаграмма видового состава сообществ раковинных амёб в торфяной залежи болота Клюква (Тульская область, Россия) и зонирование по результатам последовательного кластерного анализа. Показаны только наиболее обильные виды.

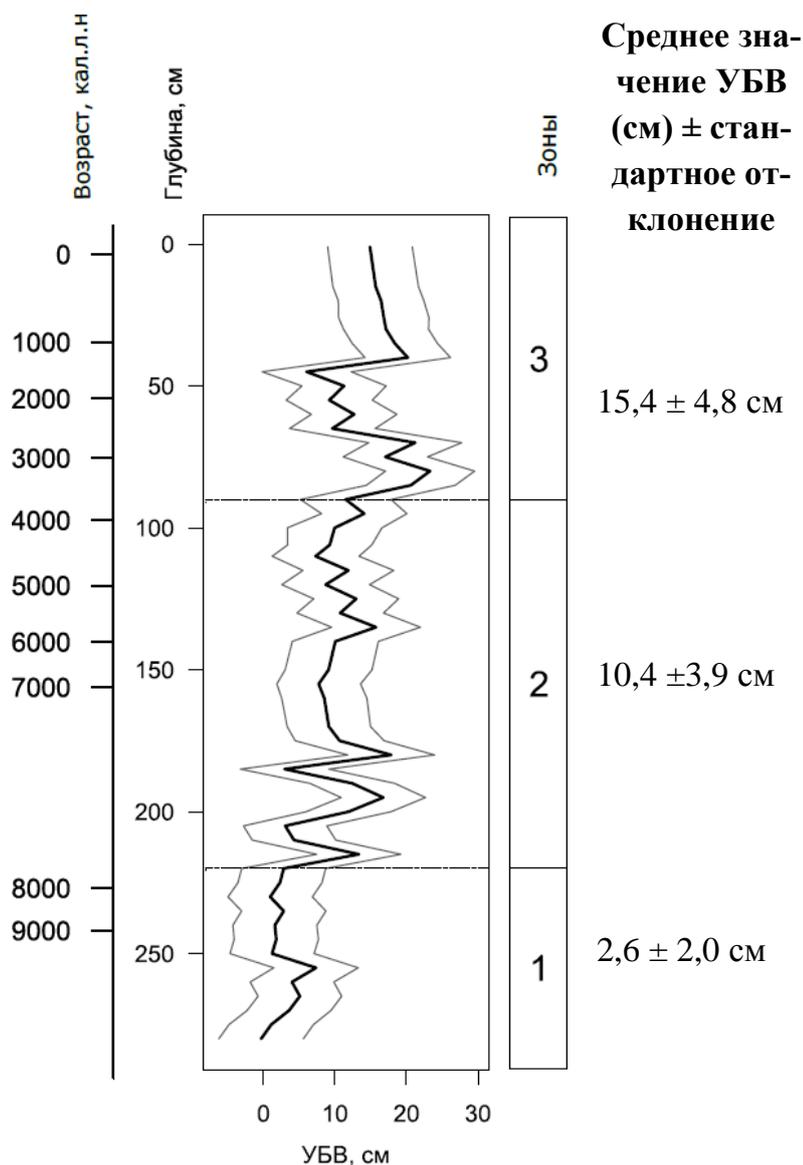


Рис. 5. Реконструкция уровня залегания болотных вод (УБВ, см) по данным о видовой структуре сообществ раковинных амёб с использованием калибровочной модели. Нулевые значения УБВ соответствуют залеганию болотных вод у поверхности, положительные значения указывают на глубину от поверхности сфагнома. Черная линия – реконструированные средние значения, серые линии – стандартные ошибки прогнозирования. Зонирование проведено по результатам последовательного кластерного анализа видовой структуры сообществ раковинных амёб.

Значительные изменения, как в локальной, так и в региональной растительности фиксируются начиная с возраста 7800 кал. л. н., что соответствует ранней фазе атлантического периода голоцена (Хотинский, 1977). В локальной растительности болота постепенно возрастала доля сфагновых и гипновых мхов, появилась пушица (Новенко и др., 2014). В сообществе раковинных амёб также отмечаются изменения, связанные с появлением ксерофильных и эврибионтных видов. Это совпадает с началом формирования травяно-сфагнового переходного торфа и может свидетельствовать о снижении участия в растительном покрове гигрофильных эвтрофных сфагновых мхов. Региональная растительность была представлена широколиственными лесами (Novenko et al., 2015).

В течение позднеатлантической фазы (с 7500 по 5200 кал. л. н.) в рассматриваемой котловине существовало мезотрофное болото и формировались переходные виды торфа (Новенко и др., 2014). Согласно ризоподному анализу, в данный период сохраняется ксероморфный характер сообществ раковинных амёб, при незначительной доле гидрофильных видов. По-видимому, обводнение болота уменьшилось, что подтверждается резким снижением доли гипновых мхов и появлением эвтрофных, но

устойчивых к иссушению сфагнумов секции *Palustre* (Novenko et al., 2015). Изменения локальной растительности, свойств торфяной залежи и растительного покрова окружающей территории указывают на существенное потепление и, возможно, некоторое иссушение климата, за счет сокращения осадков в летний период.

Около 4 – 5 тыс. кал. л. н. произошли изменения, связанные с антропогенными нарушениями растительного покрова (Новенко и др., 2014). В спектрах появилась пыльца культурных злаков (до 3.5%), василька синего (сеgetального сорняка), а также подорожника и щавеля – видов-индикаторов присутствия человека и нарушения растительного покрова (Khotinsky, 1993). О нарушении почвенного покрова и усилении эрозионных процессов свидетельствует увеличение на 20% минеральной фракции в торфе (Novenko et al., 2015). В данный период сообщество раковинных амёб сохраняет ксероморфный характер. Показательным является появление вида *H. rosea*, который ни до, ни после не встречался в изучаемом болоте. Характерной особенностью данного вида является яркая винно-красная окраска раковинки, однако экологическое значение данного признака, как и экология вида в целом, остаются мало изученными. Вероятно, появление этого вида связано с увеличением концентрации минеральных частиц необходимых для построения раковинки в результате усиления эрозионных процессов.

В субатлантическом периоде голоцена (начиная с 2900 кал. л. н.) в сообществе раковинных амёб сохраняется преобладание ксерофильных сфагнобионтных видов, указывающих на достаточно бедное водно-минеральное питание. Об этом также свидетельствует уменьшение доли древесных пород, усиление роли сфагновых мхов и *Eriophorum vaginatum* (Novenko et al., 2015). Начиная с 2000 кал. л. н., появляются гидрофильные виды раковинных амёб, как сфагнобионты, так и эврибионты. Принимая во внимание сохранившееся преобладание ксерофильных видов тестацей, подобные изменения могут свидетельствовать о мозаичном произрастании сфагнумов с различными предпочтениями по отношению к обводненности. Вероятно, в процессе развития болота происходило разрастание тех или иных видов сфагновых мхов, что могло являться причиной соответствующих изменений в структуре сообществ раковинных амёб. В целом, период 2900 – 1500 кал. л. н. характеризовался более влажным и прохладным климатом, о чем свидетельствует сокращение содержания широколиственных пород в пыльцевых спектрах (Новенко и др., 2014).

Результаты исследования показали, что наиболее существенные изменения произошли около 8100, 5000 и 2500 кал. л. н. и соответствовали основным рубежам истории природной среды и климата в голоцене. В среднем и позднем голоцене развитие болота происходило в направлении олиготрофизации, однако, как растительные сообщества, так и микроорганизмы чутко реагировали на появление древнего человека на окружающей территории. Нарушения почвенно-растительного покрова, вызванные антропогенным фактором, привели к увеличению трофности стекающих поверхностных вод и изменению минерального питания в результате эрозии почв.

ВЫВОДЫ

1. Исследование современных образцов сфагнома выявило богатую фауну раковинных амеб, насчитывающую 76 таксонов. Видовая структура современных сфагнобионтных сообществ раковинных амеб на исследованной территории в значительной степени определяется уровнем залегания болотных вод (УБВ). Гидрофильными (оптимум УБВ < 10 см) видами являются *Diffflugia petricola*, *Heleopera sphagni*, *Archerella flavum*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Hyalosphenia papilio*, *Heleopera sylvatica*. К ксерофильным видам (оптимум УБВ > 20 см) относятся *Bullinularia indica*, *Trigonopyxis arcula*, *Euglypha strigosa glabra*, *Trinema lineare*, *Corythion dubium*.

2. Наиболее оптимальной моделью, описывающей взаимоотношения между видовой структурой сообщества раковинных амеб и УБВ, является модель, построенная методом взвешенного осреднения, предполагающая одновершинные отклики видов. Характеристики модели (точностью предсказания RMSEP в диапазоне от 5,6 до 6,0 см, коэффициент корреляции $R^2 = 0,73$) позволяют использовать ее для реконструкции гидрологического режима по данным видовой структуры ископаемых сообществ раковинных амеб.

3. Раковинные амебы формируют обильные и разнообразные ископаемые сообщества в голоценовых торфяных залежах болотных экосистем на территории лесной зоны Восточно-Европейской равнины. В торфяной залежи Старосельского болота обнаружено 53 вида раковинных амеб, а в залежи болота Клюква – 35 видов.

4. Реконструкция гидрологического режима с использованием раковинных амеб свидетельствует о том, что изученные болотные экосистемы в ходе своего развития проходили классическую последовательность (смену): затопленная депрессия (водоем) – низинное болото – переходное болото – верховое болото. Отмечаются кратковременные вариации гидрологического режима, которые могут быть связаны с климатической изменчивостью, либо с влиянием человека.

5. В процессе олиготрофизации болотных экосистем, т.е. при переходе от низового болота к переходному, раковинные амебы и растительные сообщества реагируют с задержкой на снижение поступления зольных веществ, что, вероятно, связано со способностью корневой системы растений извлекать минеральные вещества из нижележащих горизонтов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Новенко Е.Ю., Цыганов А.Н., Волкова Е.М., **Бабешко К.В.**, Лаврентьев Н.В., Мазей Ю.А. Динамика растительности и климата на северо-западе Среднерусской возвышенности в голоцене // Вестник Московского университета. Серия 5. География. – 2014. – № 6. – С. 24–31.

2. Novenko E.Y., Tsyganov A.N., Volkova E.M., **Babeshko K.V.**, Lavrentiev N.V., Payne R.J., Mazei Yu.A. Holocene palaeoenvironmental history of the central part of European Russia according to pollen, plant macrofossil and testate amoeba records from Klukva peat mire (Tula region, Russia) // Quaternary Research. – 2015. – V. 83. – С. 459–468.

3. **Бабешко К.В.**, Малышева Е.А., Цыганов А.Н., Новенко Е.Ю., Мазей Ю.А. Структура сообщества раковинных амёб в болотах южно-таежной подзоны на западе Европейской части России (Центрально-лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская область) // XXI век: Итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2015. – № 5(27). – С. 20–27.

4. **Бабешко К.В.**, Цыганов А.Н., Новенко Е.Ю., Руденко О.В., Мазей Ю.А. Современные и ископаемые сообщества раковинных амёб в болотных экосистемах национального парка «Орловское полесье» // Ученые записки Орловского государственного университета. Серия естественные и технические науки. – 2015. – №4 (67). – С. 429–433.

Статьи в прочих изданиях:

5. Малышева Е.А., Цыганов А.Н., **Бабешко К.В.**, Новенко Е.Ю., Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в болотных экосистемах Мордовского государственного природного заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. – 2014. – Вып. 12. – С. 330–336.

6. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Митяева О.А., **Бабешко К.В.** Раковинные амёбы в сфагновых болотах (по материалам заповедника «Приволжская лесостепь») // Известия вузов. Поволжский регион. Естественные науки. – 2013. – № 3. – С. 3–19.

Материалы и тезисы докладов конференций и семинаров:

7. **Бабешко К.В.**, Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Результаты применения ризоподного анализа при палеореконструкции развития заболоченной экосистемы в Аджарии // Матер. 4-го межд. симпозиума «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем». – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. – С. 10.

8. **Бабешко К.В.** Видовой состав и пространственное распределение раковинных амёб в сфагновом болоте Клюква Тульской области // Исследования территориальных систем: теоретические, методологические и прикладные аспекты. Матер. Всерос. науч. конф. – Киров: ВятГГУ, 2012. – С. 172–174.

9. Mazei Yu.A., Malysheva E.A., **Babeshko K.V.**, Komarov A.A., Trulova A.S. Testate amoebae communities in boundaries: spatial and temporal perspective // Abstr. of the 6th Inter. sympos. on testate amoebae. – Xiamen: Inst. Urban Environment, 2012. – P. 33.

10. Mazei Yu.A., Komarov A.A., **Babeshko K.V.** Testate amoebae communities in soils: from point to global scale // Proceedings of the XXIX National Congress of the Italian Society of Protistology. – Rome, Istituto Superiore di Sanita, 2012. – P. 6.

11. Tsyganov A.N., **Babeshko K.V.**, Mazei Yu.A. Testate amoebae as palaeohydrological proxies in peatlands // Bioindication in the Ecological Assessment of Soils and Related Habitats. – Abstr. Intern. Conf. Moscow, Moscow State University, 2013. – P. 235.

12. Цыганов А.Н., **Бабешко К.В.**, Новенко Е., Волкова Е., Мазей Ю.А. Динамика растительности и климата на северо-западе Среднерусской возвышенности в голоцене по данным палеоботанического и ризоподного анализов // Динамика современных экосистем в голоцене. Матер. III Всерос. (с межд. участием) науч. конф. – Казань: ИПЭиНП АН РТ, 2013. – С. 343–344.

13. Tsyganov A.N., **Babeshko K.V.**, Novenko E.Yu., Volkova E.M., Mazei Yu.A. Ecology of *Sphagnum*-dwelling testate amoebae in the forest-steppe zone and development of a local transfer function for palaeohydrological reconstructions // Abstr. 32nd meeting of the German society for Protozoology. – Kartauze Ittingen: Univ. Zurich, 2013. – P. 53.

14. Цыганов А.Н., **Бабешко К.В.**, Мазей Ю.А. Построение калибровочных рядов для палеогидрологических реконструкций на основе данных об экологии сфагнобионтных раковинных амёб в лесостепной зоне // Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны: историко-культурные и особо охраняемые территории. Матер. 3-й Всерос. науч.-практ. конф. – Тула: Музей-заповедник «Куликово поле», 2013. – С. 53–55.

15. Цыганов А.Н., **Бабешко К.В.**, Мазей Ю.А. Экология раковинных амёб (Protozoa: Testacea) в верховых и переходных болотах лесостепной зоны // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана. Матер. Межд. науч. конф., посв. 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. – Пенза: ПГУ, 2013. – С. 266–267.

16. Tsyganov A.N., **Babeshko K.V.**, Novenko E.Yu., Volkova E.M., Mazei Yu. The application of testate amoebae to reconstruct the hydrological regime in *Sphagnum*-dominated peatlands in the forest-steppe zone // Abstr. XIV Intern. Congr. Protistology. – Vancouver: Univ. British Columbia, 2013. – P. 70.

17. Цыганов А.Н., Малышева Е.А., **Бабешко К.В.**, Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообществ раковинных амёб в болотных экосистемах на границе хвойно-широколиственных лесов лесостепи // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее. Материалы IV Международного полевого симпозиума. – Новосибирск: ИПА СО РАН, 2014. – С. 124–125.

18. Цыганов А.Н., **Бабешко К.В.**, Мазей Ю.А. Методы палеорекострукции состояния болотных и пресноводных экосистем с использованием раковинных амёб // Биоразнообразие и устойчивость живых систем. Материалы XIII Международной научно-практической экологической конференции. – Белгород: БГУ, 2014. – С. 174–175.

19. Tsyganov A.N., Chernyshov V.A., **Babeshko K.V.**, Mazei Yu.A. Quantitative reconstruction of hydrological regime in a peatland ecosystem // International geographical union regional conference. Geography, culture and society for our future Earth. – Moscow: MSU, 2015. – С. 140.