

УДК 593:1

## ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ ВДОЛЬ СРЕДОВЫХ ГРАДИЕНТОВ В СФАГНОВОМ БОЛОТЕ, ВОССТАНАВЛИВАЮЩЕМСЯ ПОСЛЕ ВЫРАБОТКИ ТОРФА

Ю.А. Мазей<sup>1</sup>, А.Н. Цыганов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского  
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37

<sup>2</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
Россия, 119899, Москва, Воробьевы горы, Биологический факультет

Поступила в редакцию 18.09.06 г.

**Изменения видовой структуры сообщества раковинных амёб вдоль средовых градиентов в сфагновом болоте, восстанавливаемом после выработки торфа.** – Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. – В сфагновом болоте (Среднее Поволжье), восстанавливаемом после выработки торфа, обнаружены 49 видов раковинных амёб. Выявлено наличие четких пространственных градиентов увлажненности и кислотности: в направлении от центра восстанавливаемой сплавины к ее периферии уровень увлажнения растет, а кислотность среды снижается. Несмотря на имеющиеся различия между сообществом края сплавины (ценоз гидрофилов ацидофилов), с одной стороны, и сообществом центра сплавины (ценоз ксерофилов ацидофилов), с другой, имеется много эврибионтных видов, «размывающих» границы между вариантами сообщества. Не отмечено постепенных направленных изменений видовой структуры сообщества раковинных амёб, а также уровня видового богатства и плотности организмов. Вместе с тем характеристики видового разнообразия изменяются направленно: в более увлажненных и менее кислых условиях возрастает выравненность распределения обилий видов в сообществе и его видовое разнообразие.

*Ключевые слова:* раковинные амёбы, структура сообщества, градиенты факторов.

**Changes of the testate amoebae community structure along environmental gradients in a sphagnum-dominated bog under restoration after peat excavation.** – Mazei Yu.A., Tsyganov A.N. – 49 testate amoebae species were identified in a sphagnum-dominated bog (the Middle Volga region) under restoration after complete peat excavation in 1930ies. There are clear spatial gradients of pH and moisture content from the central to marginal parts of the sphagnum quagmire. Despite of some differences between the species composition of the testate amoebae community from the wet and acidic central part and the moisturized and neutral marginal one, there are many eurybiont species. No directional changes in the species structure, abundance, and specific variety along these gradients were observed. At the same time, the species diversity changes directly: along the gradients there exist the maximum evenness and diversity of the species structure in moisturized and neutral conditions.

*Key words:* testate amoebae, community structure, environmental gradients.

### ВВЕДЕНИЕ

Раковинные амёбы являются доминирующим компонентом микрофауны в сфагновых болотах, составляя до половины общей биомассы одноклеточных организмов (Warner, 1987; Gilbert et al., 1998; Mitchell et al., 2003). Главным аспектом изучения раковинных корненожек в современных работах остается выявление количественных показателей преферендумов отдельных видов по отношению к основ-

## ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

ным факторам среды, в первую очередь к уровню увлажнения, кислотности, характеру растительности, уровню трофности (Бобров и др., 2002; Charman, Warner, 1992, 1997; Booth, 2002; Mitchell, 2004; Lamentowicz, Mitchell, 2005; Opravilová, Hájek, 2006 и др.). Вместе с тем до последнего времени крайне мало работ было посвящено закономерностям изменения структуры сообщества раковинных амёб в соответствии с изменением факторов среды (Tolonen et al., 1994; Opravilová, Hájek, 2006).

В России работы по изучению сфагнобионтных раковинных корненожек проводились в основном на севере и северо-западе европейской части и частично в Сибири (Бассин, 1944; Алексеев, 1984; Бобров, 1999, 2003; Бобров и др., 2002; Bobrov et al., 1995, 1999). Изучение сфагновых биотопов южных областей носило исключительно фаунистический характер (Тарноградский, 1959, 1961). Специфика сообществ тестацид в сфагновых болотах Среднего Поволжья до последнего времени остается неизученной. Вместе с тем в лесостепной зоне на южной границе распространения верховых болот следует ожидать нахождения специфических черт организации ценозов корненожек. Целью настоящей работы явилось изучение видового состава, обилия и закономерностей структурных изменений сообществ раковинных амёб вдоль средовых градиентов в одном из сфагновых болот, восстанавливаемом после выработки торфа, в верховьях р. Узы (Среднее Поволжье).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран 28 июля 2004 г. в Большом Ивановском болоте, расположенном в 1.5 км к юго-востоку от с. Ивановки Лопатинского района Пензенской области (52°42' с.ш., 45°50' в.д.). Система Ивановских болот представляет собой самые южные в условиях Приволжской возвышенности сфагновые болота, по которым проходит юго-восточная граница ареала сфагнумов берегового (*Sphagnum riparium*), оттопыренного (*S. squarrosum*) и папиллозного (*S. papillosum*), а также росянки круглолистной (Иванов, Чистякова, 2005). По данным А.А. Чигуряевой (1941), до разработки торфа здесь обитали ива лапландская и черничниковая, подбел обыкновенный, мирт болотный, находящиеся на юго-восточной границе своего распространения и представляющие собой реликтовый элемент флоры юго-востока.

Ивановские болота располагаются на водораздельном плато между малыми реками Аршем и Чумаевкой, на высоте около 320 м над уровнем моря. Водораздельное плато, над которым располагаются болота, представляет собой довольно плоскую, слегка волнистую равнину, круто обрывающуюся к долине р. Узы. Своеобразной чертой рельефа данного плато является целый ряд ярко выраженных блюдцеобразных, совершенно замкнутых западин, правильно округлой формы, днища которых и занимают торфяные болота. Их происхождение связано с суффозионными процессами. Рассматриваемое нами Большое Ивановское болото (у А.А. Чигуряевой – Горелое) имеет площадь 25 га. Болото находится среди залежных земель, частично используемых в качестве пастбищ и сенокосов. Почвы серые лесные песчаные и супесчаные, что указывает на то, что безлесье изучаемой территории имеет вторичный характер.

Все рассматриваемые болота, начиная с 1934 г., использовались для добычи торфа, и в настоящее время они представляют собой зарастающие растительно-

стью озера. На всех болотах идет активное восстановление сплавины, представленной плавающими островами. Основные сплавинообразователи: сабельник болотный, вахта трехлистная, различные виды осок, рогоз широколистный, тростник. Из древесных растений – береза пушистая и ива пепельная. На Большом Ивановском болоте в центральной части уже появились сфагновые мхи и рослянка (Иванов, Чистякова, 2005).

Пробы были отобраны на четырех станциях, расположенных в пределах восстанавливающейся моховой сплавины Большого Ивановского болота. Станция №1 (Ст<sub>1</sub>) расположена в самом центре сплавины на кочке, станция №2 (Ст<sub>2</sub>) – в центре в понижении, станция №3 (Ст<sub>3</sub>) – на периферии сплавины, станция №4 (Ст<sub>4</sub>) – на самом краю сплавины. Характеристики биотопа разных станций представлены в табл. 1. От центра сплавины к периферии наблюдается направленное изменение некоторых параметров среды: уровень грунтовых вод становится выше, а кислотность среды понижается. Электропроводность, отражающая общее содержание ионов в воде на всех станциях, остается на одном уровне, а максимальная окисленность среды отмечается на Ст<sub>3</sub> со средним уровнем грунтовых вод.

Таблица 1

Характеристика биотопа

Параметр среды	Станция			
	Ст <sub>1</sub>	Ст <sub>2</sub>	Ст <sub>3</sub>	Ст <sub>4</sub>
Глубина грунтовых вод, см	35	19	15	0
pH	3.7	3.7	4.6	5.6
Eh, мВ	80	80	150	90
Электропроводность, мкСим/см	60	60	50	60
Вид сфагнума	<i>Sph. centrale</i>	<i>Sph. obtusum</i>	<i>Sph. teres</i>	<i>Sph. squarrosus</i>

На каждой станции отбирались качественные и количественные пробы. Качественные пробы брались из грунтовой воды с большим количеством детрита (торфа), находящейся под активно вегетирующим сфагнумом. Для взятия количественных проб выделялась часть сфагнувой сплавины (10 см<sup>2</sup>), затем пучок веточек сфагнумов помещался в пластиковые емкости и фиксировался формалином. Для выделения раковинных амёб из листовых пазух сфагнума проба интенсивно встряхивалась в течение 10 минут. Затем полученная суспензия полностью переносилась в чашку Петри. При микроскопировании под биноклем МБС-9 при увеличении ×60 просматривалась 1/10 часть полей зрения чашки Петри. Особи определялись до вида и подсчитывались. При необходимости раковинки при помощи пипетки отсаживались на предметное стекло, помещались в каплю глицерина и исследовались под микроскопом БИОМЕД-2 при увеличении ×100 и ×300. Плотность популяций раковинных амёб оценивалась в количестве экземпляров на 1 г сухого веса сфагнума. Всего было обработано 27 проб.

Для выявления видовых комплексов, тяготеющих к обитанию на определенных станциях (*R*-анализ) проводилась ординация видов методом главных компонент. Для классификации сообществ по видовому составу (*Q*-анализ) использовался иерархический кластерный анализ методом среднего присоединения на основе

## ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

матрицы индексов сходства Раупа – Крика (Raup, Crick, 1979). Все расчеты велись при помощи пакета программ PAST1.18 (Hammer et al., 2001). В работе принята система эукариот, предложенная международным комитетом (Adl et al., 2005).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

#### *Видовой состав сообщества*

В составе сообществ раковинных амёб моховой сплавины обнаружены 49 видов и форм (табл. 2). Наибольшее количество видов (34) развивается на самом краю сплавины.

**Таблица 2**

Видовой состав раковинных амёб

Виды	Станция			
	Ст <sub>1</sub>	Ст <sub>2</sub>	Ст <sub>3</sub>	Ст <sub>4</sub>
1	2	3	4	5
AMOEBOZOA Lühe, 1913, emend. Cavalier-Smith, 1998				
Tubulinea Smirnov in Adl et al., 2005				
Testacealobosia De Saedeleer, 1934				
Arcellinida Kent, 1880				
Arcellidae Ehrenberg, 1832				
<i>Arcella arenaria</i> Greeff, 1866		+	+	+
<i>A. arenaria sphagnicola</i> Deflandre, 1928		+		+
<i>A. catinus</i> Penard, 1890	+	+		
<i>A. conica</i> Deflandre, 1928	+	+		
<i>A. costata</i> Ehrenberg, 1847				+
<i>A. dentata</i> Ehrenberg, 1830				+
<i>A. discoides scutelliformis</i> Playfair, 1918				+
<i>A. gibbosa</i> Penard, 1902			+	+
<i>A. hemisphaerica</i> Perty, 1852	+			+
<i>A. intermedia</i> (Deflandre, 1928) Tsyganov, Mazei, 2006	+		+	+
<i>A. mitrata</i> Leidy, 1879				+
<i>A. rotundata</i> Playfair, 1918			+	+
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg, 1832	+		+	+
Centropyxidae Jung, 1942				
<i>Centropyxis aculeata</i> Stein, 1857	+	+	+	+
<i>C. ecornis</i> (Ehrenberg, 1841) Leidy, 1879				+
<i>C. spinosa</i> (Cash, 1909) Deflandre, 1929				+
<i>C. sylvatica</i> Penard, 1902	+	+	+	+
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+
<i>C. kahli</i> Deflandre, 1929			+	+
<i>Trigonopyxis arcula</i> Leidy, 1879	+	+	+	
Plagiopyxidae Bonnet et Thomas, 1960				
<i>Bullinularia indica minor</i> Penard, 1911		+		
Diffugiidae Wallich, 1864				
<i>Diffugia globulosa</i> Dujardin, 1837				+
<i>D. lacustris</i> (Penard, 1899) Ogden, 1983				+
<i>D. oblonga</i> Ehrenberg, 1838			+	+

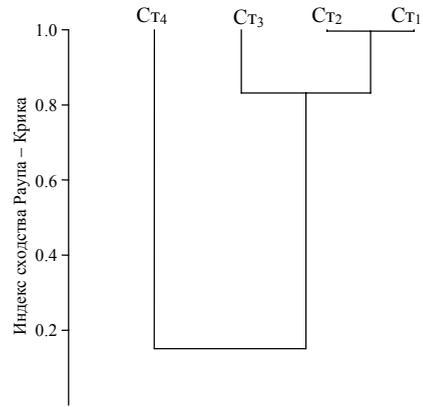
Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
<i>D. parva</i> (Thomas, 1954) Ogden, 1983	+	+		
<i>D. penardi</i> Hopkinson, 1909				+
Lesquereusiidae Ogden, 1979				
<i>Lesqueresia spiralis</i> Ehrenberg, 1840				+
<i>Netzelia tuberculata</i> (Wallich, 1864) Ogden, 1979				+
Heleoperidae Jung, 1942				
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	+	+	+	+
Hyalospheniidae Schultze, 1877				
<i>Hyalosphenia papilio</i> Leidy, 1879	+	+	+	
Nebelidae Taranek, 1882				
<i>Nebela galeata</i> Penard, 1902			+	+
<i>N. tenella</i> Penard, 1893	+	+		
<i>N. tincta</i> Leidy, 1879	+	+	+	+
Phryganellidae Jung, 1942				
<i>Phryganella hemisphaerica</i> Penard, 1902		+		
RHIZARIA Cavalier-Smith, 2002				
Cercozoa Cavalier-Smith, 1998, emend. Adl et al., 2005				
Silicofilosea Adl et al., 2005				
Euglyphida Copeland, 1956, emend. Cavalier-Smith, 1997				
Euglyphidae Wallich, 1864				
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	+	+	+	
<i>A. seminulum</i> Ehrenberg, 1848	+	+	+	
<i>Euglypha ciliata</i> Ehrenberg, 1848	+	+	+	+
<i>E. cristata</i> Leidy, 1879	+	+	+	+
<i>E. c. decora</i> Jung, 1942				+
<i>E. laevis</i> Perty, 1849		+	+	+
<i>E. tuberculata</i> Dujardin, 1841				+
<i>Sphenoderia fissirostris</i> Penard, 1890	+	+		
<i>Valkanovia elegans</i> (Valkanov, 1962)	+	+	+	
<i>Tracheleuglypha dentata</i> Deflandre, 1938			+	+
Trinematidae Hoogenraad et de Groot, 1940				
<i>Corythion dubium</i> Taranek, 1881	+			
<i>Trinema complanatum</i> Penard, 1890	+	+	+	+
<i>T. enchelys</i> (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1878			+	
<i>T. lineare</i> Penard, 1890		+	+	+
Incertae sedis Cercozoa: Amphitremidae Poche, 1913				
<i>Archerella flavum</i> Archer, 1877		+		
Всего	22	25	25	34

Анализ табл. 2, а также результаты ординации видов методом главных компонент позволяют выделить следующие группы видов: группа 1 (*Arcella costata*, *A. dentata*, *A. mitrata*, *A. discoides scutiliformis*, *Centropyxis eornis*, *C. spinosa*, *Difflugia penardi*, *D. globulosa*, *D. lacustris*, *Netzelia tuberculata*, *Lesquereusia spiralis*, *Euglypha tuberculata*, *E. cristata decora*) включает виды, встречающиеся только на Ст<sub>4</sub>, группа 2 (*Arcella rotundata*, *A. gibbosa*, *Cyclopyxis kahli*, *Difflugia oblonga*, *Nebela galeata*, *Tracheleuglypha acolla stenostoma*) – на Ст<sub>3</sub> и Ст<sub>4</sub>, группа 3 (*Arcella catinus*, *A. c. sphagnicola*, *A. conica*, *Bullinilaria indica minor*, *Difflugia parva*, *Nebela*

## ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

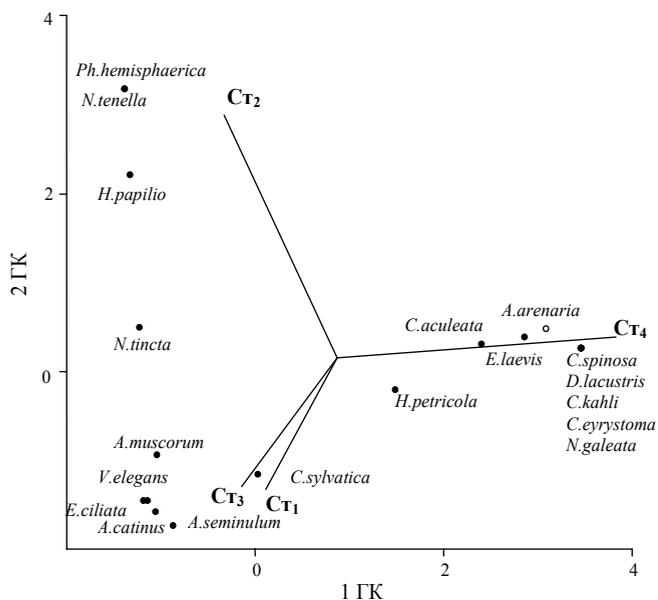
*tenella*, *Phryganella hemisphaerica*, *Sphenoderia fissirostris*, *Archerella flavum*, *Corhytion dibium*) – на Ст<sub>1</sub> и Ст<sub>2</sub>, группа 4 (*Trigonopyxis arcula*, *Hyalosphenia papilio*, *Assulina muscorum*, *A. seminulum*, *Valkanovia elegans*) – не встречающиеся на Ст<sub>4</sub>, группа 5 (*Centropyxis sylvatica*, *C. aculeata*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Heleopera petricola*, *Nebela tincta*, *Euglypha cristata*, *E. ciliata*, *Trinema complanatum*) включает виды, обитающие на всех станциях. При этом около 50% различий между сообществами (вдоль первой главной компоненты) обусловлено отличием ценоза Ст<sub>4</sub> от других и около 30% (вдоль второй главной компоненты) – отличием Ст<sub>1</sub> и Ст<sub>2</sub>, с одной стороны, и Ст<sub>3</sub> и Ст<sub>4</sub>, с другой. Таким образом, несмотря на имеющиеся различия между сообществом края сплавины (формирующемся в максимально увлажненном биотопе при наименьшей кислотности: его можно обозначить как ценоз гидрофилов ацидофобов), с одной стороны, и сообществом центра сплавины (формирующемся с минимальной увлажненностью и максимальной кислотностью; его можно обозначить как ценоз ксерофилов ацидофилов), с другой, имеется много эврибионтных видов, «размывающих» границы между вариантами сообщества. Более того, сообщество на Ст<sub>3</sub> можно рассматривать как переходное между крайними вариантами, поскольку в нем встречаются формы как из гидрофильной, так и из ксерофильной группировки при крайне низком количестве специфических организмов. Этот же вывод следует из результатов классификации локальных вариантов сообщества по видовому составу (рис. 1).



**Рис. 1.** Результаты классификации сообществ методом кластерного анализа по качественным данным

### **Видовая структура сообщества**

Доминирующими организмами (более 2% по численности) в изучаемом сообществе являются 19 видов раковинных амёб (табл. 3). На каждой станции формируется свой состав доминантов. На Ст<sub>1</sub> – *Arcella catinus* – *Assulina muscorum* – *Centropyxis sylvatica* – *Assulina seminulum*, на Ст<sub>2</sub> – *Hyalosphenia papilio* – *Nebela tenella*, на Ст<sub>3</sub> – *Euglypha ciliata* – *Assulina muscorum* – *A. seminulum* – *Hyalosphenia papilio*, на Ст<sub>4</sub> – *Arcella arenaria* – *Centropyxis aculeata* – *Heleopera petricola*. Интересно, что на Ст<sub>1</sub>, Ст<sub>2</sub> и Ст<sub>4</sub> нет общих доминантов, тогда как на Ст<sub>3</sub> есть общие доминирующие виды со Ст<sub>1</sub> и Ст<sub>2</sub>. Причем все доминанты на Ст<sub>4</sub> специфичны только для нее. Это еще раз подтверждает обособленность Ст<sub>4</sub> и переходный характер Ст<sub>3</sub>. При ординации видов по нормированным на среднее обилиям выделяются три группы видов (рис. 2). Наибольшее количество специфических видов отмечается на станции 4. Кроме того, локальные структурные варианты сообщества формируются независимо от градиента увлажнения и кислотности. Сообщества



**Рис. 2.** Результаты ординации видов методом главных компонент на основе нормированных на среднее относительных обилий по доминирующим видам (более 2% численности в среднем на станцию): 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 59.3% общей дисперсии видовой структуры), 2 ГК – вторая главная компонента (объясняет 26.6% дисперсии)

на Ст<sub>1</sub> и Ст<sub>3</sub> оказываются ближе друг другу по структуре, чем расположенные рядом в пространстве сообщества Ст<sub>1</sub> и Ст<sub>2</sub>. Сходство сообществ Ст<sub>1</sub> и Ст<sub>3</sub> наблюдается и по некоторым интегральным характеристикам (см. табл. 3): в минимальном видовом богатстве и плотности организмов. Вместе с тем выравнивание распределения обилий видов и видовое разнообразие максимальны в сообществах из наиболее увлажненных Ст<sub>3</sub> и Ст<sub>4</sub>. Иными словами, в засушливых условиях и при повышенной кислотности (на Ст<sub>1</sub> и Ст<sub>2</sub>) сильнее выражено доминирование одного вида.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Считается, что основным фактором, определяющим горизонтальную дифференциацию сообществ раковинных амёб в сфагномах, является влажность, прямо пропорционально связанная с уровнем залегания грунтовых вод (Бобров и др., 2002). Значительно реже в качестве фактора, определяющего распространение корненожек, указывается кислотность (Opravilová, Hájek, 2006). На роль влажности в определении видового состава сообществ указывали первые исследователи сфагнобионтных раковинных амёб (Бассин, 1944; Harnisch, 1924). Эти авторы выделяли виды, характерные для более сухих лесных мхов (*Assulina seminulum*, *A. muscorum*, *Nebela collaris*, *N. militaris* и др.) и увлажненных сфагнумов верховых болот (*Archerella flavum*, *Amphitrema wrightianum* и др.). При этом в последнем случае различаются виды, достигающие своего максимума при появлении свободной воды (*Hyalosphenia papilio*, *Arcella discoides*, *Diffflugia bacillifera*, *Nebela carinata*, *N. marginata* и др.) или при среднем уровне увлажнения (*Hyalosphenia elegans*, *Nebela militaris*). В последнее время для оценки видовых предпочтений организмов стали применяться количественные оценки – взвешенные средние, отражающие уровень оптимального увлажнения для каждого вида (Бобров и др.,

ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

2002; Tolonen et al., 1992; Charman, Warner, 1992; Booth, 2002 и др.). Вместе с тем точные количественные оценки в разных работах могут различаться. Это связано со спецификой конкретных болот, на материале которых делаются выводы. Локальные особенности болотных экосистем (растительность, климат, характерный уровень увлажнения, особенности химического состава и т.д.) приводят к формированию некоторых специфических черт в структуре сообществ раковинных амёб (Mitchell et al., 2000; Booth, Zygmunt, 2005). При этом оказывается, что, по-видимому, сообщества ксерофильных видов разных болот более схожи, чем гидрофильных. В исследованном нами болоте в погруженных в воду сфагномах преобладают представители родов *Arcella*, *Centropyxis*, *Diffugia*. Причем помимо обычных во влажных сфагномах видов *Arcella arenaria* и

*Heleopera petricola* в состав доминантного комплекса входят типичные детритофильные (бентосные) озерные формы *Centropyxis aculeata*, *C. spinosa*. Подобные особенности, по всей видимости, связаны с антропогенной нарушенностью изучаемого болота и сохранением озерного режима.

В целом в ходе настоящей работы подтверждены экологические предпочтения таких видов, как *Arcella catinus*, *Assulina muscorum*, *A. seminulum*, *Hyalosphenia papilio*, *Nebela tenella*, *Euglypha ciliata*.

Несмотря на то, что крайне сложно сравнивать абсолютные оценки плотности раковинных амёб в сфагномах из-за использования различных методик в разных работах, можно сопоставить общие тенденции изменения интегральных характеристик сообществ. Так, отмечается, что в среднем плотность особей в более сухих местообитаниях выше, чем в сильно увлажненных (Meisterfeld, 1978; Warner, 1987). Этот вывод не подтверждается нашим исследованием: максимальные обилия организмов отмечались в среднем по уровню увлажнения местообитания. Ра-

Таблица 3

Относительные обилия (%) доминирующих видов (более 2% численности) и интегральные характеристики сообщества

Виды и интегральные характеристики сообщества	Станция			
	Ст <sub>1</sub>	Ст <sub>2</sub>	Ст <sub>3</sub>	Ст <sub>4</sub>
<i>Arcella catinus</i>	<b>49.7</b>	0.4	0.0	0.0
<i>Centropyxis sylvatica</i>	<b>10.1</b>	0.3	2.9	4.0
<i>Assulina muscorum</i>	<b>21.0</b>	6.5	<b>15.6</b>	0.0
<i>Assulina seminulum</i>	<b>9.8</b>	0.6	<b>12.5</b>	0.0
<i>Nebela tenella</i>	0.0	<b>12.2</b>	0.0	0.0
<i>Phryganella hemisphaerica</i>	0.0	<b>2.5</b>	0.0	0.0
<i>Hyalosphenia papilio</i>	3.3	<b>59.3</b>	10.7	0.0
<i>Nebela tinctoria</i>	2.2	<b>7.1</b>	<b>6.8</b>	0.0
<i>Euglypha ciliata</i>	0.5	2.4	<b>36.8</b>	0.0
<i>Valkanovia elegans</i>	0.9	0.2	<b>4.6</b>	0.0
<i>Arcella arenaria</i>	0.0	2.0	0.2	<b>28.3</b>
<i>Centropyxis aculeata</i>	0.6	2.2	2.2	<b>16.7</b>
<i>Heleopera petricola</i>	1.6	1.5	5.7	<b>12.3</b>
<i>Centropyxis spinosa</i>	0.0	0.0	0.0	<b>9.1</b>
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	0.1	0.0	0.0	<b>6.7</b>
<i>Cyclopyxis kahli</i>	0.0	0.0	0.0	<b>3.7</b>
<i>Diffugia lacustris</i>	0.0	0.0	0.0	<b>2.1</b>
<i>Euglypha laevis</i>	0.0	0.6	0.3	<b>6.2</b>
<i>Nebela galeata</i>	0.0	0.0	0.0	<b>5.9</b>
Общее число видов	13	18	14	22
Плотность, тыс. экз. / г сухого сфагнома	16.9	138.7	25.5	60.3
Индекс видового разнообразия Шеннона	1.514	1.359	2.052	2.185
Индекс выравненности Пилоу	0.5904	0.4703	0.7774	0.7069

Примечание. Жирным выделены наибольшие относительные обилия для данного вида.

нее было показано уменьшение видового разнообразия сообщества во влажных биотопах по сравнению с более сухими, что было обусловлено в первую очередь уменьшением выравненности распределения обилий видов (Meisterfeld, 1978; Warner, 1987). Этот вывод также не подтверждается нашим исследованием: максимальная выравненность распределения обилий видов и видовое разнообразие формируются в наиболее увлажненных биотопах (см. табл. 3). Ксерофильные сообщества, напротив, характеризуются меньшей выравненностью: доля доминанта превышает 50%.

Таким образом, несмотря на формирование четких пространственных градиентов увлажненности и кислотности по направлению от центра восстанавливающейся сплавины к ее периферии, не отмечено направленных изменений видовой структуры сообщества раковинных амеб, а также уровней видового богатства и плотности организмов. Вместе с тем характеристики видового разнообразия изменяются направленно. Все эти особенности, по-видимому, связаны со становлением сообщества в процессе формирования болотного режима всей экосистемы.

Авторы выражают благодарность Т.Г. Стойко и В.Ю. Ильину за помощь в организации отбора проб на болоте, Н.Н. Серебряковой – за определение сфагнумов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №04-04-48338) и гранта Президента Российской Федерации (проект МК-7388.2006.4).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алексеев Д.В.* Раковинные амебы почв болотных лесов северной подзоны европейской тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 16 с.

*Бассин Ф.Н.* Географическое распространение раковинных корненожек: Дис. ... д-ра биол. наук. Архангельск, 1944. 449 с.

*Бобров А.А.* Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амеб: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 341 с.

*Бобров А.А.* Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амеб (Testacea) // Зоол. журн. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 215 – 223.

*Бобров А.А., Чармен Д., Уорнер Б.* Экология раковинных амеб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов) // Изв. РАН. Сер. Биол. 2002. № 6. С. 738 – 751.

*Иванов А.И., Чистякова А.А.* Моховые болота Пензенской области // Охрана биологического разнообразия и развитие охотничьего хозяйства России: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2005. С.33 – 36.

*Тарноградский Д.А.* Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 8. Осоково-сфагновое озеро в верховьях Балкарской реки Терек // Работы северо-кавказской гидробиол. станции / Тр. Северо-Осетин. с.-х. ин-та. 1959. Т. 6, вып. 3. С. 3 – 59.

*Тарноградский Д.А.* Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 5. Сфагнетумы Махарского устья (Карачаево-Черкесская АО) // Работы северо-кавказской гидробиол. станции / Тр. Северо-Осетин. с.-х. ин-та. 1961. Т. 7, вып. 1 – 2. С. 3 – 31.

*Чигуряева А.А.* Ивановские торфяники // Учен. зап. Саратов. гос. ун-та. 1941. Вып. 7. С. 3 – 77.

*Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson R.A., Barta J., Bowser S., Brugerolle G., Fensome R., Fredericq S., James T.Y., Karpov S.A., Kugrens P., Krug J., Lane C., Lewis L.A., Lodge G., Lynn D.H., Mann D., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup Ø., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C., Smirnov A.V., Spiegel F., Taylor F.J.R.* The new higher

## ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2005. Vol. 52. P. 399 – 432.

*Bobrov A.A., Charman D.J., Warner B.G.* Ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) on peatlands in western Russia with special attention to niche separation in closely related taxa // *Protist.* 1999. Vol. 150. P. 125 – 136.

*Bobrov A.A., Yazvenko S.B., Warner B.G.* Taxonomic and ecological implications of shell morphology of 3 Testaceans (Protozoa, Rhizopoda) in Russia and Canada // *Arch. Protistenk.* 1995. Bd. 145. S. 119 – 126.

*Booth R.K.* Testate amoebae as paleoindicators of surface-moisture changes on Michigan peatlands: modern ecology and hydrological calibration // *J. Paleolimnol.* 2002. Vol. 28. P. 329 – 348.

*Booth R.K., Zygmunt J.R.* Biogeography and comparative ecology of testate amoebae inhabiting *Sphagnum*-dominated peatlands in the Great Lakes and Rocky Mountain regions of North America // *Diversity Distrib.* 2005. Vol. 11. P. 577 – 590.

*Charman D.J., Warner B.G.* Relationship between testate amoebae (Protozoa:Rhizopoda) and the micro-environmental parameters on a forested peatland in northeastern Ontario // *Can. J. Zool.* 1992. Vol. 70. P. 2474 – 2482.

*Charman D.J., Warner B.G.* The ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in oceanic peatlands in Newfoundland, Canada: modelling hydrological relationships for palaeoenvironmental reconstruction // *Ecoscience.* 1997. Vol. 4. P. 555 – 562.

*Gilbert D., Amblard C., Bourdier G., Francez A.-J.* The microbial loop at the surface of a peatland: structure, function, and impact of nutrient input // *Microbial. Ecol.* 1998. Vol. 38. P. 83 – 93.

*Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* Past: palaeontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologica Electronica.* 2001. Vol. i, iss. 1, art. 4. 9 p. ([http:// Palaeoelectronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://Palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)).

*Harnish O.* Studien zur ökologie der moorfauna // *Biol. Zentralbl.* 1924. Bd. 44. S. 110 – 127.

*Lamentowicz M., Mitchell E.A.* The ecology of testate Amoebae (*Protists*) in *Sphagnum* in North-Western Poland in relation to peatland ecology // *Microbial. Ecol.* 2005. Vol. 50. P. 48 – 63.

*Meisterfeld R.* Die struktur von Testaceenzonosen (Rhizopoda, Testacea) in *Sphagnum* unter besonderer berücksichtigung ihrer diversität // *Verh. Ges. Ökologie.* 1978. Bd. 7. S. 441 – 450.

*Mitchell E.A.D.* Response of Testate Amoebae (Protozoa) to N and P fertilization in an Arctic Wet sedge tundra // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2004. Vol. 36. P. 77 – 82.

*Mitchell E.A.D., Buttler A.J., Grosvernier Ph., Rydin H., Albinsson C., Greenup A.L., Heijmans M.M.P.D., Hoosbeek M.R., Saarinen T.* Relationships among testate Amoebae (Protozoa), vegetation and water chemistry in five *Sphagnum*-dominated peatlands in Europe // *New Phytol.* 2000. Vol. 145. P. 95 – 106.

*Mitchell E.A.D., Gilbert D., Buttler A., Amblard C., Grosvernier P., Gobat J.-M.* Structure of microbial communities in *Sphagnum* peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment // *Microbial. Ecol.* 2003. Vol. 46. P. 187 – 199.

*Opravilová V., Hájek M.* The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the western Carpathians // *Acta Protozool.* 2006. Vol. 45. P. 191 – 204.

*Raup D., Crick R.E.* Measurement of faunal similarity in paleontology // *J. Paleontol.* 1979. Vol. 53. P. 1213 – 1227.

*Tolonen K., Warner B.G., Vasander H.* Ecology of testaceans (Protozoa: Rhizopoda) in mires in southern Finland 1. Autecology // *Arch. Protistenk.* 1992. Bd. 142. S. 119 – 138.

*Tolonen K., Warner B.G., Vasander H.* Ecology of testaceans (Protozoa: Rhizopoda) in mires in southern Finland. 2. Multivariate analysis // *Arch. Protistenk.* 1994. Bd. 144. S. 97 – 112.

*Warner B.G.* Abundance and diversity of testate Amebas (Rhizopoda, Testacea) in *Sphagnum* peatlands in Southwestern Ontario, Canada // *Arch. Protistenk.* 1987. Bd. 133. S. 173 – 189.