

УДК [581.526.33:593.12](470.22)

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ
В СФАГНОВОЙ СПЛАВИНЕ СЕВЕРОТАЕЖНОГО БОЛОТА
(КАРЕЛИЯ, РОССИЯ)**

Ю.А. Мазей¹, О.А. Бубнова², В.А. Чернышов¹

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

E-mail: yurimazei@mail.ru

² Международный независимый эколого-политологический университет,
Пензенский филиал

Россия, 440052, Пенза, Калинина, 33а

E-mail: olgabubnova@mail.ru

Поступила в редакцию 08.12.08 г.

Структура сообщества раковинных амёб в сфагновой сплавине северотаежного болота (Карелия, Россия). – Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Чернышов В.А. – В пределах гетерогенной сфагновой сплавины грядово-озеркового комплекса в северотаежной зоне (окрестности дер. Черная река, Лоухский р-н, Карелия) обнаружено 39 видов и форм раковинных амёб. Выделено два варианта локальных сообществ, соответствующих разному уровню увлажнения. В верхнем горизонте сфагнумов 0 – 3 см все варианты образованы видами, содержащими в цитоплазме симбиотических зоохлорелл *Hyalosphenia papilio*, *Archerella flavum*, *Heleopera sphagni*. В нижних горизонтах структура доминирующего комплекса разнородна: в увлажненных биотопах преобладает *Phryganella hemisphaerica*, в биотопах со средним уровнем увлажнения – *Hyalosphenia elegans*, *Nebela tinctoria major*. Обилие организмов (85.2 – 113.2 тыс. экз./г абсолютно сухого сфагнума) выше в биотопах со средним уровнем увлажнения, образованных мхом *Sphagnum lindbergii*, и ниже (36.0 – 65.1 тыс. экз./г) в погруженном в воду *Sphagnum riparium* на самом краю сплавины и в мочажинах.

Ключевые слова: раковинные амёбы, структура сообщества, сфагновые болота, северная тайга.

Testate amoebae community structure in a sphagnum quagmire of a northern tundra bog (Karelia, Russian Federation). – Mazei Yu.A., Bubnova O.A., and Chernyshov V.A. – In a heterogeneous sphagnum quagmire in a hummock-lake bog of the northern taiga (near Chernaya Reka village, Louchi district, Karelia), 39 testate amoebae species have been identified. Two community types were distinguished, corresponding to different moisture contents. In the upper 0 – 3 cm sphagnum horizon in all the community variants, the mixotrophic species *Hyalosphenia papilio*, *Archerella flavum*, *Heleopera sphagni* predominate. In the lower horizons the dominant species in the communities are different: in the most wet biotopes – *Phryganella hemisphaerica* prevail, in medium moisture conditions – *Hyalosphenia elegans*, *Nebela tinctoria major* predominate. The maximal abundance (85,200 – 113,200 ind. per gram of absolute dry sphagnum) develops in the medium-moisture *Sphagnum lindbergii* biotope, the minimal one (36,000 – 65,100 ind. per gram) – in submerged *Sphagnum riparium* at the edge of the quagmire and in hollows.

Key words: testate amoebae, community structure, sphagnum bogs, northern taiga.

ВВЕДЕНИЕ

Раковинные амёбы – одноклеточные эукариоты, представляющие собой полифилетический комплекс видов (Карпов, 2005; Adl et al., 2005). Однако организмы,

объединенные этим названием, характеризуются морфологическим и экологическим сходством, а также возможностью применения единой техники исследования, что обуславливает их изучение в рамках единого методологического подхода – ризоподного анализа (Гельцер и др., 1985; Бобров, 2003; Tolonen, 1966; Charman et al., 2000). Особенно многочисленны и разнообразны эти организмы в заболоченных биотопах (Gilbert, Mitchell, 2006), что позволяет успешно использовать сообщества сфагнобионтных раковинных корненожек для рассмотрения некоторых общих вопросов синэкологии. В частности, в последних работах, посвященных изучению раковинных амёб (Бобров и др., 2003; Charman, Warner, 1992; Tolonen et al., 1992; Booth, 2002; Lamentowicz, Mitchell, 2005; Mazei, 2008) выясняется, какие факторы среды определяют формирование разнообразия типов организации сообществ, как происходит смена одного типа сообществ другим, какова относительная роль локального, регионального и географического масштабов в реализации поливариантности ценозов.

В России достаточно подробно исследованы сфагнобионтные тестациды Среднего Поволжья (Мазей, Бубнова, 2007; Мазей, Цыганов, 2007; Мазей и др., 2007 *а, б*; Цыганов, Мазей, 2007; Mazei, Tsyganov, 2007) и таежной зоны европейской части (Алексеев, 1984; Бобров, 1999; Гельцер и др., 1980). Остальные регионы изучены значительно хуже (Тарноградский, 1959; Рахлеева, 2002; Бобров и др., 2003). Цель настоящего исследования – изучение видового состава и закономерностей изменения структуры сообщества раковинных амёб в масштабе сфагновой сплавины грядово-озеркового болотного комплекса северной подзоны тайги в окрестностях дер. Черная река Лоухского района Карелии. В северотаежной подзоне ранее (Алексеев, 1984; Гельцер и др., 1980) проводились исследования раковинных корненожек в Онежском районе Архангельской области, который относится к Прибеломорской провинции олиготрофных болот северной тайги (Кац, 1971). Объект настоящей работы расположен в пределах Карело-Финской провинции болот северной тайги (Кац, 1971). Исследования раковинных амёб в этом регионе ранее ограничивались преимущественно почвенными тестацидами (Бобров, 1999). Имеющиеся данные (Бобров, 1999) касаются сопоставления сообществ раковинных корненожек вдоль катены, нижние части которой представляли собой заболоченные участки. Главный аспект настоящей работы – выявить структурные особенности сообщества в пределах гетерогенной моховой сплавины грядово-озеркового болотного комплекса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2004 г. изучалось население раковинных амёб в небольшом участке грядово-озеркового болотного комплекса, который представляет собой гетерогенную сфагновую сплави́ну (окрестности дер. Черная река, Лоухский район, Карелия). Рассматриваемая территория в соответствии с ботанико-географическим зонированием Кольско-Карельского региона (Елина и др., 2000) представляет собой участок типичной северной тайги. По геоботаническому районированию региона район исследований входит в состав Прибеломорского округа Кольско-Карельской таежной подпровинции (Елина и др., 2000). Болота занимают более 70% террито-

рии Прибеломорской низменности, определяя ландшафтную специфику территории. Здесь повсеместно преобладают печеночно-лишайниково-сфагновые гряздово-мочажинно-озерковые дистрофные болота южно-прибеломорского типа (Юрковская, 1964; Елина, 1971).

В пределах сплавины в наиболее типичных биотопах (различающихся уровнем увлажнения и пространственным расположением) было исследовано сообщество раковинных корненожек на 5 станциях, отличающихся микрорельефом, растительностью и влажностью (оценивалось по уровню залегания грунтовых вод: чем ниже этот показатель, тем выше влажность). Мочажины образованы мхом *Sphagnum lindbergii* Schimp. ex Lindb. (станция «моч», уровень грунтовых вод 4 – 9 см) без развитой кустарниковой и древесной растительности. Ровные участки покрыты мхом *Sph. lindbergii* (станция «ровн», уровень грунтовых вод 10 – 12 см), различными видами осок и кустарниками мирта болотного. Кочкарниковая область болота образована мхом *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. (станции «коч1», уровень грунтовых вод 12 – 15 см и «коч2», уровень грунтовых вод 20 – 30 см) и довольно густыми зарослями невысоких деревьев (2 – 3 м) сосны обыкновенной, в кустарничковом ярусе – багульником, морошкой, голубикой, а в травяном – различными представителями осоковых и вересковых. Еще одна станция располагалась на самом краю сплавины, обращенной к центрально расположенному озеру. Биотоп сформирован мхом *Sphagnum riparium* Aongstr. (станция «край», мох полностью погружен в воду). Для оценки величины сезонных изменений пробы со всех станций (кроме «край») отбирались в начале вегетационного сезона (9.06.2004 и во второй половине лета – 4.08.2004).

Для отбора проб объемный образец сфагнумов выделяли из мохового покрова и разрезали на вертикальные слои в соответствии с естественной вертикальной гетерогенностью болотных верховых торфяных почв (Добровольский и др., 1998). Горизонт О_в представляет собой сфагновый очес, состоящий из живых стебельков сфагновых мхов, горизонт О₁ состоит из мертвых остатков сфагнумов, хорошо сохранивших свою структуру, горизонт О₂ состоит из мертвых остатков сфагнумов со средней степенью разложения. Полученные пробы помещали в пластиковые емкости и фиксировали раствором формалина. Для выделения раковинных амёб из листовых пазух сфагнума пробу интенсивно встряхивали в течение 10 мин. Затем полученную суспензию полностью переносили в чашку Петри. При микроскопировании под бинокуляром МБС-9 при общем увеличении ×64 просматривали 1/10 часть полей зрения чашки Петри. В каждой пробе было просчитано не менее 300 экземпляров. При учете численности проводилось разделение особей на живых и мертвых. Это позволило оценить как активное разнообразие сообщества, так и общее разнообразие, включающее помимо трофически активных клеток и танатоценоз, который обычно составляет значительную часть сообществ раковинных амёб (Рахлеева, Корганова, 2005). Совокупность пустых раковиннок представляет собой интегральный пул видов раковинных амёб, обитающих в данном биотопе (Бобров, 2003). Нижние части мхов, находящиеся в воде, отмирают и, разлагаясь без доступа воздуха, образуют толщу торфа. Одновременно с этим происходит консервация раковиннок, которые сохраняются в виде мертвого

сообщества видов, населяющих мхи. Учет всей совокупности раковинок (включая танатоценоз) дает адекватное представление о полном составе населения локального местообитания и отражает полный потенциальный состав сообщества. В результате, привлекая «пассивную» часть группировок (танатоценоз), можно избежать многочисленных трудоемких сезонных учетов для выявления редких малочисленных видов и получить полное представление о видовом составе на основе разового отбора проб (Бобров, 2003; Рахлеева, Корганова, 2005). Кроме того, подобный подход позволяет получить интегральную характеристику сообщества за достаточно большой промежуток времени, равный времени сохранности раковинок в торфе. Плотность популяций раковинных амёб оценивали в количестве экземпляров на 1 г абсолютно сухого веса сфагнома.

Классификацию локальных сообществ проводили при помощи кластерного анализа методом среднего присоединения, базирующегося на матрице индексов сходства Раупа – Крика (позволяет оценить сходство сообществ по видовому составу) или Мориситы (позволяет оценить сходство сообществ по видовой структуре). Для выявления связи между различиями локальных ценозов и видовой структуры проводили ординацию сообществ методом анализа соответствия (DCA) на основе величин относительных обилий доминирующих (более 10% от общей численности) видов. Все расчеты вели при помощи пакета программ PAST 1.18 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных биотопах обнаружено 39 видов и форм раковинных амёб (табл. 1). Максимальное видовое богатство (28 видов) отмечено в локальном сообществе, формирующемся на границе между сплавиной и озером (рис. 1, а). Помимо типичных сфагнобионтов из родов *Hyalosphenia*, *Heleopera* и *Assulina* здесь высоко разнообразие гидрофильных видов *Arcella*, *Centropyxis*, *Diffugia*, а также крайне разнообразны представители рода *Nebela*. Остальные ценозы разделяются на развивающиеся на более сухих кочках (с характерными ксерофильными видами *Arcella catinus*, *Bullinularia indica*, *Phryganella acropodia*, *Trigonopyxis* spp.) и в среднеувлажненных местообитаниях (без специфических видов).

Общее количество видов (39), обнаруженное в изучаемой сплаvine, сопоставимо с соответствующими величинами для других болот Севера Карелии (24 – 58 видов; Бобров, 1999; Мазей, Кабанов, 2008), Среднего Поволжья (42 – 63; Мазей, Бубнова, 2007; Мазей, Цыганов, 2007; Мазей и др., 2007 а, б; Цыганов, Мазей, 2007; Mazei, Tsyganov, 2007), Сургутского Полесья (29 – 53; Рахлеева, 2002). Видовой состав сообщества образован обычными сфагнобионтными формами, характерными для большинства подобных биотопов на планете (Gilbert, Mitchell, 2006). Помимо эвритопной и бриофильной группировок в фаунистический состав входят формы (*Arcella vulgaris*, *Centropyxis aculeata*, *C. discoides*, *C. ecornis*, *Diffugia gaszowskii*, *D. globulosa*), характерные для детритных отложений озер (Гассовский, 1936; Мазей, Цыганов, 2006 а, б), что обусловлено значительной увлажненностью сплавины и близостью грунтовых вод. Таким образом, в пределах болота обнаружено три группировки видов: бриофильная, детритофильная и эвритопная.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЁБ

Таблица 1

Видовой состав и интегральные характеристики сообщества раковинных амёб

Таксон	Станция				
	край	моч	ровн	коч1	коч2
<i>Arcella arenaria</i> Greeff, 1866	+	+	+	+	-
<i>A. catinus</i> Penard, 1890	+	-	-	+	-
<i>A. rotundata</i> Playfair, 1918	+	+	+	+	+
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg, 1832	+	-	-	-	-
<i>A. v. polymorpha</i> Deflandre, 1928	-	-	+	-	-
<i>Archerella flavum</i> Archer, 1877	+	+	+	+	+
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	+	+	+	+	+
<i>A. seminulum</i> Ehrenberg, 1848	+	+	+	+	+
<i>Bullinularia indica</i> Penard, 1907	-	-	-	+	+
<i>Centropyxis aculeata</i> Stein, 1857	+	-	-	-	-
<i>C. discoides</i> (Penard, 1890) Deflandre, 1929	+	-	-	-	-
<i>C. ecornis</i> (Ehrenberg, 1841) Leidy, 1879	+	-	-	-	-
<i>Diffugia gassowskii</i> (Gassowsky, 1936) Ogden, 1983	+	+	+	-	-
<i>D. globulosa</i> Dujardin, 1837	+	+	-	-	-
<i>D. pulex</i> Penard, 1902	-	-	-	+	-
<i>Euglypha ciliata</i> Ehrenberg, 1848	-	+	-	-	-
<i>E. c. glabra</i> Wailes, 1915	+	+	+	+	+
<i>E. cristata decora</i> Jung, 1942	+	-	-	-	-
<i>E. laevis</i> Perty, 1849	+	+	-	+	-
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	+
<i>H. sphagni</i> Leidy, 1874	+	+	+	+	+
<i>H. sylvatica</i> Penard, 1890	-	+	-	+	-
<i>Hyalosphenia elegans</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	+
<i>H. papilio</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	+
<i>H. subflava</i> Cash, 1909	-	-	-	+	+
<i>Nebela carinata</i> (Archer, 1867) Leidy, 1879	+	+	-	+	-
<i>N. dentistoma</i> Penard, 1890	+	-	-	-	-
<i>N. marginata</i> Penard, 1902	+	-	-	-	-
<i>N. maxima</i> Awerintzew, 1907	+	-	-	-	-
<i>N. militaris</i> Penard, 1902	-	+	-	+	+
<i>N. penardiana</i> Deflandre, 1936	+	-	-	-	-
<i>N. tincta</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	+
<i>N. t. major</i> Deflandre, 1936	+	+	+	+	+
<i>N. vitraea</i> Penard, 1899	-	+	-	-	-
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909	-	-	-	+	+
<i>Ph. hemisphaerica</i> Penard, 1902	+	+	+	+	+
<i>Trigonopyxis arcua</i> Leidy, 1879	-	-	-	+	+
<i>T. minuta</i> Schönborn et Peschke, 1988	-	-	-	-	+
<i>Trinema enchelys</i> (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1878	+	-	-	-	-
Число видов	28	22	15	23	18
Численность, тыс. экз./г	36.0	65.1	95.2	113.2	85.2
Индекс Пилу	0.59	0.60	0.67	0.59	0.60
Индекс Шеннона	1.97	1.86	1.83	1.86	1.72

Особенностью сообщества корненожек в рассматриваемом нами северотаежном болоте является высокое разнообразие представителей рода *Nebela*, в том числе крупных видов *N. carinata*, *N. marginata*, *N. maxima*, *N. penardiana*, не характерных для сфагновых болот в южных широтах (Мазей, Бубнова, 2007, 2008; Мазей,

Цыганов, 2007; Мазей и др., 2007 а, б, 2009). Кроме того, помимо типичных доминантов для сфагновых болот из различных природных зон – *Hyalosphenia papilio*, *H. elegans* и *Phryganella hemisphaerica*, в северотаежном болоте массово развивается *Archerella flavum*, редко преобладающая в сообществах из южнотаежной и лесостепной зон (Мазей, Бубнова, 2007, 2008; Мазей, Цыганов, 2007; Мазей и др., 2007 а, б, 2009; Mazei, Tsyganov, 2007).

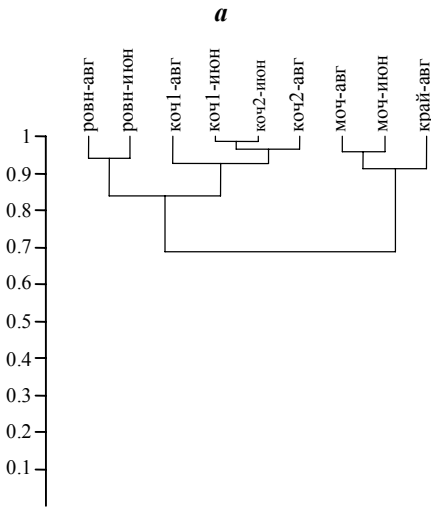
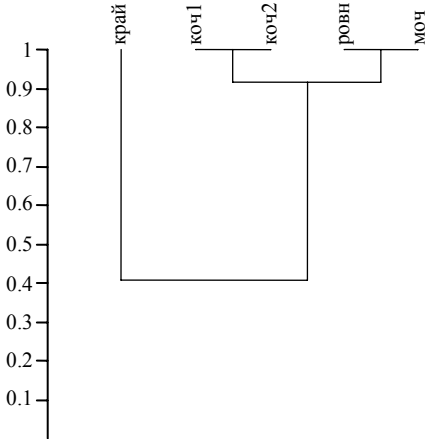


Рис. 1. Результаты классификации локальных сообществ по видовому составу (а) и по видовой структуре (б)

По видовой структуре (составу доминирующего комплекса) локальные сообщества разделяются на два варианта (рис. 1, б). В сообществе наиболее увлажненных биотопов (станции «край» и «моч») доминируют *Hyalosphenia papilio* и *Phryganella hemisphaerica*. В среднеувлажненных местообитаниях (все остальные станции) комплекс массовых видов образован формами *Archerella flavum*, *Hyalosphenia papilio*, *Hyalosphenia elegans*. Следует отметить, что сезонные различия выражены крайне слабо: сообщества, формирующиеся в июне и августе, оказались весьма схожими. Большую роль в формировании разнообразия сообществ, таким образом, играет пространственная гетерогенность, а не временная. Еще одной важной особенностью является тот факт, что доминирующий комплекс различных локальных сообществ образован одними и теми же видами: различия являются результатом рекомбинации доминантов. Это хорошо видно по результатам ординации (рис. 2), свидетельствующей об отсутствии значительной дискретности в структуре сообщества масштаба всего болота. Из доминантов только один вид (*Phryganella hemisphaerica*) проявлял выраженные предпочтения к более увлажненным условиям.

Полученная картина дифференциации сообщества сфагнобионтных тестаид, за исключением отсутствия ксерофильной группировки, хорошо согласуется с имеющимися представлениями о существовании различных вариантов ценозов (Мазей и др., 2007 а, б; Neal, 1961; Tolonen et al., 1994) с достаточно стабильным набором доминантов в разных природных зонах. В другом исследовании сообществ раковинных корненожек северной тайги в Архангель-

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЁБ

ском Прибеломорье (Гельцер и др., 1980) также выделялись различные варианты сообщества: формирующиеся на кочках (с доминированием *Corythion dubium* и *Nebela tincta*) и в мочажинах (с преобладанием *Archerella flavum*, *Hyalosphenia papilio*, *Diffflugia bacilliarium*, *Nebela tenella*, *Phryganella hemisphaerica*).

Минимальные обилия организмов (36 тыс. экз./г) отмечены в сообществах из наиболее увлажненных биотопов (см. табл. 1). Отмеченная закономерность хорошо согласуется с обнаруженной ранее Д.А. Алексеевым (Гельцер и др., 1980) для северотаежных болот (23 – 28 тыс. экз./г в мочажинах и 40 – 52 тыс. экз./г на кочках). Показатели выравнивания распределения обилий видов и видового разнообразия сохраняются на одном уровне во всех локальных ценозах.

Сообщество раковинных корненожек отчетливо дифференцировано по вертикали (табл. 2). В увлажненных биотопах (станции «край» и «моч») в верхних слоях доминирует *Hyalosphenia papilio*, а в более глубоких – *Phryganella hemisphaerica*. В остальных сообществах, формирующихся в более сухих условиях, в верхнем горизонте преобладают *H. papilio*, *A. flavum*, *Heleopera sphagni*, а на глубине – *Hyalosphenia elegans*, *Nebela tincta major*. Выявленная картина вертикальной дифференциации очень хорошо согласуется с имеющимися представлениями (Heal, 1962; Gilbert, Mitchell, 2006; Mazei, Tsyganov, 2007) о том, что в верхних слоях сфагнумов преобладают корненожки (*H. papilio*, *A. flavum*, *H. sphagni*), имеющие симбиотические зоохлореллы в цитоплазме, а глубже – организмы, для построения раковинки которым необходимы экзогенные частицы (*Ph. hemisphaerica*) или конкурирующие с доминантами верхних слоев (*H. elegans*, *N. t. major*).

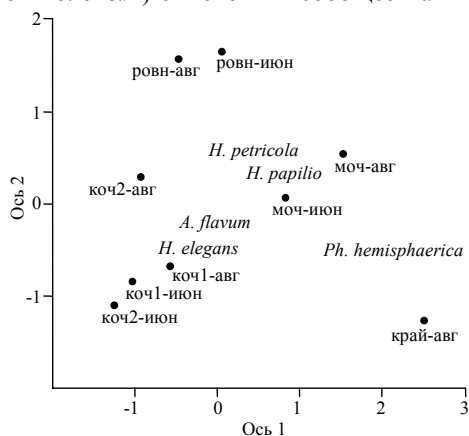


Рис. 2. Результаты ординации локальных сообществ по доминирующим видам методом анализа соответствия. Собственные значения осей: ось 1 – 0.28, ось 2 – 0.04

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное исследование позволило выявить сложноорганизованное сообщество раковинных амёб, формирующееся в пределах гетерогенной сфагнуовой сплавины в грядово-озерковом болотном комплексе в северотаежной зоне на севере Карелии. Фауна корненожек составлена преимущественно типичными сфагнофильными видами с примесью некоторого количества детритофильных амёб из родов *Diffflugia*, *Centropyxis* и *Arcella*. В пределах сплавины формируются два варианта сообщества, соответствующие условиям с разной степенью увлажнения. При этом отсутствует группировка ксерофильных видов, характерная для крайне сухих моховых кочек, не наблюдавшихся на сплавине. В верхнем горизонте сфагнумов все варианты ценозов образованы миксотрофными видами *Hy-*

losphenia papilio, *Archerella flavum*, *Heleopera sphagni*. В нижних горизонтах структура доминирующего комплекса разнородна: в увлажненных биотопах преобладают гидрофилы *Phryganella hemisphaerica*, в биотопах со средним уровнем увлажнения – *Hyalosphenia elegans*, *Nebela tinctoria major*.

Таблица 2

Изменение структуры доминирующего комплекса видов
в сообществе раковинных амёб по вертикали

Станция и вид	Горизонт				
	0 – 3 см	3 – 6 см	6 – 9 см	9 – 12 см	12 – 20 см
край					
<i>H. papilio</i>	75.9	36.8	45.5	12.4	4.8
<i>H. sphagni</i>	11.2	9.7	5.7	1.1	2.1
<i>A. catinus</i>	2.7	14.9	10.3	6.2	2.8
<i>Ph. hemisphaerica</i>	2.7	23.2	24.0	54.6	40.0
моч	0 – 3 см	3 – 6 см	6 – 9 см	9 – 12 см	12 – 25 см
<i>H. papilio</i>	56.5	35.7	37.9	39.1	37.9
<i>A. flavum</i>	24.3	20.3	4.8	9.0	5.0
<i>H. petricola</i>	5.2	7.0	5.5	12.8	15.7
<i>Ph. hemisphaerica</i>	2.6	13.0	32.4	27.1	24.0
ровн	0 – 3 см	3 – 6 см	6 – 9 см	9 – 14 см	–
<i>A. flavum</i>	21.9	28.7	17.3	18.1	–
<i>H. papilio</i>	53.2	38.9	31.7	38.9	–
<i>H. sphagni</i>	10.1	1.6	0.9	0.0	–
<i>H. petricola</i>	1.0	5.9	18.2	6.9	–
<i>H. elegans</i>	3.6	15.4	14.8	20.1	–
коч1	0 – 2 см	2 – 6 см	6 – 9 см	9 – 13 см	–
<i>A. flavum</i>	30.6	32.1	23.5	16.4	–
<i>H. elegans</i>	27.5	23.7	20.7	19.4	–
<i>H. papilio</i>	22.0	21.7	31.7	23.6	–
<i>N. t. major</i>	7.0	9.2	10.3	18.2	–
коч2	0 – 1 см	1 – 4 см	4 – 9 см	9 – 12 см	12 – 18 см
<i>H. petricola</i>	33.7	6.8	6.1	8.9	9.7
<i>H. papilio</i>	33.1	27.4	23.3	31.5	20.4
<i>A. flavum</i>	23.7	25.9	27.3	19.4	36.3
<i>A. muscorum</i>	4.8	18.1	1.6	1.6	2.7
<i>H. elegans</i>	1.8	27.5	32.0	33.1	21.2

Большинство обнаруженных закономерностей подтверждают существовавшие ранее представления о структурной дифференциации ценозов сфагнобионтных раковинных корненожек в пространстве и времени (полученных в других регионах планеты), а также о важнейшей роли влажности в этом процессе. Все это позволяет с большей уверенностью использовать знания об экологических предпочтениях видов в прикладных исследованиях (биоиндикация, климатические палеорекострукции).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-90404-Укр-ф-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЁБ

- Бобров А.А.* Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амёб: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 341 с.
- Бобров А.А.* Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амёб (Testacea) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. С. 215 – 223.
- Бобров А.А., Зигерт К., Ширмейстер Л., Андреев А.А.* Раковинные амёбы (Protozoa: Testacea) в четвертичных многолетних отложениях полуострова Быковский. Арктическая Якутия // Изв. РАН. Сер. Биол. 2003. № 2. С. 236 – 253.
- Гассовский Г.Н.* Новые Rhizopoda из озер Кончезерской группы (в Карелии) // Тр. Бородинской биол. станции. 1936. Т. 8, вып. 2. С. 101 – 119.
- Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А.* Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения. М.: Изд-во МГУ, 1985. 79 с.
- Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Яковлев А.С., Алексеев Д.А.* Раковинные корненожки (Testacida) почв // Почвенные простейшие. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 108 – 142.
- Добровольский Г.В., Шерemet Б.В., Афанасьева Т.В., Палечек Л.А.* Почвы. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 368 с.
- Елина Г.А.* Типы болот Прибеломорской низменности // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1971. С. 51 – 79.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К.* Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография) / Карел. науч. центр РАН. Петрозаводск, 2000. 242 с.
- Карпов С.А.* Система простейших: история и современность. СПб.: ТЕССА, 2005. 72 с.
- Кац Н.Я.* Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 296 с.
- Мазей Ю.А., Бубнова О.А.* Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте на начальном этапе его становления // Изв. РАН. Сер. Биол. 2007. № 6. С. 738 – 747.
- Мазей Ю.А., Бубнова О.А.* Структура сообщества раковинных амёб в Наскафтымском моховом болоте (Среднее Поволжье, Россия) // Поволж. экол. журн. 2008. №1. С. 39 – 47.
- Мазей Ю.А., Кабанов А.Н.* Раковинные амёбы в осоково-сфагновом заболоченном лесу на севере Карелии // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. Сер. Естеств. науки. 2008. № 10(14). С. 101 – 104.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н.* Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 1. Фауна и морфоэкологические особенности видов // Зоол. журн. 2006 а. Т. 85. С. 1267 – 1280.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н.* Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 2. Структура сообщества // Зоол. журн. 2006 б. Т. 85. С. 1395 – 1401.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н.* Изменения видовой структуры сообщества раковинных амёб вдоль средовых градиентов в сфагновом болоте, восстанавливаемом после выработки торфа // Поволж. экол. журн. 2007. № 1. С. 24 – 33.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А.* Структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте верховой реки Суры (Среднее Поволжье) // Изв. РАН. Сер. Биол. 2007 а. № 4. С. 462 – 474.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А.* Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных амёб мохового болота в Среднем Поволжье // Зоол. журн. 2007 б. Т. 86. С. 1155 – 1167.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А.* Структура сообщества раковинных амёб в заболоченных биотопах южной тайги Европейской части России // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129, № 1. С. 67 – 77.
- Рахлеева А.А.* Раковинные амёбы (Testacea, Protozoa) таежных почв Западной Сибири (Сургутское Полесье) // Изв. РАН. Сер. Биол. 2002. № 6. С. 752 – 262.

Рахлеева А.В., Корганова Г.А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, №12. С. 1427 – 1436.

Тарноградский Д.А. Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 8. Осоково-сфагновое озеро в верховьях Балкарской реки Терек // Работы Северо-Кавказ. гидробиол. станции. 1959. Т. 6, вып. 3. С. 3 – 59.

Цыганов А.Н., Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб заболоченного озера в Среднем Поволжье // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127. С. 305 – 315.

Юрковская Т.К. Типы болот Лоухского района Карел.АССР // Учён. зап. Петрозавод. ун-та. 1964. Т. 12, вып. 2. С. 34 – 71.

Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J., Bowser S., Brugerolle G., Fensome R., Frederic 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 level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukaryot. Microbiol. 2005. Vol. 52. P. 399 – 432.

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.

Charman D.J., Hendon D., Woodland W.A. The identification of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in peats. London: Quat. Res. Association, 2000. 147 p.

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.

Gilbert D., Mitchell E. Microbial diversity in Sphagnum peatlands // Peatlands: Evolution and Records of Environmental and Climatic Changes / Eds. I.P. Martini, A. Martínez Cortizas, W. Chesworth. Amsterdam: Elsevier, 2006. P. 289 – 320.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica electronica. 2001. Vol. 4, iss. 1, art. 4. 9 p.

Heal O.W. The distribution of testate amoeba (Rhizopoda, Testacea) in some fens and bogs in northern England // J. Linn. Soc. Zoology. 1961. Vol. 30. P. 369 – 382.

Heal O.W. The abundance and micro-distribution of testate amoeba (Rhizopoda: Testacea) in *Sphagnum* // Okios. 1962. Vol. 13. P. 35 – 47.

Lamentowicz M., Mitchell E.A. The ecology of testate amoebae (Protists) in *Sphagnum* in north-western Poland in relation to peatland ecology // Microb. Ecol. 2005. Vol. 50. P. 48 – 63.

Mazei Yu.A. Biodiversity patterns in protozoan communities: linking processes and scales // Protistology. 2008. Vol. 5, № 4. P. 268 – 280.

Mazei Yu.A., Tsyganov A.N. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in sphagnum bog (Middle Volga region, Russia) // Protistology. 2007. Vol. 5, № 2/3. P. 156 – 206.

Tolonen K. Stratigraphic and rhizopod analyses on an old raised bog, Varrassuo, in Hollola, South Finland // Ann. Bot. Fenn. 1966. Vol. 3. P. 147 – 166.

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.