

ИССЛЕДОВАНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ СЕЗОНОВ ГОДА И ИХ ВЛИЯНИЯ НА ЖИВЫЕ КОМПОНЕНТЫ БОЛОТНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА (НА ПРИМЕРЕ ОЛИГОТРОФНОГО БОЛОТА ПОДТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-31051/мол_а).

Выполнено комплексное исследование особенностей климатической структуры естественных сезонов 2011 и 2012 гг. и их влияния на сезонное развитие высших растений и сообществ раковинных амёб в болотном микроландшафте. Объектом исследования выбран олиготрофный облесенный болотный участок в подзоне подтайги на территории Западно-Сибирской равнины. По климатической структуре оба исследованных года отличаются как друг от друга, так и от средних многолетних данных, прежде всего, по режиму увлажнения. Эти отличия проявились в смещении сроков наступления отдельных фенофаз болотных кустарничков. Показатели структуры сообщества раковинных амёб значительно варьировали в течение вегетационной части годового цикла, однако сочетание высокой численности живых активных клеток раковинных амёб и высокого значения индекса видового разнообразия в их сообществе наблюдалось в конце центральной фазы летнего сезона в период максимального прогрева болотной почвы.

Ключевые слова: климатические сезоны года; фенология болотных растений; раковинные амёбы; сезонная динамика; болотный биогеоценоз.

Введение

Сезонная ритмичность – характерное свойство всех компонентов природного комплекса, годовая динамика которых определяется, прежде всего, количеством поступающего солнечного тепла и активной влаги, поэтому сезонная ритмика климата является ведущей в развитии природных процессов и связанных с ними явлений.

Существуют различные методы выделения сезонных климатических ритмов. От метода во многом зависят получаемые результаты исследования. Нами выбран комплексно-генетический подход, позволяющий выделить естественные сезоны года [1, 19, 20].

Как растения, так и животные реагируют на климатические сезонные ритмы. Реакция растений проявляется в виде ежегодных последовательных фенологических изменений их развития. Для организмов, обитающих в почве, сезонные ритмы климата преломляются через ее гидротермический режим [2].

Болотные микроландшафты являются одними из самых распространенных на территории Западно-Сибирской равнины, формирование их связано, прежде всего, с плоским рельефом и повышенной увлажненностью. В связи с этим их населяют виды растений и животных, специально адаптированные к высокой обводненности среды.

Сведения о сезонном развитии болотных биоценозов немногочисленны [3–5]. Их значительно меньше, чем данных по другим микроландшафтам. Отсутствуют комплексные исследования естественных климатических ритмов и реакции на них живых компонентов болотной экосистемы.

Целью данного исследования является определение климатических особенностей естественных сезонов года и оценка их влияния на развитие отдельных компонентов болотного биоценоза, а также установление степени репрезентативности данных ближайшей метеорологической станции для характеристики климатических условий изучаемого нами болотного микроландшафта.

Объект и методы

В основу работы положены данные натурных наблюдений 2011 и 2012 гг. на болоте Тимирязевское (56°26'23"с.ш., 84°50'04" в.д.), расположенном в 10 км к юго-западу от г. Томска в пределах Обь-Томского междуречья. Исследуемый участок площадью около 3 га является частью нижнесреднечетвертичной, плиоцен-нижнечетвертичной плоской равнины, размытой ложбинами древнего стока. Данная территория относится к округу вторичных мелкотравных и высокопродуктивных хвойных лесов, высоко- и среднебонитетных почв, мелкоочагового болотообразования [6], выделенному в пределах подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины.

Растительное сообщество на исследуемом болотном участке представлено сосново-кустарничково-сфагновой ассоциацией. Древесный ярус состоит из сосны (*Pinus sylvestris* L.), высота деревьев 3–5 м. Подrost состоит в основном из сосны с незначительной долей кедра (*Pinus sibirica* Du Tour). В кустарничковом ярусе, занимающем 60–70% проективного покрытия, доминирует мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench.), также встречаются подбел (*Andromeda polifolia* L.), багульник (*Ledum palustre* L.), клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.). Проективное покрытие травяного яруса не превышает 10–15% и представлено в основном морошкой (*Rubus chamaemorus* L.). Моховой покров болота состоит преимущественно из сфагновых мхов (80% проективного покрытия), среди которых на кочках преобладает *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., а в межкочьях – *S. angustifolium* (Warnst.) С.Е.О. Jensen и *S. magellanicum* Brid. Отдельные кочки и межкочья покрыты гипновыми мхами (20% проективного покрытия), среди которых преобладает *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

С начала мая до конца октября 2011 и 2012 гг. осуществлялись выезды на болотный участок с периодичностью 2–3 раза в месяц, в ходе которых проводился отбор проб мохового охеса на одних и тех же двух микросайтах: одном в 2011 г. и другом – в 2012 г. Для этого выбраны

характерные элементы болотного микрорельефа: межкочья с очесом из мха *Sphagnum angustifolium*. Подготовка проб к анализу проведена по стандартной методике [7]. Для анализа сообществ раковинных амёб пробы влажного мохового очеса высотой 5–6 см массой 10–15 г фиксировали 4%-ным раствором формальдегида; для выделения зафиксированных живых клеток окрашивали эритрозином. В ходе анализа учитывали только раковинки с живыми клетками амёб: активными и отдельно инцистированными. Раковинки идентифицировали до вида при помощи определителей [8, 9] под световым бинокулярным микроскопом при 200-кратном увеличении. Массовую влажность очеса определяли путем взвешивания свежих и воздушно сухих проб. Численность клеток раковинных амёб указывается в расчете на 1 г абсолютно сухого вещества (а.с.в.) субстрата.

Измерение температуры воздуха на высоте 2 м на исследуемом болотном участке выполнено автоматическим измерителем температуры и относительной влажности воздуха EL-USB-2 («Lascar electronics», США) с периодичностью 5 мин с 14 июля по 26 октября 2012 г. Измерение температуры почвы на глубине 5 см с периодичностью 15 мин проведено автономным измерителем температуры [10], который был заложен в сфагновом межкочье с 14 июня по 26 октября 2012 г. Данная глубина выбрана в соответствии с высотой мохового очеса в сфагновых межкочьях исследуемого болотного участка. В работах других авторов [11, 12] показано, что верхний слой болотной почвы до глубины 8–10 см наиболее населен сообществами раковинных амёб.

Проведены наблюдения за фенологическими изменениями высших болотных растений, преимущественно видами болотных кустарничков. Для идентификации видов растений использованы определители высших растений [13] и мхов [14, 15]. Фенофазы выделены в соответствии с данными В.Ф. Юдиной и Т.А. Максимовой [5]. При расчете сумм эффективных температур за последние принимались значения среднесуточных температур воздуха выше + 5°C [16].

На основе ежесуточных метеоданных по ст. Томск за эти годы была установлена структура годового цикла и рассчитаны для сезонных ритмов следующие климатические параметры: временные характеристики (даты начала, конца и продолжительность), показатели гидротермического режима (суммы температур, средние значения среднесуточных температур воздуха, суммы осадков и число дней с осадками, гидротермический коэффициент). Рассматривались также особенности формирования снежного покрова.

Полученные климатические характеристики для каждого исследуемого года (2010, 2011 и 2012 гг.) сравнивались как между собой, так и со средними многолетними значениями, рассчитанными для Томска Т.В. Ромашовой [17] за период с 1967 по 1997 г. и принятыми нами в качестве климатической нормы.

Результаты и обсуждение.

Особенности климатической структуры годового цикла в 2011 и 2012 гг.

При рассмотрении климатической структуры естественных сезонов года мы руководствовались следую-

щими положениями. Под естественными климатическими сезонами понимаются обособленные этапы годового цикла климатического компонента географической среды, характеризующиеся однотипностью, единой общей направленностью климатообразующих факторов и явлений и внешне выражающиеся в определенных взаимосвязанных становлениях других компонентов среды, изменениях аспектов ландшафтов [1]. Под сезонной структурой годового цикла подразумевается количество сезонов, из которых состоит год, а под структурой сезона – количеством фаз, входящих в него.

В качестве критериев для отграничения сезонов года и их фаз (структурных единиц) нами использованы показатели, обоснованные комплексно-генетическим методом для Томска в работах Н.В. Рутковской [18] с уточнениями, приведенными в исследованиях Т.В. Ромашовой [17]. Преимущество используемого для этих целей указанного подхода заключается в том, что при рассмотрении ритмов природы (сезонов, фаз) используются данные за естественный основной ритм Земли – сутки, т.е. анализируются графики посуточного хода гидрометеорологических показателей с синхронным анализом динамики климатообразующих факторов и феноявлений. Несмотря на то что развитие биоценозов активно протекает в теплое время, нами были рассмотрены сезонные ритмы всего годового цикла, так как климатические особенности сезонов года между собой взаимосвязаны и взаимообусловлены.

Следует отметить, что в обстановке длительного залегания снежного покрова, характерного для Западно-Сибирской равнины, годовой цикл развития природы разделяется на вегетационную (ВЧГЦ) и холодно-снежную части (ХСЧГЦ) (структуры первого порядка). Под термином «вегетационная часть года» понимается «отрезок времени в годовом цикле, климатообразующие факторы которого определяют возможность жизнедеятельности растений и животных организмов в естественных условиях и прохождения ими в своем развитии последовательных фаз, выражающихся в изменении фенологических состояний и биохимических процессов» [19. С. 8]. ХСЧГЦ можно определить как период годового цикла, когда биогенная составляющая ландшафта находится в состоянии покоя. Структуры второго порядка – сезоны, третьего – фазы. Рассмотрим климатические особенности холодно-снежных частей годового цикла 2010/2011 гг. и 2011/2012 гг.

Согласно Н.В. Рутковской [18], за начало ХСЧГЦ (начало годового цикла) следует считать не 1 января, как принято в формальном календарном времяисчислении, а дату начала фазы предзимья (последней фазы осени), которой соответствует устойчивый переход средней суточной температуры воздуха через 0°C и появление снежного покрова. Конец ХСЧГЦ совпадает с датой разрушения устойчивого снежного покрова (датой конца фазы снеготаяния – первой фазы весны). Таким образом, ХСЧГЦ состоит из пяти фаз – предзимья, умеренно морозной зимы, значительно морозной зимы, предвесенья и снеготаяния. Соотношение продолжительности структурных единиц ХСЧГЦ за рассматриваемые годы иллюстрирует рис. 1.

Таким образом, характеристику ХСЧГЦ 2010/2011 гг. следует начать с климатических особенностей фазы предзимья 2010 г., так как она является ее первой структурной единицей. Эта фаза в 2010 г. началась на 18 дней позднее обычного – 9.11 (при норме 22.10) и на две недели позднее закончилась – 17.11 (при норме 4.11). Предзимье 2011 г. по времен-

ным показателям оказалось близким к средним многолетним величинам (начало – 28.10 и конец – 07.11). По температурным условиям предзимья рассматриваемых лет были обычными, а по суммам осадков они заметно различались. Так, их больше выпало в 2011 г. – 39,3 мм (норма 37,8 мм), а меньше – в 2010 г. (19 мм).

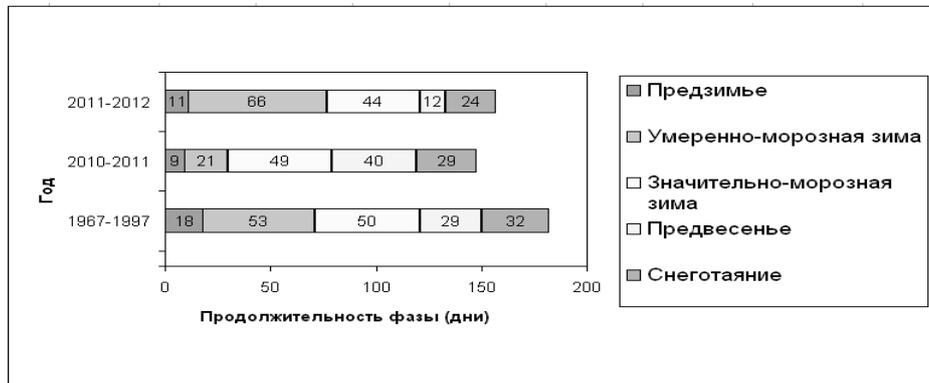


Рис. 1. Соотношение продолжительности фаз холодно-снежной части годового цикла по ст. Томск

Основную часть в структуре ХСЧГЦ занимает зимний сезон. Он состоит из следующих фаз: умеренно морозной зимы, значительно морозной зимы и предвесенья. В зиму 2010/2011 гг. фаза умеренно-морозная зима была короче обычного на 32 дня (норма 53 дня) как из-за очень позднего начала (18.11 при норме 5.11), так и раннего окончания (8.12 при норме 26.12). По уровню средней суточной температуры воздуха в этом году первая фаза сезона была холодной, по сумме выпавших осадков – нормальной, с числом дней с осадками почти в два раза меньше нормы (18 дней при норме 34 дня). Фаза умеренно морозная зима в 2011/2012 гг. была длинной (66 дней) (рис. 1), что было связано с поздним её концом из-за теплой третьей декады декабря и первой января. Устойчивый переход через -16°C произошёл лишь 12 января, т.е. на 18 дней позднее обычного. За этот период накопились большие суммы отрицательных температур, и средняя суточная температура воздуха за первую фазу зимы оказалась ниже средней многолетней на $1,6^{\circ}\text{C}$ ($-12,2^{\circ}\text{C}$ при норме $-10,6^{\circ}\text{C}$). Несмотря на большую продолжительность фазы, осадков выпало меньше нормы (56 мм при норме 79,8 мм).

Центральное ядро зимы – фаза значительно морозная зима – в эти годы была короткой. В первом случае из-за раннего конца (26.01 при норме 17.02), во втором – из-за позднего начала (13.01 при норме 27.12). По термическому режиму данная фаза в 2010/2011 гг. была холодной (средняя температура воздуха за фазу составила $-24,4^{\circ}\text{C}$ при норме $-22,1^{\circ}\text{C}$), в 2011/2012 гг. – нормальной ($-21,5^{\circ}\text{C}$), с количеством осадков в первом и втором случаях меньше нормы, особенно в зиму 2011/2012 гг., когда сумма осадков составила всего 7,5 мм при норме 53 мм.

Последняя фаза зимнего сезона – предвесенье – в зиму 2010/2011 гг. оказалась длинной (40 дней при норме 29 дней) из-за раннего начала, холодной ($-13,5^{\circ}\text{C}$ при норме $-11,6^{\circ}\text{C}$), с осадками немного меньше сред-

ней величины (19,3 мм при норме 25,6 мм). В зиму 2011/2012 гг. фаза предвесенье была короткой (12 дней), что связано как с поздним ее началом (26.02 при норме 18.02), так и с ранним концом (8.03 при норме 15.03); по термическому режиму нормальной, с очень большим дефицитом осадков (0,3 мм при норме 25,8 мм).

Таким образом, зима 2010/2011 гг. отличалась поздним началом и ранним концом сезона, с продолжительностью на 23 дня короче нормы (110 дней при норме 133 дня), по уровню средней суточной температуры воздуха – холодной ($-17,2^{\circ}\text{C}$ при норме $-14,7^{\circ}\text{C}$). Сумма накопившихся осадков за сезон составила 85% от нормы (128 мм при норме 159 мм). Зима 2011/2012 гг. при сроках начала, близких к средним многолетним, закончилась на 7 дней раньше обычной даты конца, что уменьшило ее длину на 11 дней – до 122 дней. По температурным условиям – нормальная, по количеству осадков – малоснежная, так как их выпало практически в три раза меньше нормы (63,8 мм при норме 159 мм). По структуре зимы этих лет были трехфазными.

Последней структурной единицей ХСЧГЦ является фаза снеготаяние (первая фаза весны – время между концом устойчивых морозов и максимальными запасами воды в снеге). Эта фаза в 2011 г. и в 2012 г. начиналась, как было сказано выше, раньше обычного, также раньше заканчивалась, а именно 18.05 в 2011 г. и 12.05 в 2012 г. при норме 21.05. Короткой она была в 2012 г. – 24 дня (при норме 32 дня). В 2011 г. её продолжительность составила 35 дней. По уровню средних суточных температур воздуха фазы снеготаяние этих лет были холодными ($-3,5^{\circ}\text{C}$ в 2011 г., $-2,8^{\circ}\text{C}$ в 2012 г., что на $1,5 - 0,9^{\circ}\text{C}$ ниже нормы). По количеству осадков снеготаяние 2011 г. оказалось нормальным (29,4 мм при норме 30,7 мм); в 2012 г. – их выпало на 20,8% больше средней величины (37 мм), при этом дней с осадками было на 40% меньше нормы (9 дней при норме 15 дней).

Таким образом, ХСЧГЦ 2010/2011 гг. и 2011/2012 гг. по продолжительности оказались короче обычного на 33 и 24 дня соответственно (норма 181 день) из-за меньшей длины большинства фаз (см. рис. 1). Значения средней суточной температуры воздуха за ХСЧГЦ и в первом, и во втором случаях были ниже нормы ($-13,5$ и $-12,3^{\circ}\text{C}$ при норме $-9,7^{\circ}\text{C}$). По температурному режиму среди фаз ХСЧГЦ этих лет преобладали нормальные типы. По сумме осадков и числу дней с осадками ХСЧГЦ 2010/2011 гг. соответствует уровню средних лет, тогда как ХСЧГЦ 2011/2012 гг. – ниже среднего. В этом году при числе дней с осадками, близким к норме, их количество составило лишь 76,9% от нормы (167,7 мм при норме 218,1 мм). Во все фазы зимнего сезона 2011/2012 гг. осадков выпало намного меньше нормы, в предзимье их было в пределах нормы и только в фазу снеготаяния – больше нормы.

Особенности снежного покрова и промерзания почв в рассматриваемые годы были следующие. В 2011 г. появление снежного покрова отмечалось 29.10, т.е. в начале фазы предзимье, устойчивое образование снежного покрова произошло на 3 дня позднее конца этой фазы. Начало разрушения снежного покрова наступило 25.03 (фаза снеготаяние), окончательный сход – 8.04.2012 г. (фаза послезимье). Продолжительность периода от разрушения до окончательного схода составил 14 дней, а времени с устойчи-

вым залеганием – 150 дней. Максимальная высота снежного покрова оказалась равной 53 см (23.03.2012 г.) при норме 69 см. Ещё меньшая мощность снежного покрова отмечалась только в 1967/1968 гг. (30 см) и в 1969/1970 гг. (40 см).

Небольшая толщина снега привела к глубокому промерзанию почв – до 99 см (в 2010 г. – до 60 см). Начало промерзания почв совпало с датой начала фазы предзимье (07.11.2011 г.), дата начала оттаивания – с серединой фазы послезимье (10.04.2012 г.), а дата окончательного оттаивания – с началом фазы умеренно прохладное лето. Сложившиеся климатические условия за ХСЧГЦ 2011/2012 гг. не могли не сказаться на условиях перезимовки естественной и культурной растительности, а также представителей животного мира, которые для них в этот год оказались не совсем благоприятными.

Рассмотрим климатические особенности вегетационных частей годового цикла. Началом ВЧГЦ Н.В. Рутковская [18, 19] предлагает считать дату разрушения устойчивого снежного покрова весной, а ее концом – дату появления снежного покрова осенью. ВЧГЦ состоит из семи структурных единиц и включает в себя две фазы весны (послезимье, предлетье), три фазы лета (умеренно прохладное лето, умеренно теплое лето, спад лета), две фазы осени (становление осени, поздняя осень). Соотношение продолжительности структурных единиц ВЧГЦ за рассматриваемые периоды иллюстрирует рис. 2.

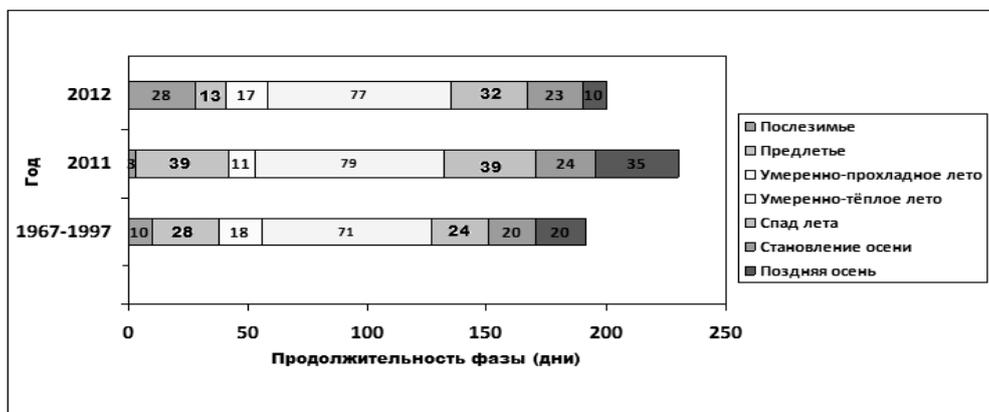


Рис. 2. Соотношение продолжительности фаз вегетационной части годового цикла по ст. Томск

Первой структурной единицей ВЧГЦ является фаза послезимье, которая длится от даты разрушения устойчивого снежного покрова в начале до устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через $+5^{\circ}\text{C}$ в конце. В среднем многолетнем она самая короткая из фаз весны – всего около 10 дней. В 2011 г. она не была выражена. В 2012 г. фаза наступила на 12 дней раньше обычного (12.05), закончилась на 6 дней позднее (29.04 при норме 23.04), поэтому ее продолжительность (28 дней) была почти в три раза длиннее средней многолетней величины. Уровень средней суточной температуры воздуха за фазу в целом оказался выше обычного на $0,9^{\circ}\text{C}$ ($+4,1^{\circ}\text{C}$ при норме $+3,2^{\circ}\text{C}$). В течение послезимья отмечалось 10 дней с осадками, величина их суммы составила 23,3 мм, тогда как, например, в 2010 г. – всего около 7 мм.

Вторая структурная единица ВЧГЦ – это фаза предлетье, которая рано началась в 2011 г. – 10.04 при норме 24.04, так как апрель этого года был аномально теплым. Средняя температура воздуха за этот месяц составила $+6,5^{\circ}\text{C}$ при норме $+1,3^{\circ}\text{C}$. В 2012 г. начало фазы предлетья было близким к средней многолетней дате, а конец – ранним (12.05 при норме 21.05), по продолжительности оно было коротким (13 дней при норме 28 дней), а в 2011 г. – длинным (39 дней). В последнем случае фаза была тёплой ($+8,5$ при норме $+7,4^{\circ}\text{C}$) с количеством осадков 43,2 мм. В 2012 г. по уровню средней суточной температуры воздуха предлетье на $0,8^{\circ}\text{C}$ было холоднее обычного с количеством осадков в 1,5 раза меньшим, чем в 2011 г.

К ВЧГЦ полностью относится летний сезон, который в среднем многолетнем в Томске начинается 21–22 мая

и заканчивается 10–11 сентября, имеет продолжительность 114 дней. Фаза умеренно прохладное лето (первая структурная единица сезона) в 2011 г. начиналась в сроки, близкие к норме (19.05 при норме 22.05); в 2012 г. на 9 дней раньше обычного (13.05). Конец фазы в эти годы наступил раньше обычных дат (29,5 при норме 8.06). По продолжительности первая фаза лета в 2011 г. была короткой (12 дней при норме 18 дней), в 2012 г. – нормальной (17 дней); по температурным условиям в первый год – нормальной (+12,8°C при норме +12,9°C), а во второй – несколько холоднее обычного (+10,9°C). Осадков за фазу умеренно прохладное лето в обоих случаях выпало около нормы (30,6 мм и 23,9 мм при норме 29 мм), в пределах средних многолетних значений было и число дней с осадками (6–7 дней).

Вторая фаза летнего сезона – умеренно тёплое лето – в эти годы установилась на 10 дней раньше обычного (30.05 при норме 9.06), а конец произошел в сроки, близкие к норме – 14.08–16.08 при норме 18.08. Продолжительность центральной фазы лета составила 79 дней в 2011 г. и 77 дней – в 2012 г. (норма 71 день). В 2011 г. по уровню средних суточных температур воздуха третья фаза ВЧГЦ была немного холоднее обычного (+17,2°C при норме +18,0°C) с количеством осадков на 44% больше средней величины (231 мм при норме 160 мм). Дни с осадками составили 41% от продолжительности фазы (33 дня). В 2012 г. по термическому режиму фаза умеренно тёплое лето оказалась одной из самых теплых за период с 1936 по 2012 г. Средняя суточная температура воздуха за фазу составила +20,5°C, что на 2,4°C выше нормы, при этом осадков выпало намного меньше обычного – 63% от нормы, и они носили чаще всего ливневой характер. Доля дней с осадками от длительности фазы оказалась равной 18%.

Для оценки соотношения тепла и влаги в фазу умеренно тёплое лето и за лето в целом был рассчитан гидротермический коэффициент (ГТК) Г.Т. Селянинова [20]. Показатель ГТК представляет собой отношение суммы осадков к сумме температур, уменьшенной в 10 раз, за рассматриваемый период. При его значении равном 1 соотношение тепла и влаги считается оптимальным. За фазу умеренно тёплое лето в 2011 г. он составил 1,7, что говорит об избыточном увлажнении центральной части летнего сезона года. Совсем другие условия для развития биотического компонента геосистем складывались в 2012 г., когда значение ГТК за фазу получилось равным 0,64, что говорит о ее засушливости.

Последняя фаза летнего сезона – спад лета – началась в 2011 г. на 2 дня раньше нормы (17.08 при норме 19.08), закончилась на 13 дней позже (24.09 при норме 11.09) и оказалась на 15 дней длиннее обычного (39 дней при норме 24 дня). По температурным условиям и количеству осадков она была близка к норме (средняя температура за фазу составила +11,2°C при норме +12,3°C, количество осадков – 42,4 мм при норме 50 мм). В 2012 г. эта фаза по продолжительности была тоже длинной (32 дня), также из-за более раннего начала (на 4 дня раньше) и из-за более позднего конца (на 4 дня позже), по термическим условиям – нормальная (+13,5°C), с количеством осадков на 37% больше

нормы (68,7 мм). Более благоприятной по соотношению тепла и влаги фаза спад лета была в 2011 г.

В целом летние сезоны 2011 г. и 2012 г. были по структуре трехфазные. По продолжительности – длинные (129 дней в 2011 г. и 126 дней в 2012 г. при норме 114 дней). По термическому режиму летний сезон 2011 г. был нормальным (+15,0°C при норме +15,7°C) и дождливым, с суммой осадков на 31% больше обычного (304 мм против 231 мм по норме). Летний сезон 2012 г. характеризуется как тёплый (+17,4°C) и засушливый (с суммой осадков за лето на 19% меньше нормы). В соответствии с показателями температурных условий и увлажнения за летние сезоны этих лет были получены значения ГТК. Его величина в 2011 г. составила 1,56, в 2012 г. – 0,89; в первом случае он говорит об избыточном увлажнении сезона, во втором – о недостаточном. Вышесказанное свидетельствует о том, что условия для развития биоценозов, в том числе болотных, в летние сезоны рассматриваемых лет существенно различались.

Следующие две фазы ВЧГЦ – это первые структурные единицы осеннего сезона. Осень начинается фазой становление осени, когда среднесуточные температуры воздуха устойчиво опускаются ниже +10°C. Из двух анализируемых нами лет позднее всего (25.09 при норме 11.09) данная фаза начиналась в 2011 г. Из-за тёплой второй и третьей декад сентября становление осени наступило на две недели позже обычного срока, примерно на столько же дней позднее закончилось (17.10 при норме 1.10). В 2012 г. начало, как и конец этой фазы, были близки к средним многолетним датам (16.09 и 5.10 соответственно). По продолжительности первая фаза осени в первый и второй годы была нормальной (20–23 дня при норме 20 дней). По уровню средней суточной температуры воздуха – выше среднего (+9,0°C в 2011 г. и +8,5°C в 2012 г. при норме +7,2°C). В 2011 г. осадков выпало меньше нормы (21 мм при норме 35 мм), в 2012 г. – в пределах нормы (32 мм).

Центральная фаза осеннего сезона и последняя в ВЧГЦ – поздняя осень – время со среднесуточными температурами воздуха выше 0°C, но ниже +5°C – получила выражение только в 2011 г. В этот год она началась на 16 дней позднее обычного (18.10 при норме 02.10) и закончилась на 7 дней позднее (27.10 при норме 21.10), по продолжительности фаза была в два раза короче средней многолетней (10 дней против 20 дней), по температурным условиям – нормальной (+2°C при норме +2,7°C) с количеством осадков в три раза меньшим нормы (16,2 мм против 54 мм). В 2012 г. последняя фаза ВЧГЦ при нормальном начале (6.10) закончилась на 11 дней раньше обычного (10.10) и её продолжительность составила всего 5 дней (т.е. она оказалась в четыре раза короче средней величины). В таких случаях (при продолжительности фазы 5 и менее дней) принято считать, что фаза выпадает [19].

Таким образом, вегетационные части годового цикла в 2011 г. и 2012 г. начинались раньше обычного (7.04 и 2.04 при норме 14.04), а заканчивались в первом случае позже (27.10 при норме 21.10), во втором – раньше (10.10). По продолжительности в обоих случаях ВЧГЦ была длинной (204 и 192 дня соответственно при норме 184 дня). В 2011 г. ВЧГЦ была по термиче-

скому режиму нормальной (+12,3°C при норме +11,8°C) с суммой осадков на 22% больше нормы (422 мм при норме 345 мм), в 2012 г. – тёплой (+13,5°C), с дефицитом осадков в 17,7% (284 мм), особенно в центральную фазу лета (37%). По типу структуры ВЧГЦ этих лет были шестифазными, в первом случае – без фазы послезимья, во втором – без фазы поздняя осень.

В целом можно сказать, что на смену коротким ХСЧГЦ и в первом, и во втором случаях пришли длинные по продолжительности ВЧГЦ, наиболее заметно отличающиеся, как было показано выше, по режиму увлажнения.

Сравнение сезонного хода климатических ритмов в болотном биогеоценозе с климатическими ритмами, установленными по данным метеостанции Томск

Болотный микроландшафт отличается от других более холодными и влажными условиями микроклимата [3, 21]. В работе проведено сравнение данных по температуре воздуха, полученных на метеостанции Томск и измеренных нами с помощью автоматического измерителя на исследуемом болотном участке. В результате была установлена высокая взаимосвязь между этими рядами. Так, коэффициент корреляции средних суточных температур воздуха оказался равным 0,99. Максимальная разница между значениями средних суточных температур воздуха, полученных на метеорологической станции, и измерителем на болоте не превысила 3°C и в среднем составила 0,6°C, при этом температуры на болоте, что закономерно, обычно оказывались ниже, чем на метеостанции.

При изучении температуры болотной почвы на глубине 5 см были выявлены значительные ее колебания. Среднесуточные значения температуры варьировали от +2°C (октябрь) до +15...+16°C (конец июля – начало августа). Суточные колебания температуры в почву болот проникают до глубины 15–25 см [22]. По нашим данным, амплитуда суточных колебаний температуры болотной почвы на глубине 5 см варьирует от 8°C до 0,2°C, а в среднем составляет 5°C. Таким образом в верхнем слое почвы, наиболее населенном сообществами раковинных амёб, ярко отражаются как сезонные, так и суточные климатические ритмы.

В целом разница в исследуемых рядах данных по температуре воздуха незначительна, что позволяет использовать показатели метеорологической станции Томск для характеристики климатических процессов, протекающих в исследуемом болотном микроландшафте. На болоте в те же сроки происходят аналогичные смены фаз климатической структуры ВЧГЦ.

Сезонная динамика болотных растений

Для оценки фенологических изменений выбрано 6 видов высших растений. Среди них болотные кустарнички: мирт болотный, подбел, багульник, брусника, клюква, и из травяного яруса – морошка. Осуществлено сопоставление фаз климатической структуры ВЧГЦ с фенофазами растений.

В фазу предлетья наблюдается начало цветения мирта болотного (наиболее рано цветущего болотного

кустарничка), начинается процесс позеленения прошлогодних листьев многих кустарничков (мирт болотный, подбел, клюква, багульник).

В фазу умеренно прохладное лето происходит полное позеленение перезимовавших листьев сразу у нескольких видов болотных кустарничков: мирта болотного, подбела, клюквы. Наблюдается начало цветения у подбела и массовое цветение мирта болотного.

В фазу умеренно теплое лето начинается активный рост новых побегов кустарничков (мирта болотного, подбела, брусники, багульника); отмечается их цветение (мирт болотный – окончание цветения, клюква, брусника, подбел) и образование зеленых плодов (мирт болотный, брусника, клюква). К концу фазы наблюдается массовое осеннее расцветивание листьев прошлогодних побегов (мирт болотный, подбел, багульник) и начало предзимнего окрашивания листьев на побегах этого года у багульника. В течение этой фазы проходят основные фенофазы развития морошки: зеленение почек, разворачивание листьев, цветение, полное созревание плодов, начало осеннего расцветивания листьев.

Фаза спад лета характеризуется образованием спелых плодов (мирт болотный, клюква, брусника) и предзимним окрашиванием листьев новых побегов (мирт болотный, подбел, багульник, клюква). Для морошки отмечено массовое осеннее расцветивание листьев и затем их полное отмирание.

В фазу становление осени происходит полное предзимнее окрашивание листьев у подбела и клюквы.

Таким образом, основные фенологические изменения большинства болотных высших растений происходят в фазу умеренно теплое лето. Начало фенологических изменений отмечено в фазе предлетья, окончание – в фазе становление осени. В первую (послезимья) и последнюю (поздняя осень) фазы ВЧГЦ – болотные высшие растения, фактически, находятся в покое и не претерпевают заметных фенологических изменений.

Сравнительный анализ сроков наступления фенофаз болотных высших растений в 2011 и 2012 гг. показал, что в целом они наблюдались в сходные сроки (табл. 1) за некоторыми исключениями. Так, в 2012 г. по сравнению с 2011 г. гораздо раньше начались фенофазы начала осеннего расцветивания и предзимнего окрашивания листьев кустарничков (мирт болотный, подбел, багульник), которые выражались в появлении на листьях прошлогодних и новых побегов бурых пятен (явление «запала») [23]. Это, по нашему мнению, явилось ответной реакцией растений на стресс, обусловленный влиянием длительного жаркого засушливого периода в течение июня и июля 2012 г. В то же время фенофаза массового осеннего расцветивания и предзимнего окрашивания для исследуемых видов болотных кустарничков наступила приблизительно в те же сроки, что и в 2011 г. (табл. 1).

Реакция болотного фитоценоза на жаркую и засушливую погоду ВЧГЦ 2012 г. проявилась также в том, что верхний слой (до глубины 5–10 см) сфагнового мохового оочеса на болоте высох (массовая влажность, обычно составляющая около 90%, снизилась до 80% и менее). Однако болотные кустарнички не засохли, так как, по-видимому, их корни находятся в более глубоком слое болотной почвы, который сохраняется влажным в течение всего периода их вегетации.

Фенологические изменения болотных высших растений в течение ВЧГЦ

Фенофазы растений		2011 год		2012 год		Литература*	
		Срок	ΣТ	Срок	ΣТ	Срок	ΣТ
Мирт болотный	Начало цветения	--	--	4.05	44	12.05	43
	Массовое цветение	4.05	92	17.05	94	16.05	61
	Полное позеленение перезимовавших листьев	--	--	17.05	94	23.05	101
	Начало роста новых побегов	--	--	1.06	200	23.05	102
	Массовое завязывание плодов	--	--	1.06	200	28.05	133
	Конец цветения	--	--	14.06	411	31.05	149
	Зеленые плоды (массово)	7.07	764	13.07	855	19.06	312
	Начало осеннего расцветивания листьев	7.07	764	14.06	411	30.06	399
	Массовое осеннее расцветивание листьев	21.07	932	13.07	855	20.07	598
	Начало предзимнего окрашивания листьев	18.08	1 215	18.08	1 383	28.08	948
	Первые спелые плоды	4.08	1 076	18.08	1 383	5.09	990
	Спелые плоды (массово)	20.09	1 410	31.08	1 485	13.09	1 028
Полное предзимнее окрашивание листьев	20.09	1 410	4.10	--	17.09	1 055	
Подбел	Начало роста новых побегов	--	--	1.06	200	20.05	81
	Полное позеленение перезимовавших листьев	--	--	17.05	94	24.05	105
	Массовый рост новых побегов	--	--	14.06	411	26.05	116
	Начало цветения	--	--	17.05	94	26.05	118
	Массовое цветение	--	--	1.06	200	31.05	150
	Начало осеннего расцветивания листьев	7.07	764	14.06	411	3.07	454
	Массовое осеннее расцветивание листьев	21.07	932	13.07	855	4.08	733
	Начало предзимнего окрашивания листьев	4.08	1 076	31.08	1 485	17.09	1 064
Багульник	Полное предзимнее окрашивание листьев	20.10	1 534	4.10	--	6.10	1 119
	Полное позеленение перезимовавших листьев	4.05	92	--	--	21.05	81
	Массовый рост новых побегов	--	--	1.06	200	25.05	145
	Начало осеннего расцветивания листьев	7.07	764	1.06	200	7.07	515
	Массовое осеннее расцветивание листьев	21.07	932	13.07	855	9.08	821
	Начало предзимнего окрашивания листьев	21.07	932	13.07	855	25.09	1 071
Брусника	Массовое предзимнее окрашивание листьев	20.09	1 410	4.10	--	4.10	1 074
	Разверзание цветочных почек	--	--	1.06	200	23.05	96
	Начало роста новых побегов	--	--	1.06	200	9.06	149
	Массовое цветение	--	--	14.06	411	21.06	310
	Первые завязи	--	--	14.06	411	27.06	463
	Массовое завязывание плодов	--	--	28.06	633	2.07	432
	Зеленые плоды (массово)	7.07	764	13.07	855	9.07	485
Клюква	Спелые плоды (массово)	4.08	1 076	18.08	1 383	30.08	980
	Начало бутонизации	--	--	1.06	200	20.05	76
	Полное позеленение перезимовавших листьев	--	--	17.05	94	27.05	126
	Массовое цветение	--	--	14.06	411	15.06	258
	Зеленые плоды (массово)	7.07	764	28.06	633	29.06	386
	Первые спелые плоды	18.08	1 215	18.08	1 383	13.08	856
	Спелые плоды (массово)	2.09	1 314	31.08	1 485	22.08	925
	Начало предзимнего окрашивания листьев	20.09	1 410	31.08	1 485	31.08	966
Морошка	Полное предзимнее окрашивание листьев	20.10	1 534	4.10	--	3.10	1 098
	Позеленение почек	--	--	1.06	200	23.05	99
	Начало цветения	--	--	1.06	200	31.05	143
	Листовая поверхность максимальная	--	--	28.06	633	9.06	241
	Зеленые плоды (массово)	--	--	28.06	633	25.06	361
	Начало осеннего расцветивания листьев	21.07	932	13.07	855	15.07	568
	Спелые плоды (массово)	7.07	764	13.07	855	23.07	651
	Массовое осеннее расцветивание листьев	18.08	1 215	18.08	1 383	6.08	737
	Отмирание листьев	20.09	1 410	4.10	--	20.09	1 078

Примечания. Срок – дата начала фенофазы; ΣТ – сумма эффективных температур, °С; «--» – данные отсутствуют; Литература* – данные приведены из монографии [5] и отражают средние многолетние даты наступления фенофаз и соответствующие им средние многолетние значения суммы эффективных температур.

В 2012 г. фенофаза цветения мирта болотного началась несколько позже, чем в 2011 г. (табл. 1). Это обусловлено тем, что фаза предлетье в 2011 г. оказалась длинной, а в 2012 г. – наоборот, крайне короткой, зато затяжной была предшествующая ей фаза послезимье. В результате в мае 2011 г. суммы необходимых эффективных температур накопились на 10–20 дней раньше, чем в 2012 г. К началу июля эта разница нивелировалась, а в июле и августе ситуация изменилась на противоположную: суммы эффективных температур накапливались быстрее в 2012 г., чем в 2011 г.

Таким образом, несмотря на холодное начало, в целом 2012 г. оказался более теплым, чем 2011 г. Тем не менее, начальные весенние фенофазы некоторых растений в 2011 г. наступили раньше. Тест знаков показал отсутствие значимых отличий ($p < 0,05$) между выборками значений сумм эффективных температур для фенофаз болотных растений в 2011 г. и 2012 г. В целом ВЧГЦ в 2011 г. и 2012 г. по значениям сумм эффективных температур для фенофаз болотных растений оказались сходными, несмотря на различия в характере погодных условий, которые повлияли на сроки наступления некоторых фенофаз болотных кустарничков.

Наши данные по срокам и, прежде всего, по суммам эффективных температур для исследуемых фенофаз растений отличаются от аналогичных сведений, полученных по Карелии (табл. 1) [5]. Результаты непараметрического теста знаков подтвердили наличие значимых отличий ($p < 0,01$) по выборкам сумм эффективных температур для фенофаз болотных растений болота Тимирязевское и материалами В.Ф. Юдиной и Т.А. Максимовой [5] по Южной Карелии. Эти отличия, прежде всего, связаны с различиями в географическом положении регионов исследования. В Карелии они проводились в подзоне средней тайги, тогда как нами изучалось болото подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины. В подзоне подтайги в условиях более теплой и продолжительной ВЧГЦ даты наступления некоторых фенофаз отмечаются раньше, чем в средней тайге, а именно цветения мирта болотного, созревания плодов (мирт болотный, морощка, брусника), массового осеннего расцветивания листьев (подбел, багульник), начала предзимнего окрашивания листьев (мирт болотный, подбел, багульник). В то же время замечено, что подавляющее большинство наблюдаемых фенофаз растений в изучаемом нами регионе проходит при увеличенных значениях сумм эффективных температур (табл. 1). В более высоких широтах фенофазы болотных растений протекают в еще более сжатые временные отрезки [24] и, как мы предполагаем, при меньших значениях сумм эффективных температур. По-видимому, в более теплых условиях запуск фенофаз растений начинается при больших величинах данного показателя.

Сезонная динамика сообществ раковинных амёб

В течение вегетационной части годовых циклов 2011 и 2012 г. была исследована сезонная динамика сообщества раковинных амёб. Проводился учет только живых клеток тетацей, которые отражают текущее состояние сообщества в каждый отдельный временной период ВЧГЦ. Цисты раковинных амёб учитывались отдельно, так как это хотя и живые, но покоящиеся клетки. Численность цист использована как показатель резких неблагоприятных изменений условий среды, которые клетки простейших переживают в состоянии покоя. Проанализированы также показатели структуры сообщества: видовое богатство, индекс разнообразия Шеннона, выравненность структуры, численность в 1 г а.с.в.

Выявлены 21 вид, сорт и форма раковинных амёб в 2011 г. и 24 вида, сорта и формы – в 2012 г. Все эти виды и сорта отмечены в живом активном состоянии в тот или иной период ВЧГЦ. Вид *Nebela tincta* (Leidy) Awerintzew доминировал постоянно в 2011 г., за исключением первой половины июля (07.07.11), когда доминантом оказался вид *Centropyxis laevigata* Penard, а первый занимал позицию субдоминанта. Вид *Hyalosphenia papilio* Leidy являлся доминантом в 2012 г., за исключением конца сентября – начала октября (24.09.12, 04.10.12), когда он был смещен на позицию субдоминанта, а доминантами оказались виды *Nebela tincta* и *Euglypha strigosa* (Ehrenberg) Leidy.

Сопоставление динамики показателей структуры сообществ раковинных амёб с выделенными фазами

климатической структуры года привело к следующим результатам (табл. 2). Численность живых активных клеток раковинных амёб значительно варьирует в течение ВЧГЦ. По данным разных авторов [25–28], вспышки численности раковинных амёб наблюдаются с самого начала ВЧГЦ. Нами зафиксированы вспышки численности в мае, июне, августе. Это свидетельствует о том, что температура почвы не является лимитирующим фактором для показателя численности раковинных амёб. По-видимому, данный показатель зависит от целого ряда факторов среды, как абиотических, так и биотических. Так, У.А. Булатовой [26] выявлено закономерное изменение плотности сообществ почвенных раковинных амёб и общей численности микроорганизмов.

Индекс Шеннона достигает максимума во второй половине ВЧГЦ (августе – октябре). Также в этот период происходит увеличение выравненности структуры сообщества раковинных амёб (табл. 2). Таким образом, увеличение видового разнообразия сообщества происходит в большей степени за счет снижения доли относительного обилия доминанта среди других видов сообщества, нежели за счет изменения показателя видового богатства. В работе [27] также выявлено отсутствие значительного изменения видового богатства в течение ВЧГЦ. Другие авторы [29] в своем исследовании сезонной динамики сообществ болотных раковинных амёб не обнаружили значимых изменений показателей индекса Шеннона и выравненности, однако отметили некоторый рост видового богатства. Возможно, это обусловлено тем, что они исследовали сообщества раковинных амёб в период летнего сезона года, не захватывая части весеннего и осеннего сезонов, также входящие в состав вегетационной части годового цикла. В то же время, судя по нашим данным, именно в начале и конце ВЧГЦ наблюдаются резкие изменения показателей структуры сообщества.

В осенние месяцы (сентябрь – октябрь) наблюдается увеличение численности инцистированных клеток раковинных амёб. Наиболее вероятно, это связано с постепенным понижением температуры воздуха и, соответственно, почвы. Весной (май) численность цист также повышена, однако не так значительно.

Данных по болотным раковинным амёбам недостаточно для того, чтобы оценить влияние особенностей климатической структуры ВЧГЦ 2011 г. и 2012 г. на структуру их сообщества. Это влияние экранируется различиями микроклиматических условий двух изучаемых микросайтов на болоте. Так, микросайт 2011 г. отличается более низким стоянием уровня болотных вод (в среднем 24 см) от микросайта, исследованного в 2012 г. (20 см), хотя ВЧГЦ 2011 г. была более влажной, чем 2012 г. Различия проявились и в экологических свойствах видов раковинных амёб. В сообществе, исследованном в 2011 г., выше доля ксерофильных видов (90% относительного обилия), в отличие от сообщества 2012 г. (соответственно 30%). Кроме того, отличаются и экологические оптимумы видов-доминантов сообществ по отношению к глубине уровня болотных вод: для вида *Nebela tincta* оптимальное значение уровня болотных вод составляет $25 \text{ см} \pm 6 \text{ см}$, а для вида *Hyalosphenia papilio* $20 \text{ см} \pm 7 \text{ см}$ [30].

Динамика значений показателей* структуры сообщества болотных раковинных амёб в отдельные фазы климатической структуры ВЧГЦ 2011 и 2012 гг.

Показатель	Предлетье	Умеренно прохладное лето	Умеренно теплое лето	Спад лета	Становление осени
2011 год					
Видовое богатство	1	3	14±1,5	15	15
Индекс Шеннона	0,00	0,72	1,95±0,38	1,99	1,69
Выравненность	0,00	0,66	0,73±0,12	0,73	0,62
Численность живых активных клеток, тыс. экз./г а.с.в.	0,2	2	5±2	10	4
Численность цист, тыс. экз./г а.с.в.	0,9	0,2	0,3±0,2	0,2	0,6
2012 год					
Видовое богатство	12	17	13±0,6	12	14±1,4
Индекс Шеннона	1,43	1,35	1,82±0,14	1,35	2,33±0,06
Выравненность	0,58	0,47	0,70±0,07	0,54	0,89±0,06
Численность живых активных клеток, тыс. экз./г а.с.в.	31	27	16±4	13	11±3
Численность цист, тыс. экз./г а.с.в.	3,0	1,1	1,4±0,3	1,0	14,7±2

Примечание. * – для значений, усредненных за несколько проб, приведены коэффициенты вариации.

В целом проведенные исследования позволили сделать следующее заключение. При наиболее сложной структуре сообщество достигает наиболее высокой численности живых активных клеток раковинных амёб в 1 г а.с.в. в климатическую фазу умеренно теплое лето (табл. 2). Мы предполагаем, что это связано со временем наибольшего прогрева почвы, которое отмечается именно в эту фазу. В более ранние фазы ВЧГЦ (предлетье, умеренно прохладное лето) структура сообщества менее сложная и выравненная, в более поздние (спад лета, становление осени) численность живых активных клеток снижается и возрастает численность цист. По данным 2011 г. (табл. 2), численность живых активных клеток раковинных амёб и индекс Шеннона в фазу спад лета оказались несколько выше, чем в фазу умеренно теплое лето. По нашему мнению, это обусловлено тем, что болотная почва прогревается медленнее, чем атмосферный воздух. Температура болотной почвы на глубине 5 см достигает максимальных значений к середине августа – к концу центральной фазы лета [21, 31], в то время как температура воздуха максимальной становится в середине июля. В результате температура верхнего слоя болотной почвы наиболее прогревается к концу климатической фазы умеренно теплое лето – началу фазы спад лета, что и является причиной высоких значений показателей структуры сообщества раковинных амёб в последнюю фазу лета.

Отдельные показатели структуры сообщества раковинных амёб очень динамичны и могут сильно варьировать в течение ВЧГЦ, что показано и в ряде работ других авторов [27, 29]. Однако совокупность показателей структуры сообщества и их средние значения достаточно четко отражают состояние среды, согласуются с климатической структурой естественных сезонов года. Именно в центральную фазу лета (умеренно теплое лето) при наибольшем прогреве болотной почвы наблюдается сочетание сложной выравненной

структуры с высокой численностью активных живых клеток в сообществе болотных раковинных амёб.

Заключение

Сравнительный анализ климатических характеристик структурных единиц ВЧГЦ 2011 и 2012 гг. и средних многолетних значений позволил выявить целый ряд особенностей в их климатических режимах и установить влияние последних на развитие болотного биоценоза. Так, в 2011 г. вегетационная часть годового цикла оказалась по температуре нормальной, по увлажнению – очень влажной; а в 2012 г. – очень теплой и засушливой. Температура воздуха на исследуемом участке олиготрофного облесенного болота более низкая, в сравнении с данными ближайшей метеостанции. Однако высокая корреляция между температурами воздуха, зарегистрированными на болоте Тимирязевское и на метеостанции Томск, позволяет использовать данные последней для анализа сезонных климатических ритмов на болоте. Климатическая структура вегетационной части годового цикла находит выражение как на поверхности болотного микроландшафта, так и в верхнем слое болотной почвы. Выявлены особенности реакции болотных растений и почвенных простейших на естественные сезонные ритмы климата. Установлено, что наиболее благоприятной для развития болотных высших растений и сообществ раковинных амёб является фаза умеренно теплое лето, что, по-видимому, обусловлено оптимальными для них ее гидротермическими условиями. В это же время отмечаются основные фазы развития растений – от формирования и роста новых побегов до образования плодов. В ранние фазы ВЧГЦ наблюдается позеленение листьев, набухание почек и цветение; в поздние – подготовка к зимнему периоду. Для сообществ болотных раковинных амёб центральная фаза ВЧГЦ (умеренно теплое лето) наиболее благоприятна по комплексу показателей структуры их сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

1. Галахов Н.Н. Изучение структуры климатических сезонов года. М. : Изд-во АН СССР, 1959. 183 с.
2. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М. : Наука, 1965. 280 с.
3. Козловская Л.С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л. : Наука, 1976. 214 с.
4. Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л. : Наука, 1979. 188 с.

5. Юдина В.Ф., Максимова Т.А. Сезонное развитие растений болот. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 1993. 168 с.
6. Природно-ресурсное районирование Томской области / А.Г. Дюкарев, Н.Н. Пологова, Е.Д. Лапшина и др. ; отв. ред. В.Н. Воробьев. Томск : Спектр, 1997. 40 с.
7. Рахлеева А.А., Корганова Г.А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 12. С. 1427–1436.
8. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Практическое руководство по идентификации почвенных тестаций. М. : Изд-во МГУ, 1985б. 84 с.
9. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 300 с.
10. Кураков С.А., Крутиков В.А., Ушаков В.Г. Автономный измеритель профиля температуры АИПТ // Приборы и техника эксперимента. 2008. № 5. С. 166–167.
11. Schoenborn W. Die Stratigraphie lebender Testaceen im Sphagnetum der Hochmoore // Limnologica (Berlin). 1963. № 1 (4). S. 315–321.
12. Meisterfeld R. Die horizontale und vertikale Verteilung der Testaceen (Rhizopoda: Testacea), in Sphagnum // Arch. f. Hydrobiol. 1977. № 79. S. 319–356.
13. Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1987–2003. Т. 1–14.
14. Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л. : Наука, 1968. 112 с.
15. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. М. : КМК, 2003–2004. Т. 1, 2.
16. Шульгин А.М. Агрометеорология и агроклиматология. Л., 1978. 195 с.
17. Ромашова Т.В. Сезонные ритмы климата и их влияние на развитие эрозии почв (на примере юга Томской области) : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Томск, 2004. 22 с.
18. Рутковская Н.В. Климатическая характеристика сезонов года Томской области. Томск : Изд-во ТГУ, 1979. 116 с.
19. Рутковская Н.В. География Томской области. Сезонно-агроклиматические ресурсы. Томск : Изд-во ТГУ, 1984. 158 с.
20. Филандышева Л.Б., Окишева Л.Н. Сезонные ритмы природы Западно-Сибирской равнины. Томск : Пеленг, 2002. 404 с.
21. Дюкарев Е.А., Головацкая Е.А. Особенности температурного режима торфяной залежи олиготрофного болота южной тайги Западной Сибири // География и природные ресурсы. 2013. № 1. С. 65–71.
22. Дюкарев Е.А. Амплитуда суточного хода температуры торфяной почвы // Вестник Томского государственного университета. 2012. № 365. С. 201–205.
23. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М. : Наука, 1982. 280 с.
24. Боч М.С. Фенологические наблюдения в растительных сообществах заболоченного ряда // Экология и биология растений восточноевропейской лесостепи. Л., 1970. С. 321–335.
25. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения. М. : Изд-во МГУ, 1985а. 80 с.
26. Булатова У.А. Фауна и экологические особенности раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) долины Нижней Томи : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010. 22 с.
27. Lamentowicz M., Jassey V.E.J., van der Knaap W.O. et al. Seasonal to decadal temporal patterns of testate amoebae communities in Sphagnum peatlands // Proceedings of the 6th International Symposium on Testate Amoebae. Xiamen. 2012. P. 34.
28. Mazei Yu., Malysheva E., Babeshko K. et al. Testate amoebae communities in boundaries: Spatial and temporal perspective // Proceedings of the 6th International Symposium on Testate Amoebae. Xiamen, 2012. P. 33.
29. Mazei Yu.A., Tsyganov A.N. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in a sphagnum bog // Protistology. 2007. № 5 (2/3). P. 156–206.
30. Курьина И.В. Экология раковинных амёб олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири как индикаторов водного режима // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 368–375.
31. Ландшафты болот Томской области / под ред. Н.С. Евсеевой. Томск : Изд-во НТЛ, 2012. 400 с.

Статья представлена научной редакцией «Науки о Земле» 26 августа 2013 г.