

УДК 593.11

Ю. А. Мазей, А. Н. Цыганов, О. А. Митяева, К. В. Бабешко

РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ В СФАГНОВЫХ БОЛОТАХ (ПО МАТЕРИАЛАМ ЗАПОВЕДНИКА «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ»)¹

Аннотация. *Актуальность и цели.* Раковинные амёбы обильно и разнообразно представлены в моховых биотопах, где могут составлять до половины общей микробной биомассы. Целью работы явилось обобщение материала, касающегося структуры сообществ раковинных амёб в двух сфагновых болотах, расположенных на территории заповедника «Приволжская лесостепь»: озере Светлом и молодом Кунчеровском торфянике. *Материалы и методы.* В озере Светлом пробы были собраны на шести станциях: 1) сфагнум, погруженный в воду, расположенный на самом краю болота на границе с лесом; 2) переходное болото со сформированными кочками вейника сероватого; 3) середина ровной сфагнутой сплавины; 4) край сфагнутой сплавины, обращенный к озеру; 5) донные осадки озера; 6) небольшая сфагновая сплавина с развитым березняком. В Кунчеровском торфянике пробы были отобраны на четырех станциях: 1) в центре сфагнутой сплавины в микробиотопе *Sphagnum magellanicum* Brid.; 2) в центре сфагнутой сплавины в микробиотопе *Sphagnum angustifolium* C. Jens; 3) на краю сфагнутой сплавины в микробиотопе *Sphagnum squarrosum* Pers.; 4) в вейниковой зоне болота. *Результаты.* Сообщество раковинных амёб в молодом болоте имеет ряд особенностей. Специфика проявляется главным образом в видовом составе: доминируют широко распространенные виды *Assulina muscorum*, *Arcella arenaria*, *Phryganella hemisphaerica*, *Euglypha laevis* и отсутствуют типичные сфагнобиоты из родов *Nebela*, *Hyalosphenia*, *Heleopera*. Отмечена низкая гетерогенность вертикальной структуры, так как доминирующие виды обильно представлены на всех горизонтах. В пределах заболоченного озера Светлого можно выделить несколько уровней дифференциации сообщества раковинных амёб, на каждом из которых формируются различные варианты ценозов, различающиеся видовой структурой: в масштабе всего озера – детритное, лесных сфагнумов и сфагнутой сплавины; в масштабе сфагновых биотопов – лесное, открытой сплавины и залесенной сплавины; в пределах открытой сплавины – мелкомасштабная горизонтальная и вертикальная дифференциация. *Выводы.* Закономерности пространственной структуры сфагнобиотных раковинных амёб зависят от возраста болотной экосистемы. В болотах, находящихся на ранних стадиях становления, отсутствуют «ключевые» виды амёб – миксотрофные *Hyalosphenia papilio* и *Heleopera sphagni*, возможно, являющиеся наиболее сильными «организаторами» структуры ценозов раковинных амёб (в том числе и вертикальной) в «зрелых» болотных экосистемах.

Ключевые слова: раковинные амёбы, сфагновые болота, лесостепная зона.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (12-04-33118-мол_a_вед).

Yu. A. Mazei, A. N. Tsyganov, O. A. Mityaeva, K. V. Babeshko

**TESTATE AMOEBAE IN SPHAGNUM BOGS
(ON THE DATA OF NATURAL RESERVE
«THE VOLGA REGION FOREST-STEPPE»)¹**

Abstract. *Background.* Testate amoebae are abundant and diverse in moss biotopes and contribute up to 50 % of the total microbial biomass. The purpose of the study was to summarize the data on testate amoebae communities in two Sphagnum bogs: Svetloye Lake and peatland Kuncherovo. *Materials and methods.* In Lake Svetloye the samples were taken at six stations: 1) Sphagnum submerged into water on the border between the forest and the lake; 2) transitory bog with generated reedgrass tussocks; 3) mid of the flat *Sphagnum* quagmire; 4) edge of *Sphagnum* quagmire; 5) lake sediments; 6) small area of *Sphagnum* quagmire with birch forest. In Kuncherovo peatland the samples were taken at four stations: 1) in the mid of *Sphagnum magellanicum* lawn; 2) in the mid of *Sphagnum angustifolium* lawn; 3) on the edge of quagmire, *Sphagnum squarrosum* habitat; 4) fen with reedgrass tussocks. *Results.* Testate amoebae community in a young peatland is characterized by its peculiar species composition with predominance of such widespread species as (*Assulina muscorum*, *Arcella arenaria*, *Phryganella hemisphaerica*, and *Euglypha laevis*) and by the absence of common sphagnobionts from such genera as *Nebela*, *Hyalosphenia*, and *Heleopera*. Vertical heterogeneity of the community structure is weakly manifested as dominant species are abundant in all horizons. Several levels of the community differentiation were determined within Lake Svetloe. The following types of amoeba communities were described within the whole lake: the detritus community, the forest community, and the sphagnum quagmire community. The forest community, the community of open sphagnum quagmire, and the forested quagmire community were distinguished in the sphagnum biotopes. The small-scale horizontal and vertical differentiation was peculiar of the open sphagnum quagmire. *Conclusions.* Patterns of spatial distribution of testate amoebae in Sphagnum are affected by the age of boggy ecosystem. The key species are absent in a peatland at the initial state of its transformation into a bog. They are likely to characterize the upper layers (*Hyalosphenia papilio* and *Heleopera sphagni*), both of which are mixotrophic and, probably, they play a crucial role in shaping all microbial community in «mature» boggy ecosystems.

Key words: testate amoebae, sphagnum bogs, forest-steppe zone.

Раковинные амебы – свободноживущие гетеротрофные протисты, представляющие собой амебоидную клетку, заключенную в раковинку, как правило, с одним или двумя отверстиями для выхода псевдоподий. Эти организмы, имеющие широкое географическое распространение, освоили значительный диапазон местообитаний от водных до почвенных, но особенно обильно и разнообразно представлены в моховых биотопах, где могут составлять до половины общей микробной биомассы [1, 2]. Детальные экологические исследования, в которых анализируются видовой состав, обилие и распределение раковинных амеб в сфагновых болотах, проводятся начиная с первой четверти XX в. Важными аспектами изучения раковинных корненожек в современных работах являются выявление количественных показателей преферендумов отдельных видов по отношению к основным факторам среды (в первую очередь к уровню увлажнения, кислотности, характеру растительности, уровню трофности), а также анализ закономерностей изменения

структуры сообщества раковинных амёб в соответствии с изменением факторов среды [3–15].

В Среднем Поволжье сфагнобионтные раковинные корненожки ранее были предметом специального изучения [16–25]. Настоящая работа – попытка обобщения материала, касающегося структуры сообществ раковинных амёб в двух сфагновых болотах, расположенных на территории ГПЗ «Приволжская лесостепь»: озере Светлом на участке «Верховье Суры» и молодом переходном торфянике на участке «Кунчеровская лесостепь».

Материал и методика

Материал в озере Светлом был собран в июне 2004 г. Площадь озера 2,7 га, максимальная глубина 2,5 м. Озеро окружено переходным тростниковым болотом площадью 10 га, мощность торфа 1 м. В составе растительности болота преобладают вейник сероватый (*Calamagrostis canescans* (Web.) Roth – до 90 %), тростник обыкновенный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud.) и осока береговая (*Carex riparia* Curt.); около 5 % поверхности покрыто березой повислой (*Betula pendula* Roch.) и ивой (*Salix* sp.). В пределах болота встречаются значительные участки сфагновой сплавины, общей площадью до 2 га. Качественные пробы были собраны на шести станциях, расположенных в разных биотопах. Станция «Лес» – сфагнум, погруженный в воду, расположенный на самом краю болота на границе с лесом. Станция «Дет1» – переходное болото со сформированными кочками вейника сероватого с уровнем воды до 1 м. Станция «Сплав1» – достаточно ровная сфагновая сплавина; пробы отбирались в самом центре сплавины. Станция «Сплав2» – самый край сфагновой сплавины, обращенный к озеру. Станция «Дет2» – донные осадки озера (всего несколько точек в разных местах озера). Станция «Сплав3» – небольшая сфагновая сплавина с развитым березняком. Пробы для количественного исследования сообщества отбирались только из сфагновых биотопов («Сплав1–3» и «Лес») следующим образом. Часть сфагновой сплавины выделялась и разрезалась на вертикальные слои 0–3, 3–6, 6–9, 9–15 и 15–25 см. При этом на станции «Сплав1» были отобраны три пробы из разных микроусловий (соответственно станции «Сплав1а», «Сплав1б», «Сплав1в»). Помимо этого, отбирались качественные пробы из грунтовых вод под слоем активно фотосинтезирующего сфагнума.

Материал на участке «Кунчеровская лесостепь» был собран в июле 2006 г. в переходном болоте. Болото площадью 2 га имеет форму круга, с юга и востока окружено хорошо сформированным осинником, с севера и запада – залежью. По краю болота расположена зона ивняка, переходящая в наиболее типичную (занимает около 70 % площади) зону низинного болота, образованную (на 95 %) кочками вейника сероватого (*Calamagrostis canescans* (Web.) Roth). Вейниковая зона обводнена: уровень воды около 1 м, вода достаточно кислая (рН 5,6). В самом центре болота располагается березняк (деревья высотой 3–5 м) с примесью ив и с развитым покровом из сфагновых мхов и пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum* L.), образующих весьма ровную сплавину (с уровнем залегания грунтовых вод 0–15 см). Изредка встречаются растения, характерные для верховых болот: шейхцерия болотная (*Scheuchzeria palustris* L.), сабельник болотный (*Comarum palustre* L.) и вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata* L.). Вода в пределах сфагновой сплавины

кислая (рН 4,0). Таким образом, изучаемый объект представляет собой экосистему, находящуюся на самом раннем этапе формирования верхового болота.

Пробы были отобраны на четырех станциях, расположенных в типичных биотопах. Станция 1 располагалась в центре сфагнутой сплавины в микробиотопе, образованном *Sphagnum magellanicum* Brid. (уровень грунтовых вод 15 см); станция 2 – в центре сфагнутой сплавины в микробиотопе *Sphagnum angustifolium* C. Jens (уровень грунтовых вод 7 см, т.е. условия более сухие по сравнению с предыдущей точкой); станция 3 – на краю сфагнутой сплавины в микробиотопе *Sphagnum squarrosum* Pers. (сфагнум полностью погружен в воду); станция 4 – в вейниковой зоне болота.

Полученные пробы помещались в пластиковые емкости и фиксировались раствором формалина. Для выделения раковинных амёб из листовых пазух сфагнума проба интенсивно встряхивалась в течение 10 мин. Затем полученная суспензия полностью переносилась в чашку Петри. При микроскопировании под биноклем при увеличении $\times 64$ просматривалась 1/10 части полей зрения чашки Петри. Особи определялись до вида и подсчитывались. В каждой пробе было просчитано не менее 300 экземпляров. Плотность популяций раковинных амёб оценивалась в количестве экземпляров на 1 г сухого веса сфагнума. При необходимости раковинки с помощью пипетки отсаживались на предметное стекло, помещались в каплю глицерина и исследовались под микроскопом при увеличении $\times 300$, что позволяло более детально исследовать тонкие признаки раковинки и осуществлять точную видовую идентификацию. При учете численности проводилось разделение особей на живых и мертвых. Это позволило оценить общее разнообразие сообщества, включающее, помимо трофически активных клеток, и некроценоз, который обычно составляет значительную часть сообществ раковинных амёб [26]. Учет всей совокупности раковинок (включая некроценоз) дает адекватное представление о полном составе населения локального местообитания и отражает полный потенциальный состав сообщества. В результате можно избежать многочисленных трудоемких сезонных учетов для выявления редких малочисленных видов и получить полное представление о видовом составе и структуре сообщества на основе разового отбора проб [26].

Для оценки основных направлений варьирования состава и структуры населения раковинных амёб проводили ординацию сообществ и видов методом главных компонент, а также классификацию локальных сообществ с помощью кластерного анализа на основе матриц индексов сходства Хаккера – Дайса (качественные данные) или Симпсона (количественные данные). Для оценки паттернов вертикальной структуры проводили последовательный кластерный анализ на основе индексов сходства Пианки. Все расчеты проводили с использованием пакетов статистических программ PAST 2.17 и ECOS 1.3.

Результаты и обсуждение

Верховья Суры

В составе микробентосных сообществ донных осадков озера и моховой сплавины обнаружен 51 вид раковинных амёб (табл. 1). Наибольшее количество видов развивается на станциях, расположенных в пределах моховой сплавины (28 видов на ст. «Сплав2», 25 – на ст. «Сплав1», 22 – на ст. «Сплав3»). В детрите на дне озера отмечено 22 вида (ст. «Дет2»), в детри-

те тростникового болота – 16 видов (ст. «Дет1»), в сообществе лесных мхов – 15 видов (ст. «Лес»). Пять видов – *Arcella arenaria*, *A. hemisphaerica intermedia undulata*, *A. vulgaris*, *Centropyxis aculeata* и *Diffflugia parva* – встречены в пяти из шести изученных биотопах. Однако 12 видов (или 23,5 % от общего видового богатства сообщества в озере) обнаружены только в одном биотопе.

Таблица 1

Видовой состав раковинных амёб, обнаруженных в озере Светлом Верхний Суры и переходном торфянике Кунчеровской лесостепи

Таксон	Станции										
	Верховья Суры						Кунчерово				
	Лес	Дет1	Слав1	Слав2	Дет2	Слав3	1	2	3	4	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
АМОЕВОЗОА Lühe, 1913, emend. Cavalier-Smith, 1998											
Подкласс Testacealobosea de Saedeller, 1934											
Отряд Arcellinida Kent, 1880											
Семейство Arcellidae Ehrenberg, 1832											
<i>Arcella arenaria</i> Greeff, 1866	+	+	+	+		+	+	+	+	+	
<i>A. a. compressa</i> Chardez, 1974								+			
<i>A. a. sphagnicola</i> Deflandre, 1928									+		
<i>A. artocrea pseudocatinus</i> Deflandre, 1928			+			+					
<i>A. brasiliensis</i> da Cunha, 1913											+
<i>A. catinus</i> Penard, 1890			+			+					
<i>A. conica</i> Deflandre, 1928			+	+					+	+	
<i>A. costata</i> Ehrenberg, 1847	+				+						
<i>A. discoides</i> Ehrenberg, 1843									+		
<i>A. discoides foveosa</i> Playfair, 1918	+		+								
<i>A. gibbosa</i> Penard, 1902		+		+	+						+
<i>A. g. levis</i> Deflandre, 1928									+	+	
<i>A. g. tuberosa</i> Chardez											+
<i>A. hemisphaerica</i> Perty, 1852									+		
<i>A. intermedia</i> (Deflandre, 1928) Tsyganov et Mazei, 2007	+	+		+	+	+			+	+	
<i>A. mitrata</i> Leidy, 1879		+		+	+				+	+	
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg, 1832		+	+	+	+	+					
<i>A. v. penardi</i> Deflandre, 1928							+				
<i>A. v. undulata</i> Deflandre, 1928									+		
Семейство Centropyxidae Jung, 1942											
<i>Centropyxis aculeata</i> Stein, 1857		+	+	+	+	+					+
<i>C. aerophila</i> Deflandre, 1929		+			+		+	+	+		
<i>C. a. sphagnicola</i> Deflandre, 1929									+	+	
<i>C. discoides</i> Penard, 1902					+						
<i>C. platystoma</i> (Penard, 1890) Deflandre, 1929											+
<i>C. sylvatica</i> Penard, 1902	+			+	+	+			+		
<i>Cyclopyxis arcelloides</i> (Penard, 1902) Deflandre, 1929								+			+
<i>C. eurystoma</i> Deflandre, 1929	+		+	+		+					

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>C. kahli</i> Deflandre, 1929					+	+				+
<i>Trigonopyxis arcula</i> Leidy, 1879				+			+	+	+	
<i>T. minuta</i> Schönborn et Peschke, 1988								+	+	
Семейство Plagiopyxidae Bonnet et Thomas, 1960										
<i>Bullinularia indica</i> Penard, 1907			+	+						
<i>B. indica minor</i> Penard, 1911			+	+						
Семейство Diffugiidae Wallich, 1864										
<i>Diffugia brevicola major</i> Cash et Hopkinson, 1909		+								
<i>D. globulosa</i> Dujardin, 1837		+			+	+				+
<i>D. levanderi</i> Playfair, 1918		+			+					
<i>D. parva</i> (Thomas, 1954) Ogden, 1983		+	+	+	+	+			+	+
<i>D. pristis</i> Penard, 1902									+	+
<i>D. pulex</i> Penard, 1902									+	
<i>D. oblonga</i> Ehrenberg, 1838			+		+					
<i>D. claviformis</i> Penard, 1902			+		+					
<i>D. urceolata</i> Carter, 1864		+			+					
<i>Pontigulasia incisa</i> Rhumbler, 1896					+					+
Семейство Lesquereusiidae Ogden, 1979										
<i>Lesqueresia epistomium</i> Penard, 1893									+	+
<i>L. modesta</i> Rhumbler, 1895					+					
<i>L. spiralis</i> Ehrenberg, 1840		+			+				+	
<i>Netzelia tuberculata</i> (Wallich, 1864) Ogden, 1979		+	+		+				+	+
Семейство Heleoperidae Jung, 1942										
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879									+	+
<i>Heleopera sphagni</i> Leidy, 1874			+	+	+	+				
Семейство Hyalospheniidae Schultzze, 1877										
<i>Hyalosphenia elegans</i> Leidy, 1879			+	+						
<i>H. papilio</i> Leidy, 1879			+	+	+	+				
Семейство Nebelidae Taranek, 1882										
<i>Nebela galeata</i> Penard, 1902				+		+				
<i>N. militaris</i> Penard, 1902				+						
<i>N. tenella</i> Penard, 1893			+	+		+				
<i>N. tincta</i> Leidy, 1879			+	+		+				
<i>N. tincta major</i> Deflandre, 1936			+	+		+				
Семейство Phryganellidae Jung, 1942										
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909							+	+	+	+
<i>Phryganella hemisphaerica</i> Penard, 1902				+			+	+	+	+
RHIZARIA Cavalier-Smith, 2002										
Подкласс Testacea filosea de Saedeleer, 1934										
Отряд Euglyphida Copeland, 1956										
Семейство Euglyphidae Wallich, 1864										
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	+		+	+		+	+	+	+	+
<i>A. seminulum</i> Ehrenberg, 1848	+		+	+		+				
<i>Euglypha acanthophora</i> Ehrenberg, 1843		+								
<i>E. ciliata</i> Ehrenberg, 1848	+		+	+						
<i>E. compressa</i> Carter, 1864	+									

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>E. cristata</i> Leidy, 1879	+			+		+				
<i>E. laevis</i> Perty, 1849	+		+			+	+	+	+	
<i>E. strigosa</i> Leidy, 1878			+							
<i>E. strigosa heterospina</i> Wailes, 1911	+	+								
<i>E. tuberculata</i> Dujardin, 1841							+	+	+	+
Семейство Trinematidae Hoogenraad et de Groot, 1940										
<i>Corythion dubium</i> Taranek, 1881	+			+		+				
<i>Trinema complanatum</i> Penard, 1890										+
<i>T. c. elongata</i> Decloitre, 1973									+	
<i>T. enchelys</i> (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1878								+	+	+
<i>T. lineare</i> Penard, 1890	+									
Incertae sedis Cercozoa:										
Семейство Amphitrematidae Poche, 1913										
<i>Archerella flavum</i> Archer, 1877				+			+	+	+	
Всего видов	15	16	25	28	22	22	10	13	29	26

По видовому составу сообщества раковинных амёб разделяются на три группы (рис. 1). Первую группу образуют детритные сообщества с характерными видами: *Arcella gibbosa*, *A. mitrata*, *Centropyxis aerophila*, *Diffflugia globulosa*, *D. oblonga*, *D. urceolata*, *Lesquereusia spiralis*, *Netzelia tuberculata*. Вторую группу составляют сообщества сфагновых сплавин с характерными видами: *Hyalosphenia papilio*, *Heleopera spagni*, *H. elegans*, *Nebela tenella*, *Phryganella hemisphaerica*, *Trigonopyxis arcula*, *Bullinularia indica*. Наконец, третья группа – сообщество сфагнунов, расположенных на самом краю озера (лесное сообщество) с характерными видами: *Corhytion dubium*, *Trinema lineare*, *E. cristata*, *Euglypha laevis*, – выдерживающими пониженную увлажненность.

Однако при ординации видов (рис. 2) оказывается, что отчетливых дискретных групп видов выделить не удастся. Первая главная компонента (1ГК) связана с различиями между детритными и сфагновыми сообществами раковинных амёб. При этом, несмотря на имеющиеся различия в видовом составе разных вариантов сообщества, значительное количество видов не проявляет выраженных биотопических предпочтений, что отражает постепенность перехода одного варианта сообщества в другое.

Сообщества в разных участках моховой сплавины отличаются друг от друга. Максимальное обилие раковинных амёб отмечается на станции «Сплав2», расположенной на краю сплавины, что обусловлено массовым развитием *Hyalosphenia papilio*. Здесь же отмечается максимальная доля живых особей в сообществе (рис. 3). Ординация видов методом главных компонент показала, что по характеру распределения организмов отчетливо можно выделить три варианта сообщества (рис. 4): 1) формирующееся в лесных сфагнумах (станция «Лес» с характерными видами *Trinema lineare*, *Corythion dubium*, *E. laevis*); 2) формирующееся на залесенной части сплавины (станция «Сплав3» – *Centropyxis sylvatica*, *Cyclopyxis kahli*, *C. eurystoma*, *Nebela tincta major*, *Euglypha cristata*); 3) формирующееся в открытой части сплавины (станции «Сплав1а, 1б, 1в, 2» – *Hyalosphaenia papilio*, *H. elegans*, *Heleopera*

sphagni, *Nebela tenella*). С другой стороны, сообщества на разных станциях отличаются друг от друга по обилию доминирующих видов: на станции «Лес» преобладает *Arcella arenaria*, «Сплав1а» – *Nebela tenella*, «Сплав1б» – *Heleopera sphagni*, «Сплав1в и 2» – *Hyalosphenia papilio*, «Сплав3» – *Assulina muscorum* и *Nebela tinctoria major*. На последней станции отмечаются максимальные показатели видового богатства, выравненности и разнообразия.

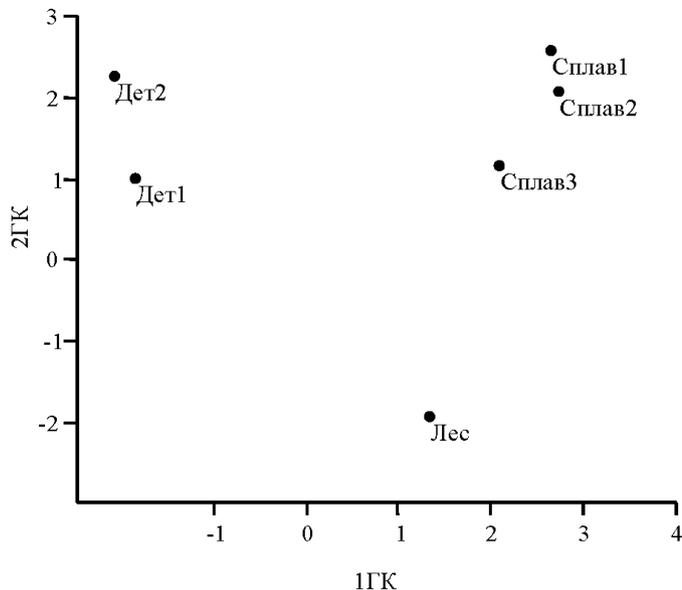


Рис. 1. Результаты ординации сообществ (качественные данные) методом главных компонент: 1ГК – первая главная компонента (объясняет 39,8 % различий между сообществами); 2ГК – вторая главная компонента (22,3 %)

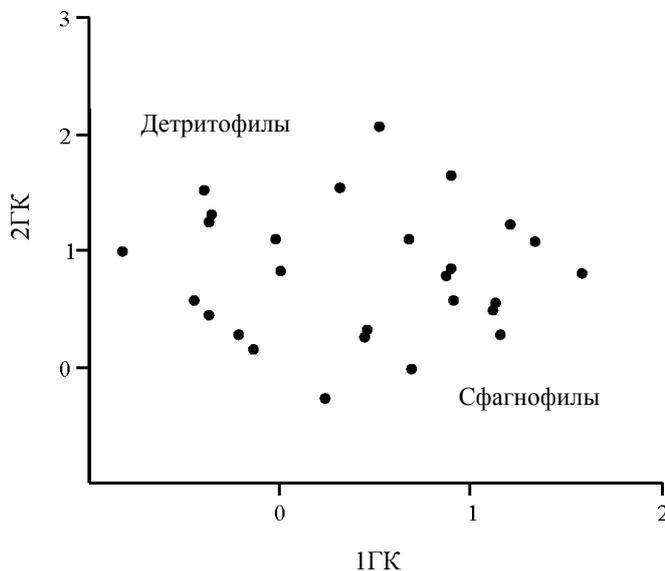


Рис. 2. Результаты ординации видов (качественные данные) методом главных компонент: 1ГК – первая главная компонента (объясняет 34,8 % дисперсии видового состава); 2ГК – вторая главная компонента (20,5 %)

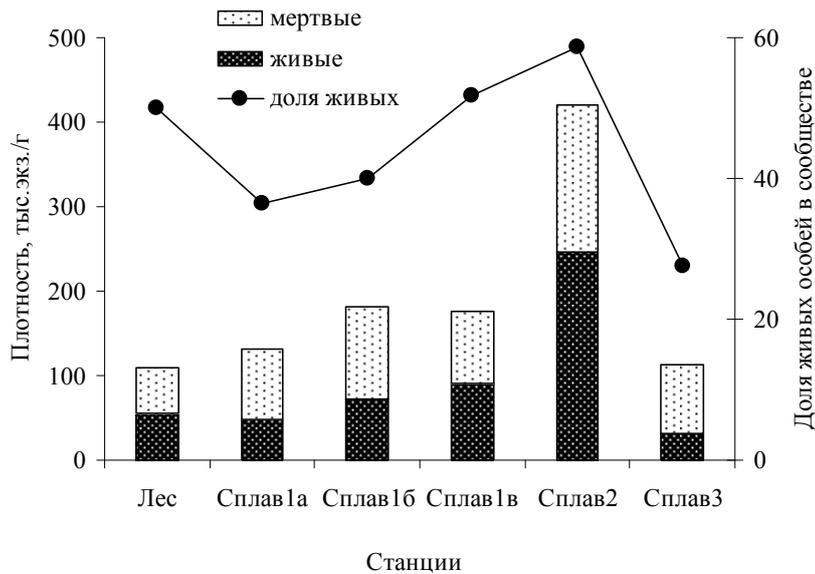


Рис. 3. Плотность и доля живых особей в сообществе раковинных амёб на разных станциях в верхних 9 см сфагнума

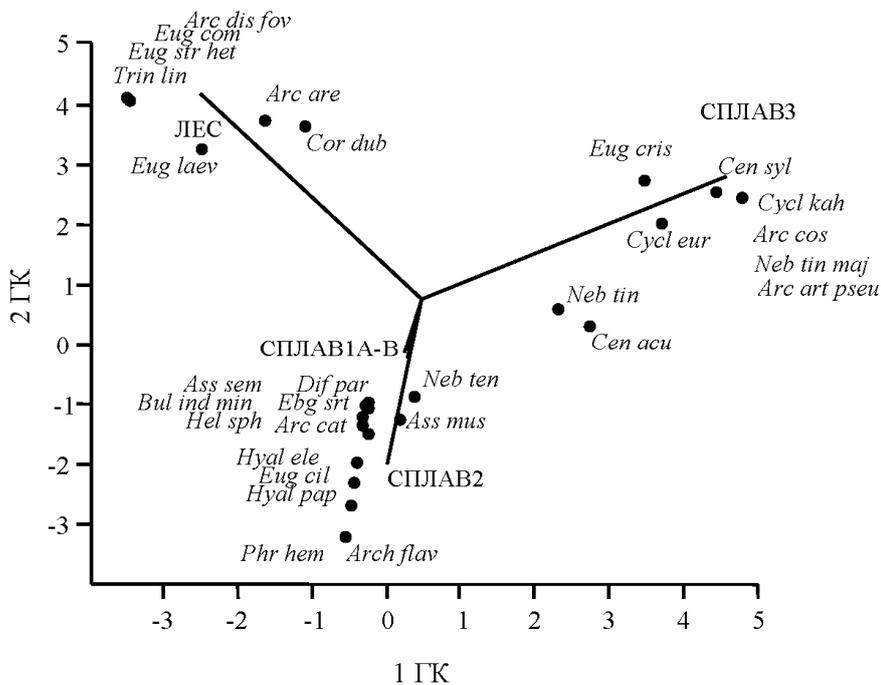


Рис. 4. Результаты ординации видов, обитающих на разных станциях в сфагнумах, (количественные данные) методом главных компонент: 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 31,8 % дисперсии видового состава); 2 ГК – вторая главная компонента (22,7 %)

В сфагновых биотопах с глубиной изменяются интегральные характеристики сообщества. Так, увеличиваются общая плотность раковинки и видовое разнообразие, причем последнее связано с возрастанием как видового бо-

гатства, так и выравненности распределения обилий видов. Отмеченные закономерности связаны в первую очередь с увеличением количества пустых раковин в нижних слоях. После отмирания раковинки из верхних слоев, по-видимому, вымываются в более глубокие. В верхних горизонтах отмечаются минимальные значения индекса видового разнообразия, что отражает факт преобладания в сообществе небольшого количества видов. Это в первую очередь виды *Hyalosphenia papilio*, *Heleopera sphagni*, содержащие в цитоплазме фотосинтезирующие симбионты и переносящие кратковременное снижение увлажнения (могут легко инцистироваться). В более глубоких слоях доминируют *Hyalosphenia elegans* и *Nebela tenella* (рис. 5). С глубиной уменьшаются различия между разными станциями. Так, в верхних трех сантиметрах средний индекс Пианки между всеми парами проб составляет $0,28 \pm 0,14$, в слое 3–6 см – $0,56 \pm 0,09$, в слое 6–9 см – $0,75 \pm 0,05$, в слое 9–15 см – $0,68 \pm 0,07$, в слое 15–25 см – $0,87 \pm 0,03$.

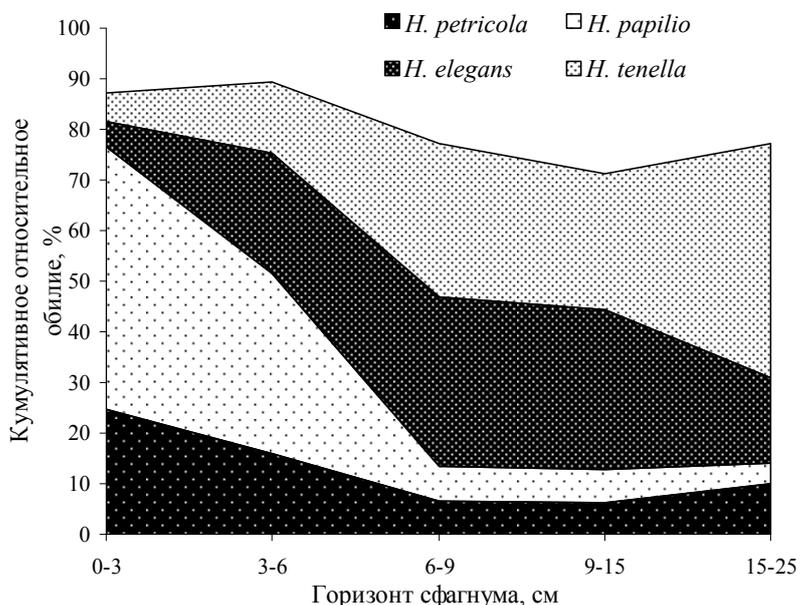


Рис. 5. Изменение относительного обилия доминирующих видов в разных горизонтах сфагнумов

Таким образом, в пределах заболоченного озера можно выделить несколько уровней дифференциации сообщества раковинных амёб, на каждом из которых формируются различные варианты ценозов, различающиеся видовой структурой: в масштабе всего озера – детритное, лесных сфагнумов и сфагновой сплавины; в масштабе сфагновых биотопов – лесное, открытой сплавины и залесенной сплавины, в пределах открытой сплавины – мелко-масштабная горизонтальная и вертикальная дифференциация. По мере уменьшения масштаба и, соответственно, снижения общей гетерогенности биотопа снижается и гетерогенность сообщества раковинных амёб. Так, в максимальном масштабе средний индекс Чекановского между всеми парами проб составляет $0,40 \pm 0,04$, в среднем – $0,52 \pm 0,06$, в минимальном – $0,76 \pm 0,03$.

Кунчеровская лесостепь

В составе сообщества раковинных амёб переходного болота обнаружено 42 вида внутривидовых таксона (см. табл. 1). В сообществах, формирующихся в центральной части сфагнувой сплавины (станции 1 и 2) отмечено минимальное количество (10–13) видов, тогда как в вейниковой части болота (станция 4) и на самом краю сфагнувой сплавины (станция 3) видовое богатство (26–29 видов) значительно выше. Наиболее характерными видами, обнаруженными во всех частях болота, являются *Arcella arenaria*, *Phryganella acropodia*, *Ph. hemisphaerica*, *Assulina muscorum* и *Euglypha tuberculata*.

При классификации сообществ по видовому составу с использованием индекса сходства Хаккера – Дайса (рис. 6,а), чувствительного к общему количеству видов, выделено два варианта сообществ: комплекс сфагнобионтов с низким видовым богатством (станции 1 и 2) и детритофилов (станции 3 и 4). При классификации сообществ с использованием индекса Симпсона, нечувствительного к общему числу видов (рис. 6,б), оказалось, что сообщество в периферической вейниковой части болота (станция 4) представляло собой отдельный вариант, отличающийся от сообщества в сфагнувой части болота. Несмотря на то что ценоз на станции 3 сильно отличался по видовому богатству от ценозов станций 1 и 2, последние были, по сути, его упрощёнными вариантами. Иными словами, все виды, встречающиеся в сфагновых биотопах самого центра сфагнувой сплавины (на станциях 1 и 2), обнаруживались и в сфагнувом биотопе края сплавины (на станции 3), но отсутствовали в сообществе вейниковой части болота (на станции 4).

Локальные сообщества сфагновых биотопов отличались друг от друга по составу доминирующих комплексов видов. В сфагнумах «ядро» сообщества образовано четырьмя видами. В наиболее сухих условиях на станции 1 доминируют *A. muscorum* и *E. laevis*, в более увлажнённом местообитании на станции 2 – *Ph. hemisphaerica*, *A. muscorum* и *A. arenaria*, в полностью погружённом в воду сфагнуме на станции 3 – *A. arenaria*. В детрите, накапливаемомся в грунтовых водах на тех же станциях, структурообразующими являются 12 видов. Характерный комплекс сообщества на станции 1 образован видами *A. muscorum* и *Ph. acropodia*, на станции 2 – *Ph. hemisphaerica*, *A. muscorum* и *E. laevis*, на станции 3 – *D. pristis*, *A. hemisphaerica*, *A. intermedia*, *A. mitrata*.

Максимальное видовое богатство отмечается в сообществе на станции 3, формирующемся на самом краю сфагнувой сплавины. Причем количество обнаруживаемых видов раковинных амёб в сфагнумах (25) несколько больше, чем в детрите (19). Однако выравненность распределения обилий видов (индекс Пиелу) выше и примерно одинаков на станциях 1–3 в детритных сообществах (0,78–0,75), тогда как в сфагновых сообществах этот показатель в целом ниже и различается на разных станциях (минимальные значения (0,36) получены в сообществе на станции 3, максимальные (0,61) – на станции 2). В целом видовое разнообразие выше в детритных сообществах (индекс Шеннона на разных станциях изменяется в пределах 1,26–2,51), чем в сфагновых (1,07–1,40). При этом в локальных сообществах раковинных амёб, формирующихся в детритных местообитаниях, отмечается возрастание видового разнообразия по направлению от центра болота к его периферии. Эта тенденция связана главным образом с ростом видового богатства по направлению к краю сфагнувой сплавины. В локальных сообществах раковин-

ных амёб, формирующихся в сфагномах, видовое разнообразие максимально на среднеувлажненной станции 2 (индекс Шеннона 1,40), что связано в первую очередь с ростом выравненности распределения видов (индекс Пиелу 0,61). Максимальное обилие раковинных амёб отмечено в наиболее ксерофильных условиях на станции 1 (95 тыс. экз./г абс. сухого сфагнома).

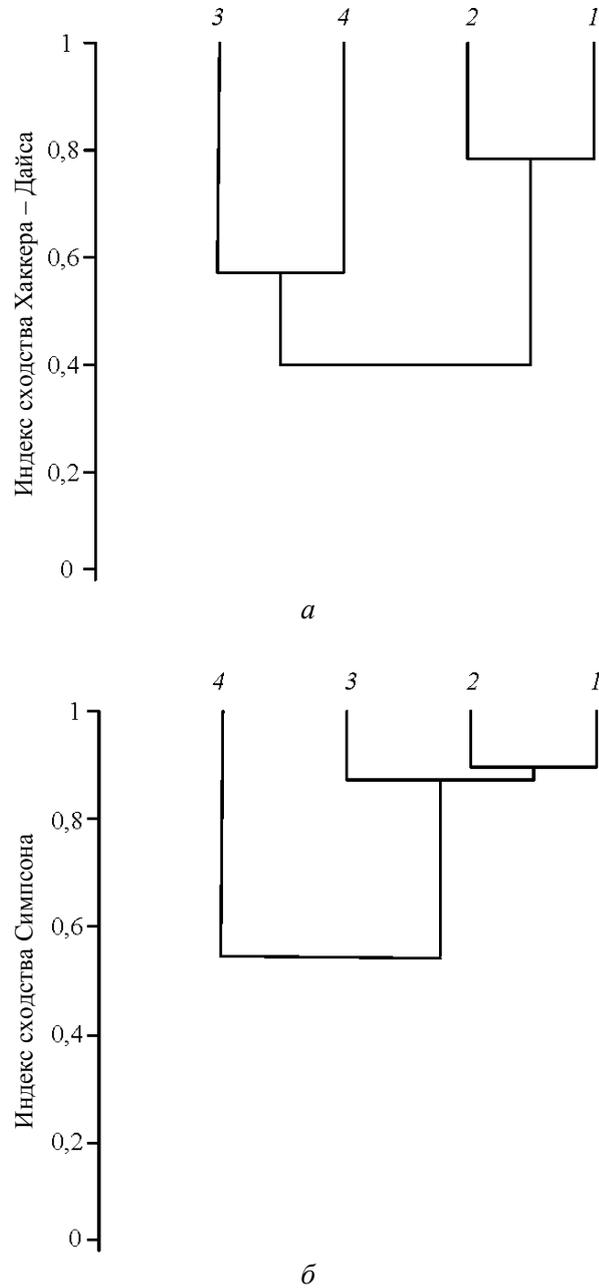


Рис. 6. Дендрограмма сходства сообществ по данным о присутствии-отсутствии видов:
а – индекс сходства Хаккера – Дайса; б – индекс сходства Симпсона;
1–4 – номера станций

В сообществах на всех станциях выражена вертикальная дифференциация сообщества раковинных амёб в сфагномах. Максимальная гомогенность сообщества по вертикали отмечена на станции 1. В этом сообществе на всех горизонтах доминирует один вид – *A. muscorum*. На остальных станциях в составе сообщества происходит смена доминантных видов по вертикали. Наиболее общее представление о характере вертикальной дифференциации дали результаты последовательного кластерного анализа вертикальных состояний сообщества раковинных амёб в сфагновых мхах (рис. 7). В сообществе на станции 1 в верхнем слое 0–3 см (горизонт О_в торфяной почвы верховых болот) доминировали *A. muscorum* и *A. flavum*, в среднем слое 3–9 см (горизонт О₁) преобладали *A. muscorum* и *E. laevis*, в нижнем слое 9–20 см (горизонт О₂) – *A. muscorum*, *E. laevis* и *Ph. hemisphaerica*. В сообществе на станции 2 в слое 0–6 см доминировали *A. muscorum*, *A. arenaria* и *E. laevis*, в слое 6–20 см – *Ph. hemisphaerica*, *A. arenaria* и *A. muscorum*. В сообществе на станции 3 в слое 0–3 см преобладали *A. flavum* и *A. arenaria*, в слое 3–12 см – *A. arenaria*, в слое 12–20 см – *A. arenaria*, *A. hemisphaerica* и *Ph. hemisphaerica*. С глубиной в сообществе раковинных амёб увеличивались обилие организмов, видовое богатство и видовое разнообразие. Выравненность распределения обилий видов имела максимальные значения в самом верхнем и самом нижнем горизонтах.

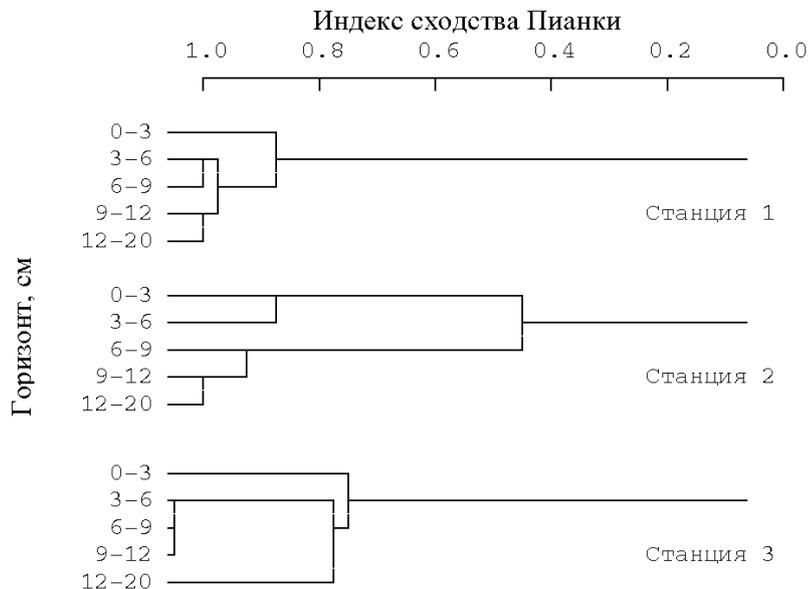


Рис. 7. Дендрограммы последовательного кластерного анализа, отражающие дифференциацию сообществ на разных горизонтах сфагномов

Таким образом, сообщества раковинных амёб в переходном болоте, находящемся на раннем этапе перехода в верховое, имеют ряд особенностей. Специфика проявляется главным образом в видовом составе: доминируют широко распространенные виды *Assulina muscorum*, *Arcella arenaria*, *Phryganella hemisphaerica*, *Euglypha laevis* и отсутствуют типичные сфагнобионты из родов *Nebela*, *Hyalosphenia*, *Heleopera*. Кроме того, отмечена достаточно низкая гетерогенность вертикальной структуры, так как доминирующие виды

обильно представлены на всех горизонтах. Вероятно, это связано с отсутствием в болоте наиболее характерных доминантов верхних слоев сфагнумов – миксотрофных корненожек (*Hyalosphenia papilio* и *Heleopera sphagni*), возможно, являющихся наиболее сильными «организаторами» структуры ценозов раковинных амёб (в том числе и вертикальной) в «зрелых» болотных экосистемах.

Список литературы

1. **Gilbert, D.** The microbial loop at the surface of a peatland: structure, function, and impact of nutrient input / D. Gilbert, C. Amblard, G. Bourdier, A.-J. Francez // *Microb. Ecol.* – 1998. – Vol. 38. – P. 83–93.
2. **Gilbert, D.** Microbial diversity in sphagnum peatlands / D. Gilbert, E. Mitchell // *Peatlands: Evolution and records of environmental and climatic changes* / eds. I. P. Martini, A. Martínez Cortizas, W. Chesworth. – Amsterdam : Elsevier, 2006. – P. 289–320.
3. **Бобров, А. А.** Экология раковинных амёб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов) / А. А. Бобров, Д. Чармен, Б. Уорнер // *Известия РАН. Сер. Биол.* – 2002. – № 6. – С. 738–751.
4. **Booth, R. K.** Testate amoebae as paleoindicators of surface-moisture changes on Michigan peatlands: modern ecology and hydrological calibration / R. K. Booth // *J. Paleolimnol.* – 2002. – Vol. 28. – P. 329–348.
5. **Charman, D. J.** Relationship between testate amoebae (Protozoa:Rhizopoda) and the micro-environmental parameters on a forested peatland in northeastern Ontario / D. J. Charman, B. G. Warner // *Can. J. Zool.* – 1992. – Vol. 70. – P. 2474–2482.
6. **Kishaba, K.** Changes in testate amoebae (Protists) communities in a small raised bog. A 40-year study / K. Kishaba, E. A. D. Mitchell // *Acta protozool.* – 2005. – Vol. 44. – P. 1–12.
7. **Lamentowicz, M.** The ecology of testate amoebae (Protists) in Sphagnum in north-western Poland in relation to peatland ecology / M. Lamentowicz, E. A. Mitchell // *Microb. Ecol.* – 2005. – Vol. 50. – P. 48–63.
8. **Mitchell, E. A. D.** Testate amoebae (Protista) communities in *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. (Bryophyta): relationships with altitude and moss elemental chemistry / E. A. D. Mitchell, L. Bragazza, R. Gerdol // *Protist.* – 2004. – Vol. 155. – P. 423–436.
9. **Opravilová, V.** The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the Western Carpathians / V. Opravilová, M. Hájek // *Acta Protozool.* – 2006. – Vol. 45. – P. 191–204.
10. **Qin, Y. M.** Ecology of testate amoebae in Dajiuhu peatland of Shennongjia Mountains, China, in relation to hydrology / Y. M. Qin, R. J. Payne, Y. S. Gu, X. Y. Huang, H. M. Wang // *Frontiers of Earth Science.* – 2012. – Vol. 6. – P. 57–65.
11. **Tolonen, K.** Ecology of testaceans (Protozoa: Rhizopoda) in mires in southern Finland 1. Autecology / K. Tolonen, B. G. Warner, H. Vasander // *Arch. Protistenk.* – 1992. – Bd. 142. – S. 119–138.
12. **Tolonen, K.** Ecology of testaceans (Protozoa: Rhizopoda) in mires in Southern Finland. 2. Multivariate Analysis / K. Tolonen, B. G. Warner, H. Vasander // *Arch. Protistenk.* – 1994. – Bd. 144. – S. 97–112.
13. **Tsyganov, A.** Sphagnum-dwelling testate amoebae in subarctic bogs are more sensitive to soil warming in the growing season than in winter: the results of eight-year field climate manipulations / A. Tsyganov, R. Aerts, I. Nijs, J. H. C. Cornelissen, L. Beyens // *Protist.* – 2012. – Vol. 163. – P. 400–414.
14. **Tsyganov, A.** Flourish or Flush: Effects of simulated extreme rainfall events on Sphagnum-dwelling testate amoebae in a subarctic bog (Abisko, Sweden) / A. Tsyganov, F. Keuper, R. Aerts, L. Beyens // *Microbial ecology.* – 2013. – Vol. 65. – P. 101–110.

15. **Turner, T. E.** Ecology of testate amoebae in moorland with a complex fire history: implications for ecosystem monitoring and sustainable land management / T. E. Turner, G. T. Swindles // *Protist.* – 2012. – Vol. 163. – P. 844–855.
16. **Мазей, Ю. А.** Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте на начальном этапе его становления / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова // *Известия РАН. Сер. Биол.* – 2007. – № 6. – С. 738–747.
17. **Мазей, Ю. А.** Структура сообщества раковинных амёб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в напочвенных сфагномах смешанных лесов Среднего Поволжья / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова // *Вестник зоологии.* – 2008. – № 1. – С. 41–48.
18. **Мазей, Ю. А.** Структура сообщества раковинных амёб в Наскафтымском моховом болоте (Среднее Поволжье, Россия) / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова // *Поволжский экологический журнал.* – 2008. – № 1. – С. 39–47.
19. **Мазей, Ю. А.** Раковинные амёбы в сфагновых биотопах заболоченных лесов / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова // *Зоологический журнал.* – 2009. – Т. 88, № 4. – С. 387–397.
20. **Мазей, Ю. А.** Структура сообщества раковинных амёб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в Чибирлейском моховом болоте (Среднее Поволжье, Россия) / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова, В. А. Чернышов // *Известия Самарского научного центра РАН.* – 2009. – Т. 11, № 1. – Ч. 1. – С. 72–77.
21. **Мазей, Ю. А.** Изменения видовой структуры сообщества раковинных амёб вдоль средовых градиентов в сфагновом болоте, восстанавливаемом после выработки торфа / Ю. А. Мазей, А. Н. Цыганов // *Поволжский экологический журнал.* – 2007. – № 1. – С. 24–33.
22. **Мазей, Ю. А.** Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных амёб мохового болота в Среднем Поволжье / Ю. А. Мазей, А. Н. Цыганов, О. А. Бубнова // *Зоологический журнал.* – 2007. – Т. 86, № 10. – С. 1155–1167.
23. **Мазей, Ю. А.** Структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте Верхней реки Суры (Среднее Поволжье) / Ю. А. Мазей, А. Н. Цыганов, О. А. Бубнова // *Известия РАН. Сер. Биол.* – 2007. – № 4. – С. 462–474.
24. **Цыганов, А. Н.** Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб заболоченного озера в Среднем Поволжье / А. Н. Цыганов, Ю. А. Мазей // *Успехи современной биологии.* – 2007. – Т. 127, № 4. – С. 405–415.
25. **Mazei, Yu. A.** Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in sphagnum bog (Middle Volga region, Russia) / Yu. A. Mazei, A. N. Tsyganov // *Protistology.* – 2007. – Vol. 5, № 2–3. – P. 156–206.
26. **Рахлеева, А. В.** К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах / А. В. Рахлеева, Г. А. Корганова // *Зоологический журнал.* – 2005. – Т. 84, вып. 12. – С. 1427–1436.

References

1. Gilbert D., Amblard C., Bourdier G., Francez A.-J. *Microb. Ecol.* 1998, vol. 38, pp. 83–93.
2. Gilbert D., Mitchell E. *Peatlands: Evolution and records of environmental and climatic changes.* I. P. Martini, A. Martínez Cortizas, W. Chesworth (eds.). Amsterdam: Elsevier, 2006, pp. 289–320.
3. Bobrov A. A., Charman D., Uorner B. *Izvestiya RAN. Ser. Biol.* [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Series: Biology]. 2002, no. 6, pp. 738–751.
4. Booth R. K. *J. Paleolimnol.* 2002, vol. 28, pp. 329–348.
5. Charman D. J., Warner B. G. *Can. J. Zool.* 1992, vol. 70, pp. 2474–2482.
6. Kishaba K., Mitchell E. A. D. *Acta protozool.* 2005, vol. 44, pp. 1–12.
7. Lamentowicz M., Mitchell E. A. *Microb. Ecol.* 2005, vol. 50, pp. 48–63.
8. Mitchell E. A. D., Bragazza L., Gerdol R. *Protist.* 2004, vol. 155, pp. 423–436.

9. Opravilová V., Hájek M. *Acta Protozool.* 2006, vol. 45, pp. 191–204.
10. Qin Y. M., Payne R. J., Gu Y. S., Huang X. Y., Wang H. M. *Frontiers of Earth Science.* 2012, vol. 6, pp. 57–65.
11. Tolonen K., Warner B. G., Vasander H. *Arch. Protistenk.* 1992, vol. 142, pp. 119–138.
12. Tolonen K., Warner B. G., Vasander H. *Arch. Protistenk.* 1994, vol. 144, pp. 97–112.
13. Tsyganov A., Aerts R., Nijs I., Cornelissen J. H. C., Beyens L. *Protist.* 2012, vol. 163, pp. 400–414.
14. Tsyganov A., Keuper F., Aerts R., Beyens L. *Microbial ecology.* 2013, vol. 65, pp. 101–110.
15. Turner T. E., Swindles G. T. *Protist.* 2012, vol. 163, pp. 844–855.
16. Mazei Yu. A., Bubnova O. A. *Izvestiya RAN. Ser. Biol.* [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Series: Biology]. 2007, no. 6, pp. 738–747.
17. Mazei Yu. A., Bubnova O. A. *Vestnik zoologii* [Bulletin of zoology]. 2008, no. 1, pp. 41–48.
18. Mazei Yu. A., Bubnova O. A. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* [Volga region ecological journal]. 2008, no. 1, pp. 39–47.
19. Mazei Yu. A., Bubnova O. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2009, vol. 88, no. 4, pp. 387–397.
20. Mazei Yu. A., Bubnova O. A., Chernyshov V. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of Samara scientific center of the Russian Academy of Sciences]. 2009, vol. 11, no. 1, part 1. pp. 72–77.
21. Mazei Yu. A., Tsyganov A. N. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* [Volga region ecological journal]. 2007, no. 1, pp. 24–33.
22. Mazei Yu. A., Tsyganov A. N., Bubnova O. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2007, vol. 86, no. 10, pp. 1155–1167.
23. Mazei Yu. A., Tsyganov A. N., Bubnova O. A. *Izvestiya RAN. Ser. Biol.* [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Series: Biology]. 2007, no. 4, pp. 462–474.
24. Tsyganov A. N., Mazei Yu. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 2007, vol. 127, no. 4, pp. 405–415.
25. Mazei Yu. A., Tsyganov A. N. *Protistology.* 2007, vol. 5, no. 2–3, pp. 156–206.
26. Rakhleeva A. V., Korganova G. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2005, vol. 84, no. 12, pp. 1427–1436.

Мазей Юрий Александрович

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: yurimazei@mail.ru

Mazei Yuri Alexandrovich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Цыганов Андрей Николаевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: andrey.tsyganov@bk.ru

Tsyganov Andrey Nikolaevich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Митяева Ольга Александровна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра экологии, Международный
независимый эколого-политологический
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Калинина, 33а)

E-mail: olgabubnova@mail.ru

Mityaeva Ol'ga Aleksandrovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of ecology,
International Independent Ecological-
Political University
(33a Kalinina street, Penza, Russia)

Бабешко Кирилл Владимирович

аспирант, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: fytark@yandex.ru

Babeshko Kirill Vladimirovich

Postgraduate student, Penza State
University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

УДК 593.11

Мазей, Ю. А.

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