

УДК 593.12:574.58:574.42

ИЗМЕНЕНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В РЯДУ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ БИОТОПОВ ВОДНО-БОЛОТНЫХ И ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2023 г. О. Н. Загумённая^{a, b, *}, Д. А. Филиппов^{a, b}, Д. Г. Загумённый^{a, b},
А. А. Комаров^c, А. Н. Цыганов^{d, e}, Д. В. Тихоненков^{a, b}

^aИнститут биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742 Россия

^bТюменский государственный университет, Лаборатория AquaBioSafe, Тюмень, 625003 Россия

^cПензенский государственный университет, Педагогический институт имени В.Г. Белинского,
Факультет физико-математических и естественных наук, Пенза, 440026 Россия

^dМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Биологический факультет, Москва, 119234 Россия

^eИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, Москва, 119071 Россия

*e-mail: zagumelga@gmail.com

Поступила в редакцию 22.07.2022 г.

После доработки 26.07.2022 г.

Принята к публикации 03.08.2022 г.

Исследованы закономерности изменения видового богатства, обилия, видовой структуры и биомассы раковинных амёб в ряду разнотипных водных и наземных биотопов межозерной трансекты в Тюменской области. Найдено 112 видов и форм раковинных амёб, включая подвиды. Даны микрофотографии всех обнаруженных видов. Впервые для юга Западной Сибири обнаружен вид *Conicocassis pontiguasiformis* (Beyens et al., 1986) Nasser et Anderson 2015, описанный ранее как арктический эндемик. Видовое богатство сообществ тестаций максимально в перифитоне. Наибольшие значения численности и биомассы видов выявлены в бентосе прибрежной части болотного озера. Сообщества тестаций разнотипных биотопов вдоль трансекты разделяются на водные и наземные на основе результатов кластерного анализа и анализа главных компонент. Видовой состав сообществ раковинных амёб зависит от характера и степени обводненности субстрата, а также типа растительности. Выявлены доминанты по относительной биомассе для водных, лесных и хорошо освещённых сфагновых биотопов.

Ключевые слова: протисты, сфагнобионты, сфагновые мхи, биомасса, микроскопия, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513423010117, **EDN:** AZDMYN

Изучение сообществ микроорганизмов водно-болотных экосистем и связанных с ними экотон является актуальным и надёжным методом поиска индикаторов абиотических и биотических параметров разнотипных местообитаний. В настоящее время данные, полученные с использованием этого подхода, используются в целях биомониторинга, палеореконструкций и ризоподного анализа (Charman, 2001; Mazei et al., 2007; Diaconu et al., 2016; Kurina, Golovatskaya, 2018; Ghosh, Filipson, 2017; Krashevskaya et al., 2008).

На территории России болотные экосистемы вместе с прилегающими к ним заболоченными территориями являются наиболее представленными экосистемами и занимают более 1/5 территории страны (Sirin et al., 2017). Более 39% мировых запасов торфа сосредоточено на территории Западно-Сибирской равнины, которая характеризуется

сильной заболоченностью в пределах физико-географических зон лесостепи, тайги и тундры (Земцов и др., 1998).

Болотные экосистемы играют ключевую роль в регулировании круговорота воды, углерода и других веществ на местном, региональном и глобальном уровнях (Parish et al., 2008). Надёжным индикатором гидрологического режима болотных экосистем для биомониторинга и палеоэкологических реконструкций является полифилетическая группа протистов — раковинные амёбы, или тестации (Kosakyan et al., 2016). Данную группу составляют филозные тестации клад Rhizaria и Stramenopiles, входящих в супергруппу TSAR, а также лобозные тестации супергруппы Amoebozoa, входящей в домен Amorphea (Adl et al., 2019; Strasser et al., 2019). Тестации — одна из основных групп свободноживущих одноклеточных орга-

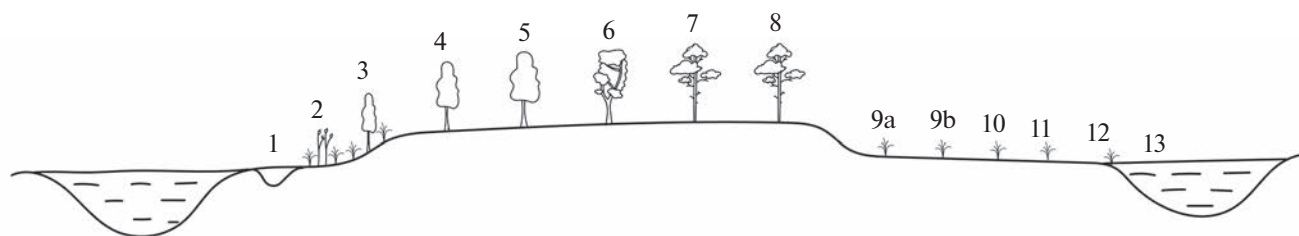


Рис. 1. Схематическое изображение станций отбора проб. 1 – перифитон из вторичного водоема в сплаvine (П); 2 – ивняк травяно-сфагновый: *Sphagnum fimbriatum* Wilson (Sfim); 3 – березняк вейниково-травяно-сфагновый: *Sph. squarrosum* Crome (Ssq); 4 – березняк вейниковый: лесная подстилка (ЛП) + почва (П) под *Betula pendula* Roth (БВ); 5 – (березняк орляковый: ЛП+П под *B. pendula* (БО); 6 – липняк-осинник мертвopoкpoвный: ЛП+П под *Populus tremula* L. (ЛО); 7 – сосняк брусничный: ЛП+П под *Pinus sylvestris* L. 1753 (СБ); 8 – сосняк зимoлюбoвo-зеленомoшный: ЛП+П под *P. sylvestris* (СЗ); 9a – верховое болото, кустарничково-сфагновая кочка: *Sph. fuscum* (Schimp.) H. Klinggr 1872 (Sfus); 9b – верховое болото, кустарничково-сфагновая кочка: *Sph. divinum* Flatberg & K. Hassel (Sdiv); 10 – верховое болото, осоково-кустарничково-сфагновый ковь: *Sph. papillosum* Lindb (Spap); 11 – верховое болото, шейхцериево-сфагновый ковь: *Sph. angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen (Sang); 12 – заболоченный берег болотного озера, осоково-вахтoвo-сфагновый ковь: *Sph. riparium* Ångstr (Srip); 13 – болотное озеро, прибрежная часть: бентос (Б).

низмов, постоянно присутствующих в водных и наземных биоценозах. Эти ползающие амёбы формируют защитные раковинки, которые сохраняются после смерти клетки. Они чувствительны к степени увлажнения и кислотности и реагируют на локальные изменения условий среды, что позволяет успешно использовать их в качестве экологических и палеоэкологических индикаторов (Charman, 2001; Charman et al., 2007; Мазей, Цыганов, 2006).

Актуальность изучения тестаций как биоиндикаторов определяется также их доминирующим статусом среди микроорганизмов в болотных экосистемах (Mitchell et al., 2003). Они играют важную роль в круговороте элементов в наземных экосистемах и являются ключевым компонентом микробиальных трофических цепей (Mieczan, Tarkowska-Kukuryk, 2013; Tran et al., 2021).

Цель исследования – изучение видового богатства, обилия, биомассы и особенностей распределения раковинных амёб в ряду разнотипных водных и наземных биотопов, расположенных на трансекте между двумя заболачивающимися водоемами, разделенными лесным массивом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в июле 2021 г. в Нижне-тавдинском р-не Тюменской обл. в окрестностях карбонового полигона (“Биологическая станция ТюмГУ на озере Кучак”) вдоль трансекты (длина 1.64 км) между двумя первичными внутриболотными водоемами (озера Кошкаринке 57.3091°N, 66.0237°E. и Чертанкуль 57.3245°N, 66.0346°E). Озера окружены периферийными торфяными болотами лимногенного происхождения и разделены лесным массивом. Исследованные биотопы являются характерными для южной подзоны тайги на территории Западной Сибири.

Отбор проб производили на 13 станциях (рис. 1), соответствующих разным типам биотопов. Отбирали перифитон, верхние части семи видов сфагновых мхов из болот и переходной зоны “болото–лес”, пробы подстилок и почвы из лесных участков, а также бентос из прибрежной части озера. Общее описание болот и внутриболотных водоемов, а также их ботаническую характеристику проводили в соответствии с методическими рекомендациями (Филиппов и др., 2017).

Пробы отбирали в пластиковые пробирки объемом 50 мл в соответствии с ранее описанной методикой (Мазей и др., 2009). Сфагновые мхи собирали с площади 100 см², аккуратно извлекая из дернины мха и отделяя от нижней более разложившейся части на глубине 20 см. Пробы лесных подстилок и почвы под ней отбирали до глубины 7 см, заполняя пробирки на три четверти. Полученные пробы не фиксировали, транспортировали при 4°C в лабораторию для дальнейшего изучения.

Видовую идентификацию проводили с использованием данных, приведенных в монографиях Мазей, Цыганова (2006), Todorov, Bankov (2019), и электронной базы данных “Microworld, world of amoeboid organisms” (Siemensma, 2022). Количественный учет тестаций в одном грамме абсолютно сухого вещества (а.с.в.) проводили по модифицированной методике осаждения и концентрирования (Рахлеева, Корганова, 2005), используя временные микропрепараты тестаций в глицерине. Подсчет раковинных амёб производили суммарно и отдельно по каждому виду (Mazei et al., 2009; Mazei, Embulaeva, 2009). Для наблюдений тестаций использовали инвертированный световой микроскоп Axio Observer 5 (Carl Zeiss, Jena, Germany) с фазовым контрастом (объективы 20×, 40×, 63×). Светомикроскопические изображения были получены с помощью камеры MC-12 (ЛОМО-Микросистемы, Санкт-Петербург, Россия). Для обработки

изображения использовали программы Adobe Photoshop 2020 v21.2.12.

Для интегральной характеристики сообществ использовали следующие показатели: число видов, общая численность и биомасса организмов на 1 г а.с.в., индекс видового разнообразия Шеннона (H). Биомассу тестаций рассчитывали путем пересчета объема клетки (мкм^3) к массе (нг) предполагая, что удельный вес равен 1 (Fenchel, 2005). Биообъем клеток тестаций рассчитывали исходя из формул для простых геометрических фигур раковинок тестаций (сферическая, полусферическая, блюдцевидная, грушевидная, цилиндрическая и т.д.) (Levensen et al., 2000; Vaqué et al., 2002). Доминирующими считали таксоны, относительное обилие которых превышало 10% от общего числа тестаций (Malysheva et al., 2013). Классификацию сообществ осуществляли при помощи кластерного анализа на основе матрицы индексов сходства Раупа-Крика для данных по присутствию–отсутствию видов, индексов сходства Брея–Кертиса для данных по относительным обилиям видов. Статистическую значимость ($p < 0.05$) различий между одномерными характеристиками сообществ оценивали при помощи теста Краскела–Уоллиса. Для выявления характера различий между сообществами проводили ординацию видов методом главных компонент. Для статистической обработки использовался пакет программ PAST 4.03 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сообщества раковинных амёб исследованных биотопов характеризовались высоким разнообразием. Выявлено 112 видов и форм тестаций, включая подвиды, из 40 родов (рис. 2–6; приложение 1). Среди всех выявленных таксонов доминирующими являлись 20 видов, включая подвиды (табл. 1). Относительное обилие доминантных тестаций изменялось в пределах 10–47% от общей численности. Количество доминантов в каждом биотопе составляло 2–4 вида. Наиболее часто встречающимися видами в пределах биотопов исследуемой трансекты были *Trinema lineare* (обнаружен в 92.9% биотопов) и *Euglypha laevis* (85.7%). Количество видов в разнотипных биотопах межозерной трансекты варьировало от 11 (мох *Sph. angustifolium*) до 41 (перифитон). Анализ данных показал, что наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются роды *Euglypha* (12 видов), *Centropyxis* (8 видов), *Cryptodiffugia* (8 видов), *Arcella* (7 видов), *Diffugia* (7 видов), *Galeripora* (5 видов), составляющие 45.6% всех видов. Остальные 34 рода представлены 1–4 видами.

Общая морфология и размеры обнаруженных тестаций, за исключением *Physochila tenella*, в целом соответствуют предыдущим описаниям (рис. 6F). Длина раковинки найденных образцов *P. tenella* варьировала от 50 до 62 мкм , отличаясь от ранее выявленных диапазонов в литературе (68–90 мкм).

Шейка раковинки выражена слабо и более короткая по сравнению с диагнозами Мазея и Цыганова (2006) и Тодорова (Todorov, 2009). В целом, размеры изученных видов раковинных амёб соответствовали минимальным (в большинстве случаев) и средним значениям ранее выявленных размерных диапазонов тестаций (Мазей, Цыганов, 2006; Todorov, Bankov, 2019 и др.).

Впервые для территории юга Западной Сибири в образце бентоса прибрежной части болотного оз. Чертанкуль обнаружен вид *Conicocassia pontigulasiformis* (Beyens et al., 1986) Nasser et Anderson 2015 (рис. 2I). Ранее данный вид был описан как эндемик арктического региона (Beyens et al., 1986; Nasser, Patterson, 2015; Amesbury et al., 2018; Sim et al., 2021; Beyens, Bobrov, 2016; Mazei et al., 2018; Bobrov, Wetterich, 2012).

Классификация сообществ тестаций по видовому составу при помощи кластерного анализа (рис. 7A) показала четкое разделение биотопов по степени обводненности (удаленности от болота к лесу) – от водных бентосных сообществ и сообществ фитали (перифитон) к сообществам, характеризующимся более низкой увлажненностью, – сфагновым и почвенным.

Водные перифитонные (ст. 1) и бентосные сообщества (ст. 13) отличались от других сообществ в наибольшей степени и группировались отдельно от остальных ценозов. Восемь видов тестаций *Arcella gibbosa*, *A. vulgaris penardi*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Conicocassia pontigulasiformis*, *Cryptodiffugia sacculus*, *Diffugia humilis*, *Galeripora discoides scutelliformis*, *Microchlamys patella* выявлены только в бентосе. Девять видов (*Antarcella pseudarcella*, *Arcella dentata*, *Centropyxis eornis*, *Frenopyxis bipilata*, *Galeripora arenaria irregularis*, *G. naiadis*, *Gibbocarina galeata*, *Hyalosphenia platystoma*, *Lesquereusia spiralis*) найдены только в перифитоне. Все характерные виды для бентоса и перифитона являлись гидрофилами.

Следующими по специфичности были сообщества тестаций, населяющих переувлажненные, хорошо освещенные сфагновые мхи *Sph. riparium* и *Sph. angustifolium* из сфагнового болота близ оз. Чертанкуль (ст. 11 и 12). Для данных биотопов, в сравнении с другими, было характерно наибольшее число представителей тестаций из рода *Hyalosphenia*, таких как *H. papilio* и *H. papilio stenostoma*, содержащих симбиотические зоохлореллы, а также *H. elegans* и *H. insecta*.

Сообщества тестаций из *Sph. fuscum*, *Sph. divinum* и *Sph. papillosum* на кустарничково-сфагновых кочках верхового болота близ оз. Чертанкуль (ст. 9a, 9b, 10) были условно объединены в одну группу. Только в данных биотопах присутствовали тестации *Alabasta militaris* и ксерофильный вид *Trigonopyxis minuta*.

Сообщества тестаций, населяющих переходную зону “болото–лес” из вейниково-травяно-сфагнового березняка (мох *Sph. squarrosus*) и из



Рис. 2. Морфология исследованных тестаей (световая микроскопия): *A, B* – *Alabasta militaris*; *C* – *Antarcella* sp.; *D* – *Arcella dentata*; *E* – *A. gibbosa*; *F, G* – *A. hemisphaerica*; *H* – *A. hemisphaerica playfairiana*; *I* – *A. hemisphaerica undulata*; *J* – *A. hemisphaerica depressa*; *K* – *A. jurassica*; *L* – *A. ovaliformis*; *M* – *A. rotundata stenostoma*; *N* – *A. vulgaris penardi*; *O* – *Archerella flavum*; *P* – *Argyinnia dentistoma*; *Q, R* – *Assulina muscorum*; *S* – *A. seminulum*; *T* – *Bullinularia gracilis*; *U* – *B. indica minor*; *V* – *Conicocassis pontigulasiformis*. Масштаб (мкм): *T, U* – 50; *A–S, V* – 10.

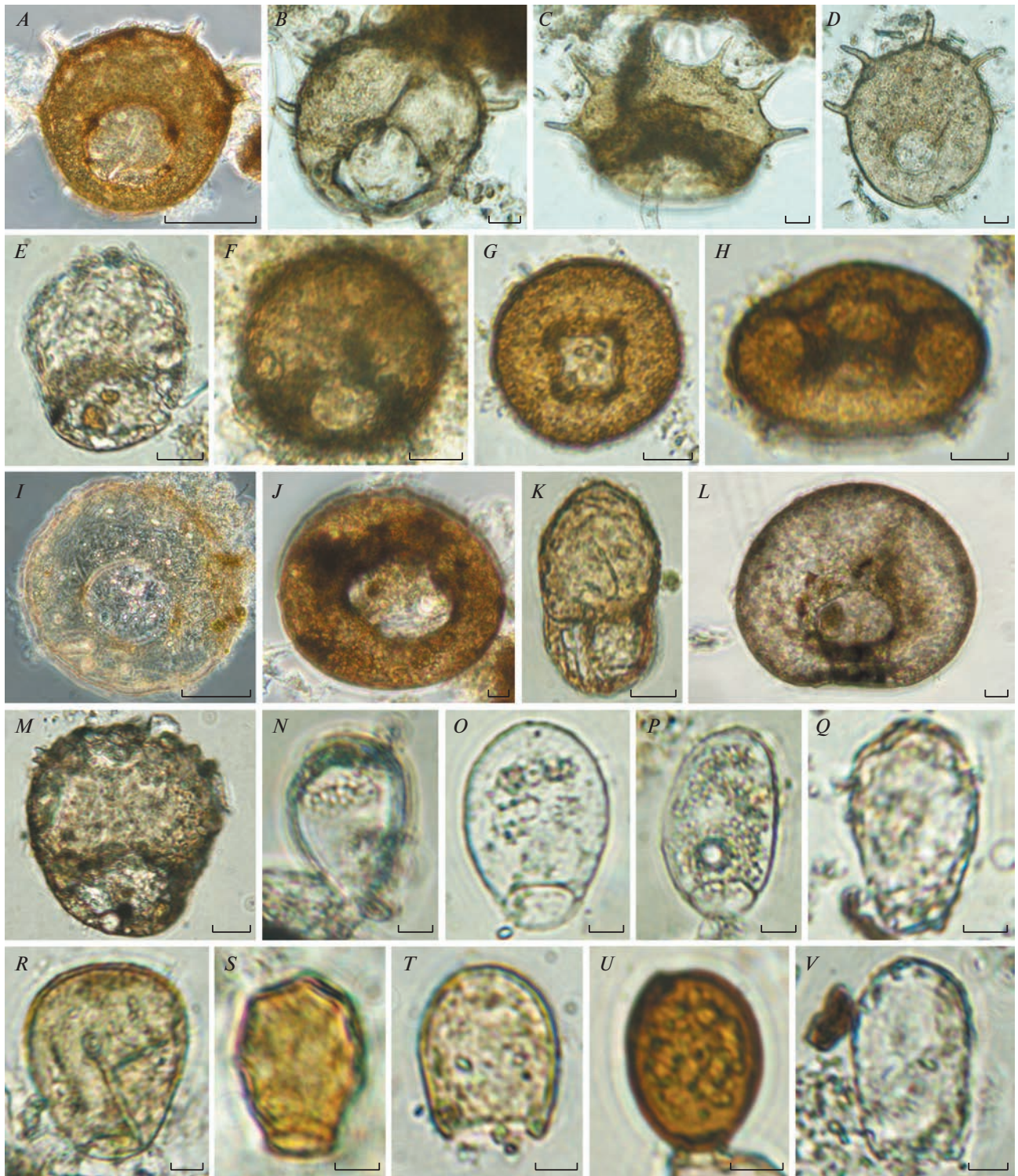


Рис. 3. Морфология исследованных тестаей (световая микроскопия). *A* — *Centropyxis aculeata*; *B*, *C* — *C. aculeata lata*; *D* — *C. aculeata minima*; *E* — *C. aerophile*; *F* — *C. aerophila sphagnicola*; *G*, *H* — *C. delicatula*; *I* — *C. discoides*; *J* — *C. ecornis*; *K* — *C. elongate*; *L* — *C. laevigata*; *M* — *C. sylvatica*; *N* — *Chlamydomphrys* sp.; *O*, *P* — *Corythion dubium*; *Q* — *Cryptodiffugia angusta*; *R* — *C. compressa*; *S* — *C. crenulate*; *T* — *C. horrida*; *U* — *C. oviformis*; *V* — *C. psammophila*. Масштаб (мкм): *A*, *I* — 50; *B*–*H*, *J*–*M* — 10; *N*–*V* — 5.

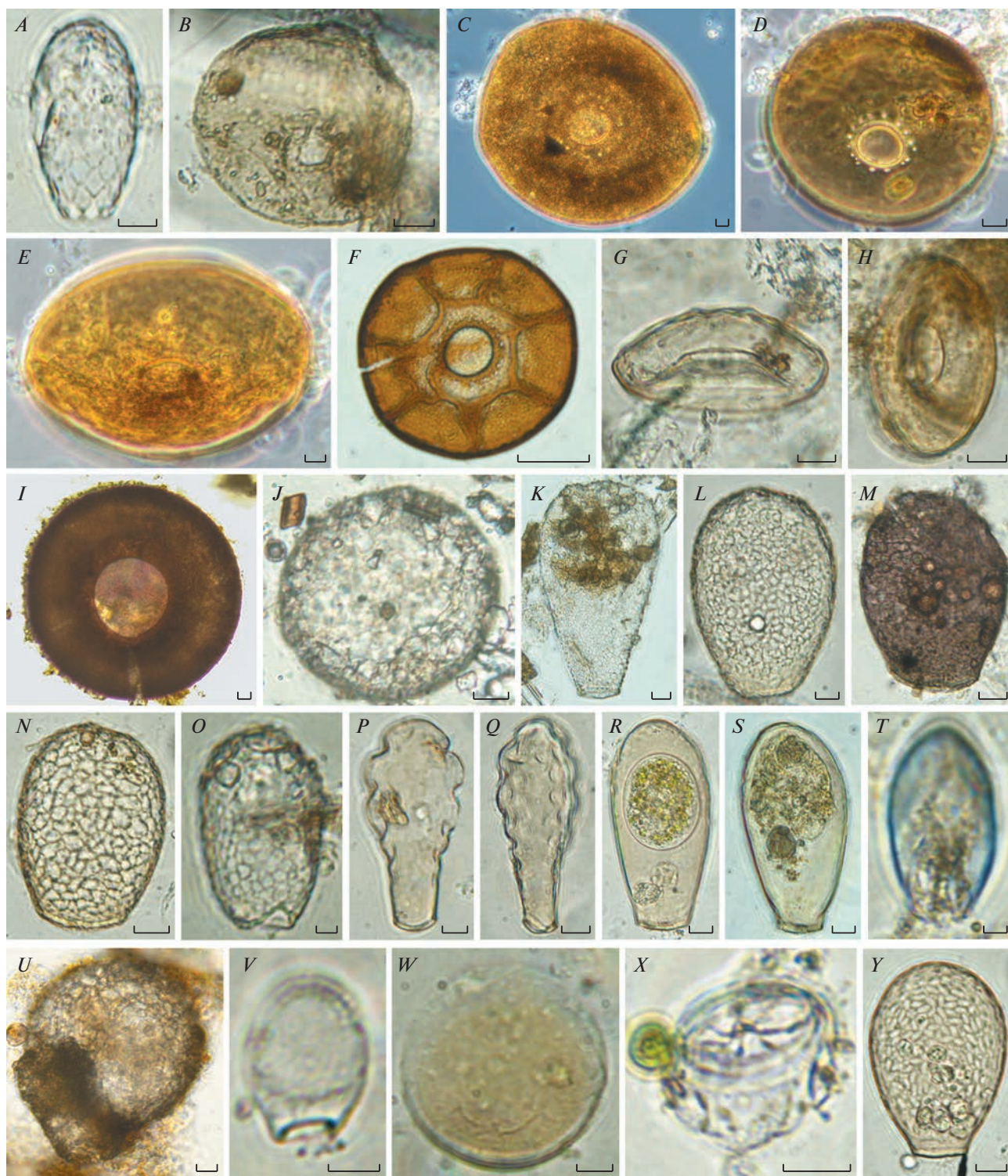


Рис. 4. Морфология исследованных тестей (световая микроскопия). *A* — *Euglypha tuberculata*; *B* — *Frenopyxis bipilata*; *C* — *Galeripora arenaria*; *D* — *G. arenaria irregularis*; *E* — *G. arenaria sphagnicola*; *F* — *G. catinus*; *G* — *G. discoides foveosa*; *H* — *G. discoides scutelliformis*; *I* — *G. naiadis*; *J* — *Geoplagiopyxis declivus*; *K* — *Gibbocarina galeata*; *L* — *Heleopera petricola*; *M* — *Heleopera rosea*; *N*, *O* — *H. sylvatica*; *P* — *Hyalosphenia elegans*; *Q* — *H. insecta*; *R* — *H. papilio*; *S* — *H. papilio stenostoma*; *T* — *Hyalosphenia platystoma*; *U* — *Lesquereusia spiralis*; *V* — *Meisterfeldia vanhoornei*; *W* — *Microchlamys patella*; *X* — *Microcorycia radiata*; *Y* — *Nebela bohémica*. Масштаб (мкм): *F* — 50; *A*–*E*, *G*–*N*, *P*–*S*, *U*, *W*–*Y* — 10; *O*, *T*, *V* — 5.

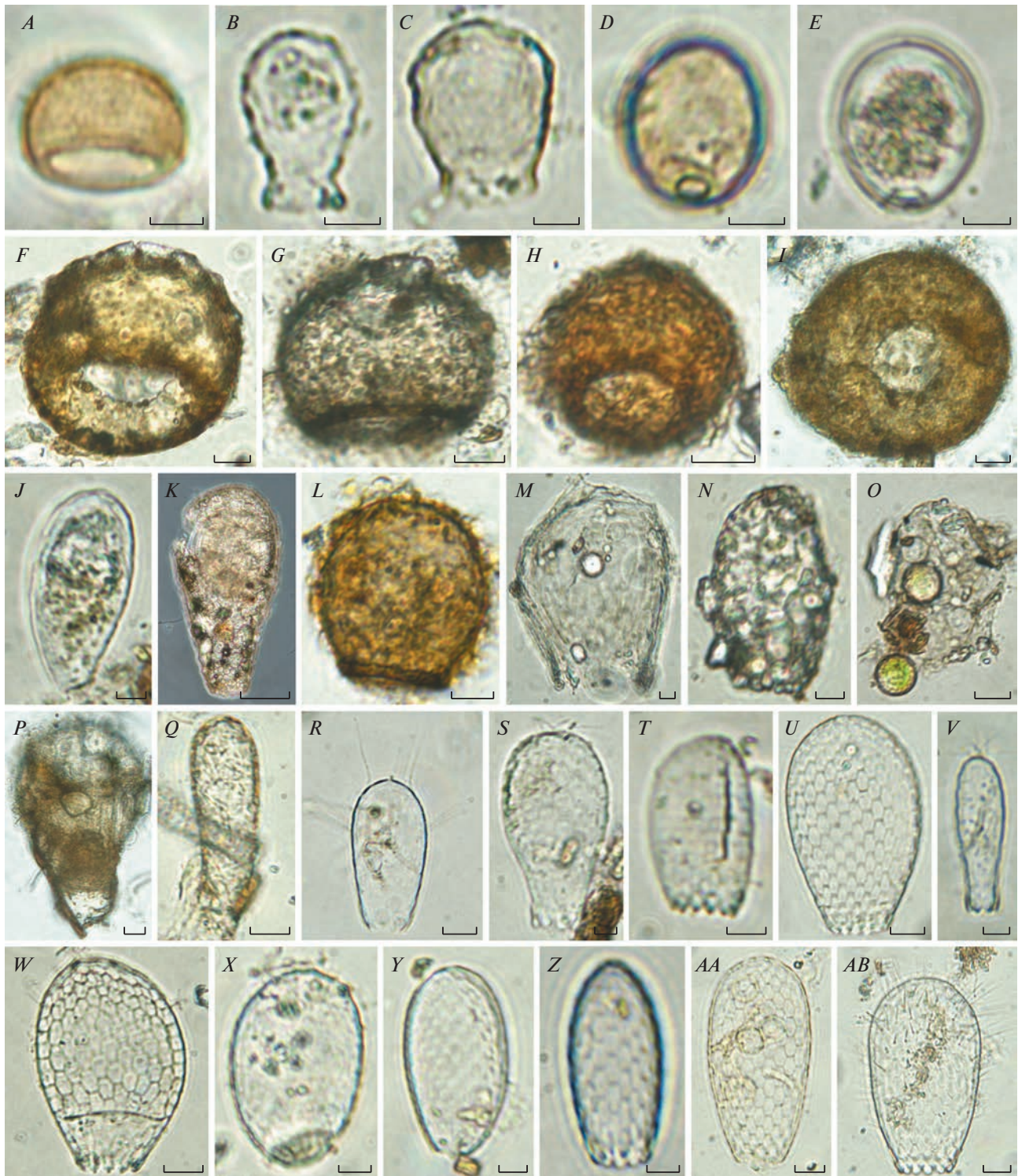


Рис. 5. Морфология исследованных тестаций (световая микроскопия). A – *Cryptodiffugia pusilla*; B – *C. sacculus*; C – *C. sacculus sakotschawi*; D, E – *C. vulgaris*; F – *Cyclopsyllus cylindrica*; G – *C. eurystoma*; H – *C. eurystoma parvula*; I – *C. kahli*; J – *Cyphoderia laevis*; K – *Diffugia bacillifera*; L – *D. geosphaira*; M – *D. humilis*; N – *D. lucida*; O – *D. pulex*; P – *D. rubescens*; Q – *D. stoutii*; R – *Euglypha acanthophora*; S – *E. bryophila*; T – *E. capsiosa*; U – *E. ciliata glabra*; V – *E. cristata*; W – *E. compressa*; X – *E. cuspidata*; Y – *E. denticulata*; Z – *E. laevis*; AA – *E. rotunda*; AB – *E. strigosa*. Масштаб (мкм): K – 50; F–I, L, O–R, U, W, AA, AB – 10; A–E, J, M, N, S, T, V, X–Z – 5.



Рис. 6. Морфология исследованных тестаций (световая микроскопия). *A* – *Nebela guttata*; *B* – *Netzelia wailiesi*; *C* – *Phryganella acropodia*; *D* – *Ph. acropodia penardy*; *E* – *Ph. microps*; *F* – *Physochila tenella*; *G* – *Placocista glabra minima*; *H* – *P. jurassica*; *I*, *J* – *Pseudodiffugia fulva*; *K* – *P. klarae*; *L* – *P. virescens*; *M* – *Pyxidicula operculate*; *N* – *Pyxidicula patens*; *O* – *Quadrullella variabilis*; *P* – *Schwabia stoutii*; *Q* – *Tracheleuglypha acolla*; *R* – *T. dentata*; *S* – *T. elongata*; *T* – *Trachelocorythion pulchellum*; *U* – *Trigonopyxis arcula*; *V* – *T. minuta*; *W* – *Trinema chardezi*; *X*, *Y* – *T. complanatum*; *Z*, *AA* – *T. enchelys*; *AB* – *T. lineare*; *AC* – *Waillesella eboracensis*. Масштаб (мкм): *A–C*, *F–H*, *O*, *U*, *V* – 10; *D*, *E*, *I–N*, *P–T*, *W–AC* – 5.

Таблица 1. Относительное обилие (%) доминирующих видов тестаей от общей численности раковинных амёб

Биотоп*	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Srip	Б
<i>Archerella flavum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	21	—	—	+	20	—
<i>Assulina muscorum</i>	—	13	—	+	+	+	+	+	22	32	15	—	+	—
<i>Centropyxis aculeata minima</i>	13	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	10
<i>Centropyxis aerophila</i>	12	—	+	+	+	+	12	+	+	+	—	+	—	—
<i>Corythion dubium</i>	—	+	+	+	—	+	+	16	+	+	+	—	—	—
<i>Cryptodiffugia oviformis</i>	+	25	12	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	10	+	+	+	+	—	+	+	—	+	—
<i>Euglypha rotunda</i>	—	—	—	+	+	+	+	+	—	15	+	—	+	—
<i>Heleopera sylvatica</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	18	—	12	—
<i>Hyalosphenia elegans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	11	—
<i>Hyalosphenia papilio</i>	—	19	—	—	—	—	—	—	+	—	—	47	11	—
<i>Hyalosphenia papilio stenostoma</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22	+	—
<i>Microchlamys patella</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22
<i>Physochila tenella</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	+	—
<i>Pseudodiffugia fulva</i>	—	—	—	—	40	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Schwabia stoutii</i>	—	—	—	—	—	—	11	+	—	—	—	—	—	—
<i>Tracheleuglypha acolla</i>	+	—	11	12	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trigonopyxis minuta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	13	+	+	—	—	—
<i>Trinema enchelys</i>	—	—	—	+	—	19	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Trinema lineare</i>	+	+	15	21	13	19	17	35	+	+	+	—	+	+

* Обозначения биотопов см. на рис. 1.

лесных подстилок и почвы вейникового березняка, кластеризовались вместе (ст. 3 и 4). Вид *Tracheleuglypha acolla* являлся здесь доминантом. Для данных биотопов было выявлено 17 общих видов, часть из которых характерна для сфагновых местообитаний (*Argyria dentistoma*, *Euglypha bryophila*, *E. cristata*, *E. tuberculata*), для лесных почвенных биотопов (*Euglypha capsiosa*), а также для почвенных и сфагновых биотопов (*E. strigosa*).

Кластер с уровнем сходства более 90% (11 общих видов) составили сообщества тестаей (ст. 5, 6, 7, 8), населяющие сухие кочки с *Sph. fimbriatum* из травяно-сфагнового ивняка, и сообщества из лесных биотопов: орлякового березняка, мертвopoкровного липняка-осинника, брусничного сосняка и зимолубково-зеленомошного сосняка. Большинство общих видов в данном кластере являются филозными тестаеями, раковинки которых состоят из кремнеземистых идиосом (*Assulina muscorum*, *Euglypha cuspidata*, *E. laevis*, *Trachelocorythion pulchellum*, *Trinema complanatum*, *T. lineare*). Статистически значимых различий в значениях среднего видового богатства в лесных биотопах не наблюдалось ($p > 0.7$).

Классификация сообществ тестаей по относительным обилиям видов (рис. 7B) показала разделение биотопов в зависимости от характера субстрата. Сообщества тестаей разделялись в следующем ряду: бентос прибрежной зоны болотного

озера; перифитон; сфагновые мхи; почвы и лесные подстилки из орлякового березняка и мертвopoкровного липняка-осинника; почвы и лесные подстилки из сосняков и вейниковые березняки переходных зон “болото—лес”.

Ординация по составу доминантов показала разделение ценозов на три группы (рис. 8). Первая включает сообщество тестаей из наименее увлажненных биотопов — лесных и переходных зон “болото—лес”. Характерными видами для данных сообществ являются *Trinema lineare*, *T. enchelys*, *Tracheleuglypha acolla*, *Euglypha laevis*, *Corythion dubium*, *Pseudodiffugia fulva*, *Cryptodiffugia oviformis*, *Schwabia stoutii*. Вторая группа включает водные сообщества перифитона и бентоса из прибрежной части болотного озера с характерными видами *Centropyxis aerophila*, *C. aculeata minima*, *Microchlamys patella*. Третью группу составили сообщества тестаей, населяющих биотопы с промежуточной увлажненностью, такие как сфагновые мхи на открытой, хорошо освещенной местности (*Archerella flavum*, *Assulina muscorum*, *Heleopera sylvatica*, *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *H. papilio stenostoma*, *Euglypha rotunda*, *Physochila tenella*, *Trigonopyxis minuta*). Виды, содержащие симбиотические зоохлореллы (*Archerella flavum*, *Hyalosphenia papilio* и *H. papilio stenostoma*), были структурообразующими только в данных биотопах.

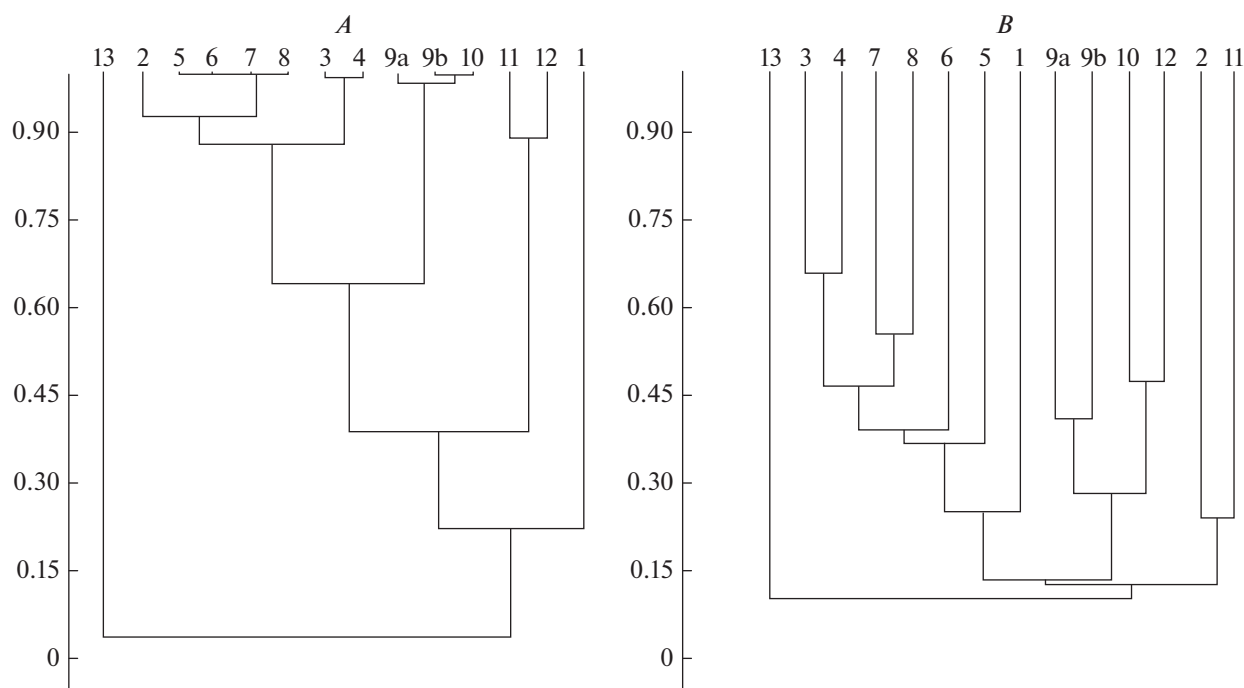


Рис. 7. Результаты классификации сообществ раковинных амёб по видовому составу на основе матрицы индексов сходства Раупа Крика (А) и по относительным обилиям на основе матрицы индексов сходства Брея-Кертиса (В). Обозначения биотопов см. на рис. 1.

Видовое богатство было максимально в сообществе тестаций перифитона (41 вид, индекс Шеннона (H) = 3.15) и минимально в сообществе *Sph. angustifolium* (11 видов, H = 1.6) (рис. 9А). Максимальное обилие раковинных амёб выявлено в сообществе бентоса (671.5 тыс. экз./г а.с.в.), минимальное обилие отмечено в сообществах, населяющих сфагновые кочки с *Sph. angustifolium* (5.2 тыс. экз./г а.с.в.) и *Sph. papillosum* (7.6 тыс. экз./г а.с.в.) (рис. 9В).

Биомасса тестаций в 1 г а.с.в. оказалась максимальной для сообщества тестаций бентоса (0.0649 г), минимальная биомасса выявлена для вейникового березняка (0.0001 г) (рис. 10). Самую высокую биомассу в 1 г а.с.в. имели гидрофильные тестации *Centropyxis discoides* (0.039 г) и *Centropyxis aculeata minima* (0.020 г), которые составили 48.5 и 25.2% от общей биомассы исследованных раковинных амёб соответственно.

Лесные, водные и сфагновые сообщества имеют разных доминантов по биомассе. Так, во всех лесных биотопах общим доминантом по биомассе был *Centropyxis aerophila*. Доля его биомассы от общей биомассы тестаций варьировала от 14.6% в мертвopoкpовном липняке-осиннике до 35.2% в вейниковом березняке. Во всех водных биотопах (перифитон, бентос) доминировал *Centropyxis discoides*, составляя 52.1–57.0% от общей биомассы всех тестаций. Для хорошо освещенных сфагновых биотопов доминантом по биомассе являлся вид *Hyalosphenia papilio* (51.2–79.7% от общей биомассы).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные нами биотопы вдоль межозерной трансекты отличались по пространственной удаленности от леса к озеру и обводненности, а также по качественному составу растительных сообществ. В разнотипных биотопах выявлено большое количество видов и родов (1/4 от всех существующих пресноводных родов) тестаций. Это может свидетельствовать о высокой эффективности метода изучения сообществ раковинных амёб с помощью трансект в целях обнаружения большего разнообразия видов в сравнении с исследованиями однотипных биотопов, и определения характера распределения данных протистов в пространстве. Учитывая закономерности изменения природных биоценозов во времени (зарастание болотных озер сплавиной, зарастание болот древесной растительностью и т.д.), результаты изучения сообществ тестаций с помощью трансект можно использовать для палеоэкологических реконструкций.

Видовой состав тестаций в исследованных биотопах трансекты зависел от степени обводненности субстрата: гидрофильные виды (15 видов) исчезали при переходе к наземным биотопам, а наибольшее число видов (41) и родов (20) при относительно низком обилии тестаций в 1 г а.с.в. выявлено для перифитона. Вероятно, это связано с наличием подходящих субстратов и питания для тестаций в данном биотопе. Шёнборн (Schönborn, 1967) в своем филогенетическом исследова-

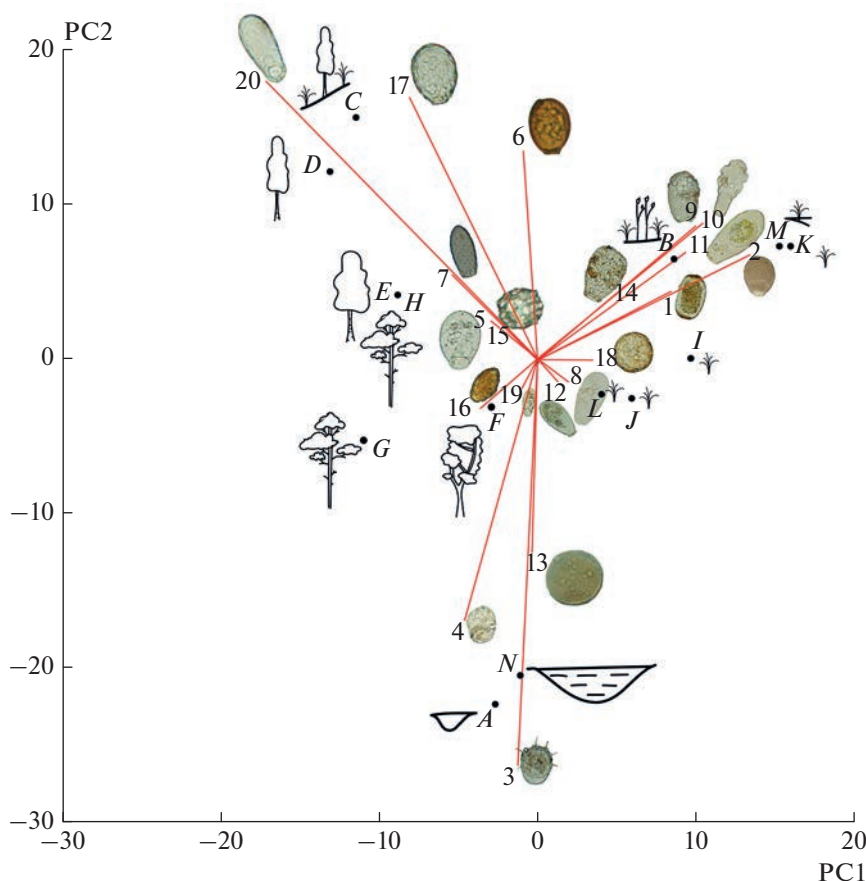


Рис. 8. Результаты ординации сообществ раковинных амёб методом главных компонент. Первая главная компонента (PC1) объясняет 24% общей дисперсии видовой структуры, вторая главная компонента (PC2) – 13%. A – перифитон из вторичного водоема в сплаvine; B – ивняк травяно-сфагновый: *Sphagnum fimbriatum*; C – березняквейниково-травяно-сфагновый: *Sph. squarrosum*; D – березняквейниковый; E – березняк орляковый; F – липняк-осинник мертвopокровный; G – сосняк брусничный; H – сосняк зимолубково-зеленомошный; I – верховое болото, кустарничково-сфагновая кочка; J – верховое болото, кустарничково-сфагновая кочка: *Sph. divinum*; K – верховое болото, осоково-кустарничково-сфагновый ковёр: *Sph. papillosum*; L – верховое болото, шейхцериево-сфагновый ковёр: *Sph. angustifolium*; M – заболоченный берег болотного озера, осоково-вахново-сфагновый ковёр: *Sph. riparium* Aongstr; N – болотное озеро, прибрежная часть: взвесь бентоса. 1 – *Archerella flavum*, 2 – *Assulina muscorum*, 3 – *Centropyxis aculeata minima*, 4 – *C. aerophila*, 5 – *Corythion dubium*, 6 – *Cryptodiffugia oviformis*, 7 – *Euglypha laevis*, 8 – *E. rotunda*, 9 – *Heleopera sylvatica*, 10 – *Hyalosphenia elegans*, 11 – *H. papilio*, 12 – *H. papilio stenostoma*, 13 – *Microchlamys patella*, 14 – *Physochila tenella*, 15 – *Pseudodiffugia fulva*, 16 – *Schwabia stoutii*, 17 – *Tracheleuglypha acolla*, 18 – *Trigonopyxis minuta*, 19 – *Trinema enchelys*, 20 – *T. lineare*.

нии определял перифитонные биотопы как “исходные структуры”, а сфагновые, почвенные и бентосные – как “иммиграционные”. Большое число родов в перифитоне и отсутствие части обнаруженных здесь видов в наземных биотопах являются подтверждением тому, что перифитон может быть источником начального расселения видов тестаей (Schönborn, 1967). С другой стороны, высокое разнообразие тестаей в перифитоне может объясняться большей гетерогенностью среды обитания и наличием в данном биотопе большего количества потенциальных экологических ниш для протистов (Tikhonenkov, 2007/2008).

Наиболее часто встречающимися видами в пределах исследуемой трансекты были *Trinema lineare* и *Euglypha laevis*, что подтверждает эврибионтность

данных видов (Булатова, 2010; Чернышов, Мазей, 2010; Mazei, Chernyshov, 2011; Bobrov, Krasilnikov, 2011 и др.). Обнаруженный нами *Conicocassis pontigulasiformis* ранее описан как вид с ограниченным географическим распространением для арктических зон Канады, Гренландии, Северной Швеции, Шпицбергена и арктических зон России. Для территории юга Западной Сибири данный вид отмечается впервые в нашем исследовании. Бейенс и Бобров (Beyens, Bobrov, 2016) относят данный вид (как *Centropyxis pontigulasiformis* Beyens, Chardez et De Bock 1986) к арктическим эндемикам и предполагают, что он пережил последнее оледенение в арктических рефугиумах. Выявление *C. pontigulasiformis* в нашем исследовании на территории юга Западной Сибири расширяет ареал

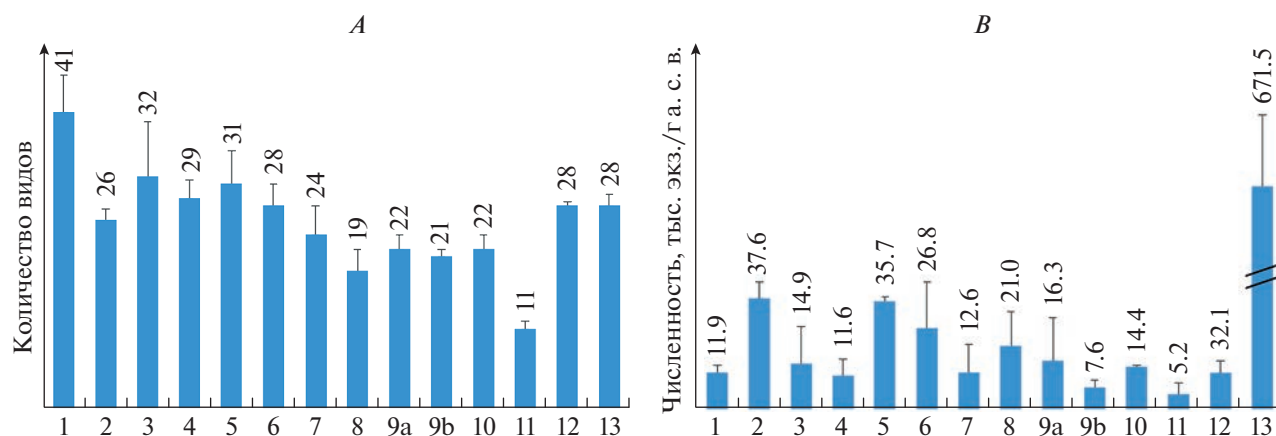


Рис. 9. Изменение видового богатства в 1 г а.с.в. (А) и обилия (тыс. клеток/г а.с.в.) (В) раковинных амёб межозерной трансекты в разнотипных водных и наземных биотопах. Обозначения биотопов см. на рис. 1. Планки погрешностей — ошибка средней. Столбец диаграммы для биотопа 13 уменьшен (символ //) в 3.5 раза для лучшей визуализации.

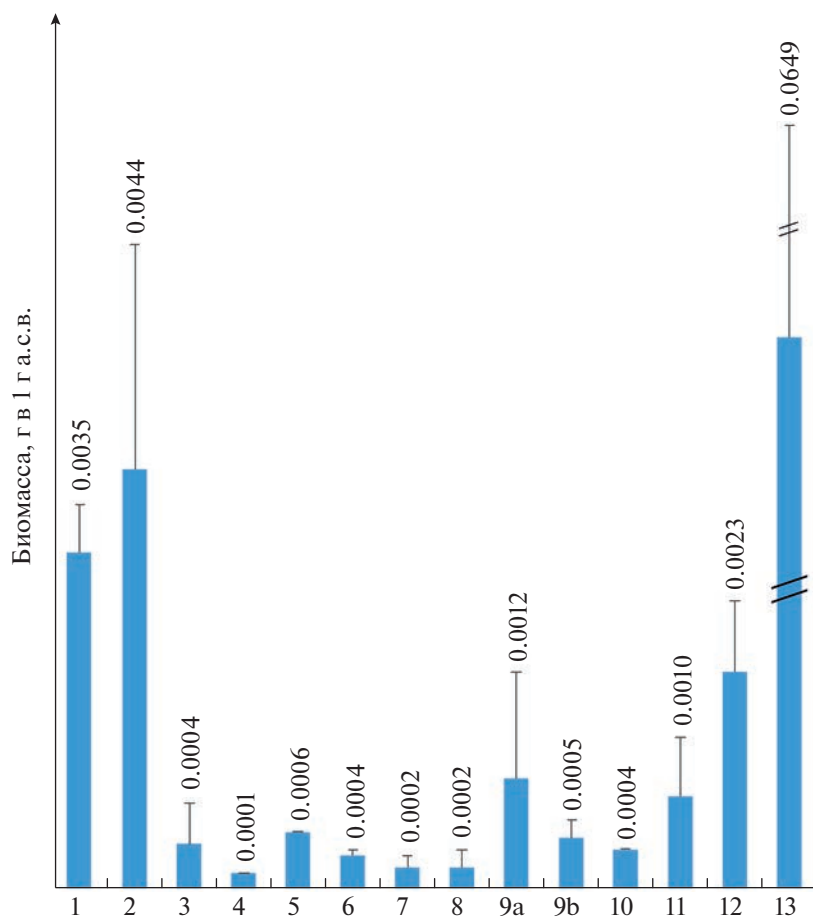


Рис. 10. Общая биомасса тестатей (в 1 г а.с.в.) сообществ разнотипных биотопов. Обозначения биотопов см. на рис. 1. Планки погрешностей — ошибка средней. Столбец 13 уменьшен (символ //) в 11.8 раз для лучшей визуализации.

обитания данного вида. Также, по неопубликованным данным Сименса (<https://arcella.nl/conicocassis-pontigulasiformis>), *C. pontigulasiformis* обнаружен

в торфяных болотах Нидерландов, Германии и Австрии. Таким образом, распространение данного вида не ограничивается арктическими био-

Приложение 1. Видовой состав и относительные обилия (%) тестостей межозерной трансекты

Биотоп	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Srip	Б
<i>Alabasta militaris</i> (Penard 1890) Duckert, Blandenier, Kosakyan et Singer 2018	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	7	0	0	0
<i>Antarcella</i> sp. Deflandre 1928	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella gibbosa</i> Penard 1890	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella dentata</i> Ehrenberg 1830	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella hemisphaerica</i> Perty 1852	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1
<i>Arcella hemisphaerica undulata</i> (Deflandre 1928) Tsyganov et Mazei 2006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Arcella hemisphaerica playfairiana</i> Deflandre 1928	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arcella jurassica</i> Olivier 1944	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella ovaliformis</i> (Chardez et Beyens 1987)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella rotundata stenostoma</i> Deflandre 1928	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Arcella vulgaris penardi</i> Deflandre 1928	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Archerella flavum</i> (Archer 1877) Loeblich et Tappan 1961	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	1	20	0
<i>Argynnia dentistoma</i> (Penard 1890)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Assulina muscorum</i> Greeff 1888	0	13	0	3	1	4	5	6	22	32	15	0	5	0
<i>Assulina seminulum</i> (Ehrenberg 1848)	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	2	0	0	0
<i>Bullinularia gracilis</i> Thomas 1959	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Bullinularia indica minor</i> (Penard 1907) Deflandrz 1953	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis aculeata lata</i> Deflandre 1929	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Centropyxis aculeata minima</i> van Oye (Ehrenberg 1838)	13	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	10
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre 1929	12	0	8	9	5	6	12	6	5	1	0	1	0	0
<i>Centropyxis aerophila sphagnicola</i> Deflandre 1929	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Centropyxis delicatula</i> Penard 1902	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis discooides</i> Penard 1902	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Centropyxis ecomis</i> (Ehrenberg 1841)	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis elongata</i> (Penard 1890) Thomas 1959	5	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis laevigata</i> Penard 1890	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg 1838) Stein 1857	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Приложение 1. Продолжение

Биотоп	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Srip	Б
<i>Centropxyxis sylvatica</i> (Deflandre 1929 var.) Bonnet et Thomas 1955	2	1	1	1	5	2	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chlamydothryx</i> sp. Cienkowski 1876	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conicocassis pontigulasiformis</i> (Beyens et al. 1986) Nasser et Anderson 2015	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Corythion dubium</i> Taranek 1871	0	4	3	3	0	5	4	16	3	2	1	0	0	0
<i>Cryptodiffugia angusta</i> (Schönborn 1965) Page 1966	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i> Penard 1902	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia crenulata</i> Playfair 1917	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6
<i>Cryptodiffugia horrida</i> Page 1966	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia oviformis</i> Penard 1902	3	25	12	0	0	5	6	5	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia psammophila</i> (Golemansky 1970) Bobrov et Mazei 2017	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia pusilla</i> Playfair 1917	0	3	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Cryptodiffugia sacculus</i> Penard 1902	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Cryptodiffugia sacculus sakotschawi</i> Tarnogradsky 1959	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7
<i>Cyclopyxis cylindrica</i> Kufferath 1932	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre 1929	1	0	2	0	0	0	3	0	0	2	0	6	1	0
<i>Cyclopyxis eurystoma parvula</i> Bonnet et Thomas 1960	0	0	1	0	1	4	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cyclopyxis kahli</i> (Deflandre 1929)	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cyphoderia laevis</i> Penard 1902	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Diffugia bacillifera</i> Penard 1890	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Diffugia geosphaira</i> Ogden 1991	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Diffugia humilis</i> Chardez 1991	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Diffugia lucida</i> Penard 1890	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diffugia stoutii</i> Ogden 1983	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diffugia pulex</i> Penard 1890	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diffugia rubescens</i> Penard 1891	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euglypha acanthophora</i> (Ehrenberg 1841)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Euglypha bryophila</i> Brown 1911	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Euglypha capsiosa</i> Coûteaux 1978	0	0	3	3	1	2	3	1	0	0	2	0	0	0

Приложение 1. Продолжение

Биотоп	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Srip	Б
<i>Euglypha compressa</i> Carter 1864	0	0	0	0	0	1	0	0	0	9	3	0	3	0
<i>Euglypha ciliata glabra</i> Wailes 1915	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Euglypha cristata</i> Leidy 1874	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Euglypha cuspidata</i> Bonnet 1959	0	1	0	0	2	1	4	6	6	0	0	0	0	0
<i>Euglypha denticulata</i> Brown 1912	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euglypha laevis</i> (Ehrenberg 1845)	2	1	8	10	6	9	7	4	0	2	1	0	3	0
<i>Euglypha rotunda</i> (Ehrenberg 1845) Wailes 1915	0	0	0	4	2	2	1	3	0	15	4	0	3	0
<i>Euglypha strigosa</i> (Ehrenberg 1848) Leidy 1878	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Euglypha tuberculata</i> Dujardin 1841	5	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Frenopyxis bipilata</i> (Baković et al. 2019)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora arenaria</i> (Greeff 1866) González-Miguéns et al. 2021	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora arenaria irregularis</i> Greeff 1866	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora arenaria sphagnicola</i> (Deflandre 1928) González-Miguéns et al. 2021	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora catinus</i> (Penard 1890) González-Miguéns et al. 2021	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Galeripora discoides foveosa</i> Playfair 1918	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0
<i>Galeripora discoides scutelliformis</i> Playfair 1918	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Galeripora naiadis</i> González-Miguéns et al. 2021	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geoplagiopyxis declivus</i> Chardez 1960	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gibbocarina galeata</i> (Penard 1890) Kosakyan et al. 2016	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heleopera petricola</i> Leidy 1879	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Heleopera rosea</i> Penard 1890	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heleopera sylvatica</i> Penard 1890	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	18	0	12	0
<i>Hyalosphenia elegans</i> Leidy 1874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	11	0
<i>Hyalosphenia insecta</i> Harmisch 1938	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
<i>Hyalosphenia papilio</i> Leidy 1874	0	19	0	0	0	0	0	0	3	0	0	47	11	0
<i>Hyalosphenia papilio stenostoma</i> Deflandre 1931	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	1	0
<i>Hyalosphenia platystoma</i> West 1903	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lesquereusia spiralis</i> (Ehrenberg 1840)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Приложение 1. Окончание

Биотоп	П	Sfim	Ssq	BB	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Srip	Б
<i>Meisterfeldia vanhoornei</i> (Beyens et Chardez 1986) Bobrov 2016	0	0	0	0	0	0	0	0	7	5	3	0	0	9
<i>Microchlamys patella</i> (Claparède et Lachmann 1859) Cockerell 1911	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
<i>Microcorycia radiata</i> (Brown 1912) Hopkinson 1919	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nebela bohémica</i> (Archer 1867) Leidy 1897	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Nebela guttata</i> Kosakyan et Lara 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0
<i>Netzelia wailesi</i> (Ogden 1980) Meisterfeld 1984	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertwig et Lesser 1874) Hopkinson 1909	0	0	0	5	3	2	3	2	0	0	1	6	2	4
<i>Phryganella acropodia penardi</i> Decloitre 1955	0	0	0	0	1	0	3	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phryganella microps</i> Valkanov 1963	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>Physochila tenella</i> Penard 1893	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	9	0
<i>Placocista glabra minima</i> Penard 1905	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Placocista jurassica</i> Penard 1905	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pseudodiffugia fulva</i> Archer 1870	0	0	0	0	40	6	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudodiffugia klarae</i> Kiss et Török 2009	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudodiffugia virescens</i> Penard 1904	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pyxidicula operculata</i> (Agardh 1827) Ehrenberg 1838	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Pyxidicula patens</i> Claparède et Lachman 1858	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Quadrulella variabilis</i> Kosakyan et al. 2016	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schwabia stoutii</i> (Ogden 1983)	0	0	0	0	0	0	11	4	0	0	0	0	0	0
<i>Tracheleuglypha acolla</i> Bonnet et Thomas 1955	2	0	11	12	2	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tracheleuglypha dentata</i> (Vejdovsky 1882) Deflandre 1928	6	2	6	6	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trachelocorythion pulchellum</i> (Penard 1890)	1	2	4	4	2	4	0	1	3	0	0	0	1	0
<i>Trigonopyxis arcuata</i> Penard 1912	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Trigonopyxis minuta</i> Schönborn et Peschke 1988	0	0	0	0	0	0	0	0	13	7	1	0	0	0
<i>Trinema chardezi</i> Decloitre 1981	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trinema complanatum</i> Penard 1890	1	1	0	2	6	3	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Trinema enchelys</i> (Ehrenberg 1838)	0	0	0	3	0	19	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trinema lineare</i> Penard 1890	4	4	15	21	13	19	17	35	1	7	5	0	2	8
<i>Wailesella eboracensis</i> (Wailes et Penard 1911)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Обилие (экз./г а.с.в.)	11886	37636	14903	11635	35732	26805	12570	20987	16282	7635	14434	5171	32139	671500
Число таксонов	41	26	32	29	31	28	24	19	22	21	22	11	28	28
Shannon_H	3.271	2.515	2.908	2.753	2.369	2.755	2.794	2.267	2.413	2.37	2.439	1.572	2.605	2.789

топами, что не позволяет считать его арктическим эндемиком.

Наибольшие значения плотности видов и, соответственно, биомассы в 1 г а.с.в. тестацией выявлены в бентосе прибрежной части болотного озера, и связаны, по всей видимости, с накопительным эффектом в данном биотопе, где происходит аккумуляция питательных веществ и микроорганизмов. Следует отметить, что приведенные нами значения биомассы относились как к мертвым, так и к живым, трофически-активным тестациям. Для бентоса, перифитона, почв, растительных подстилок сроки разложения раковинок тестацией составляют от одной-двух недель (в течение этого срока в экспериментальных условиях разрушается 40–90% раковинок (Lousier, Parkinson, 1981)), до трех месяцев (Schönborn, 1975). Разложение раковинок тестацией в данных средах зависит также от вида: быстрее всего разлагаются раковинки, содержащие прикрепленные минеральные элементы, характерные для бентосных раковинных амёб. Кроме того, более высокая влажность стимулирует разрушение большего количества раковинок (Lousier, Parkinson, 1981). Возраст раковинок бентосных сообществ на момент сбора проб (начало июля) вероятно варьировал от 1 недели до двух-трех месяцев.

В целом, видовая структура сообществ раковинных амёб существенно зависит от типа биотопа. Встречаемость и обилие раковинных амёб определялись характером субстрата и составом растительности в точке отбора (перифитон, сфагновые мхи, лесная подстилка (березняки, сосняки), донные осадки). По видовому составу все типы сообществ тестацией объединяются в две группы, из водных и из наземных биотопов. При переходе в наземные условия исчезает большинство гидрофильных видов: *Antarcella pseudarcella*, *Arcella gibbosa*, *A. dentata*, *Centropyxis discoides*, *C. ecorinis*, *Euglypha acanthophora*, *Galeripora arenaria irregularis*, *G. naiadis*, *Gibbocarina galeata*, *Lesquereusia spiralis*, *Hyalosphenia platystoma*, *Microchlamys patella*, *Pxydicula patens*, *Cyphoderia laevis*, *Conicocassiss pontigulasiformis*.

Исследованный липняк-осинник мертвопокровный имел характерные признаки произошедшего ранее пожара. Количество видов и обилие тестацией в 1 г а.с.в. в данном биотопе характеризовались средними значениями среди всех биотопов трансекты, не тронутых пожаром, что может указывать на низкую интенсивность и непродолжительность пожара. При этом из всех лесных биотопов здесь обнаружено наибольшее число видов тестацией рода *Trinema* (4 вида). Также для данного биотопа были характерны наибольшие значения среднего обилия эврибионтных видов: *Euglypha laevis* (2370 экз./г а.с.в.) среди всех исследованных биотопов, *Trinema enchelys* (4970 экз./г а.с.в.) среди всех наземных биотопов трансекты и наибольшее среднее обилие *Heleopera sylvatica* (535 экз./г а.с.в.) среди всех лесных место-

обитаний. Все вышеперечисленное может указывать на интенсивные восстановительные процессы в сообществе раковинных амёб после пожара (Marcisz et al., 2019). Полученные данные совпадают с результатами исследований тестацией в местообитаниях, затронутых действием пожаров (Wanner, Xylander, 2003; Курьина, Климова, 2016; Marcisz et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованных разнотипных биотопах междоузерной трансекты обнаружено высокое разнообразие раковинных амёб на уровне рода, составляющее более четверти описанных на настоящий момент пресноводных родов тестацией. Арктический вид *Conicocassiss pontigulasiformis* впервые зафиксирован для юга Западной Сибири. Половина найденных родов из разнотипных биотопов и наибольшее число видов выявлены в перифитоне, что может свидетельствовать о высокой гетерогенности среды и наличии большего количества экологических ниш для тестацией. Состав сообществ раковинных амёб в разнотипных биотопах зависел от степени обводненности, характера субстрата и растительности. Закономерности сукцессионных изменений заболоченных экосистем и особенности распределения видов в разнотипных биотопах свидетельствуют о том, что сообщества тестацией являются удобными индикаторными объектами для палеоэкологических реконструкций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Ю.А. Мазею (МГУ, ИПЭЭ РАН) за помощь в планировании исследований и подготовке рукописи. Благодарим А.С. Бородину (ИБВВ РАН) за помощь в полевых работах.

Работа выполнена при поддержке Правительства Тюменской области в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2), проекта РНФ № 19-14-00102П (валидация таксономической идентификации и интегральных характеристик сообществ) и в рамках государственных заданий (№ 0122121051100102-2 и 121051100099-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булатова У.А., 2010. Фауна и экология раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) сосновых лесов Томской и Кемеровской областей // Вестник Томского государственного университета. Биология. Т. 2. Вып. 10. С. 58–67.
- Земцов А.А., Мезенцев А.В., Инишева Л.И., 1998. Болота Западной Сибири: их роль в биосфере. Томск: Издательство Томского ЦНТИ. 52 с.
- Курьина И.В., Климова Н.В., 2016. Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири) // Вестник

- Томского государственного университета. Биология. Вып. 3. № 3.35. С. 161–181.
- Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Чернышов В.А., 2009. Структура сообщества раковинных амёб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в Чибирлейском моховом болоте (среднее Поволжье) // Известия Самарского научного центра РАН. 11. № 1. С. 72–77.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., 2006. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 300 с.
- Рахлеева А.А., Корганова А.А., 2005. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоологический журнал. Т. 84. № 12. С. 1427–1436.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А., 2017. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та. 207 с.
- Чернышов В.А., Мазей Ю.А., 2010. Сообщества почвообитающих раковинных амёб в биогеоценозах подтаежной зоны Западной Сибири и их изменения вдоль ландшафтных катен // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. № 21. С. 66–73.
- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukeš J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki F., et al., 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. V. 66. № 1. P. 4–119.
- Amesbury M.J., Booth R.K., Roland T.P., Bunbury J., Clifford M.J., Charman D.J., et al., 2018. Towards a Holarctic synthesis of peatland testate amoeba ecology: Development of a new continental-scale palaeohydrological transfer function for North America and comparison to European data // Quaternary Science Reviews. V. 201. P. 483–500.
- Beyens L., Bobrov A., 2016. Evidence supporting the concept of a regionalized distribution of testate amoebae in the Arctic // Acta Protozoologica. V. 55. № 4. P. 197–209.
- Beyens L., Chardez D., De Landsheer R., De Baere D., 1986. Testate amoebae communities from aquatic habitats in the Arctic // Polar Biology. V. 6. № 4. P. 197–205.
- Bobrov A., Wetterich S., 2012. Testate amoebae of arctic tundra landscapes // Protistology. V. 7. № 1. P. 51–58.
- Bobrov A.A., Krasilnikov P.A., 2011. Testate amoebas of pine forests in Mexico // Biology Bulletin. V. 38. № 4. P. 400–405.
- Charman D.J., 2001. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae // Quaternary Science Reviews. V. 20. № 16. P. 1753–1764.
- Charman D.J., Blundell A., ACCROTELM members, 2007. A new European testate amoebae transfer function for palaeohydrological reconstruction on ombrotrophic peatlands // Journal of Quaternary Science. V. 22. № 3. P. 209–221.
- Diaconu A.C., Grindean R., Panait A., Tanțău I., 2016. Late Holocene palaeohydrological changes in a Sphagnum peat bog from NW Romania based on testate amoebae // Studia UBB Geologia. V. 60. № 1. P. 21–28.
- Fenchel T., 2005. Respiration in aquatic protists // Respiration in aquatic ecosystems. del Giorgio P.A., William P. (Eds). Oxford, UK: Oxford University Press P. 47–56.
- Ghosh A., Filipsson H.L., 2017. Applications of Foraminifera, Testate Amoebae and Tintinnids in Estuarine Palaeoecology // Applications of Paleoenvironmental Techniques in Estuarine Studies. Dordrecht: Springer. P. 313–337.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia electronica. V. 4. № 1. P. 9.
- Kosakyan A., Goma F., Lara E., Lahr D.J.G., 2016. Current and future perspectives on the systematics, taxonomy and nomenclature of testate amoebae // European Journal of Protistology. V. 55. P. 105–117.
- Krashevskaya V., Bonkowski M., Maraun M., Ruess L., Kandler E., Scheu S., 2008. Microorganisms as driving factors for the community structure of testate amoebae along an altitudinal transect in tropical mountain rain forests // Soil Biology and Biochemistry. V. 40. № 9. P. 2427–2433.
- Kurina I.V., Golovatskaya E.A., 2018. Testate Amoebae Assemblages (Rhizopoda and Testacea) in the Peat Deposits of the Floodplain Terrace Swamp (the South of Forested Zone of Western Siberia) // Biology Bulletin. V. 45. № 1. P. 91–99.
- Levinson H., Turner J.T., Nielsen T.G., Hansen B.W., 2000. On the trophic coupling between protists and copepods in arctic marine ecosystems // Marine Ecology Progress Series. V. 204. P. 65–77.
- Lousier J. D., Parkinson D., 1981. Evaluation of a membrane filter technique to count soil and litter testacea // Soil Biology and Biochemistry. V. 13. № 3. P. 209–213.
- Malysheva E.A., Mazei Yu.A., Yermokhin M.V., 2013. Testate amoebae community pattern in different types of boundary structures at the water-land contact zone // Biology Bulletin. V. 40. № 10. P. 823–831.
- Marcisz K., Lamentowicz M., Gałka M., Colombaroli D., Adolf C., Tinner W., 2019. Responses of vegetation and testate amoeba trait composition to fire disturbances in and around a bog in central European lowlands (northern Poland) // Quaternary science reviews. V. 208. P. 129–139.
- Mazei Y.A., Chernyshov V.A., 2011. Testate amoebae communities in the southern tundra and forest-tundra of Western Siberia // Biology Bulletin. V. 38. № 8. P. 789–796.
- Mazei Yu.A., Embulaeva E.A., 2009. Change in soil testate amoebae communities along the forest-steppe gradient in the Middle Volga // Arid ecosystems. V. 15. № 37. P. 13–23.
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A., 2007. Structure of a community of testate amoebae in a Sphagnum dominated bog in upper Sura Flow (Middle Volga Territory) // Biology Bulletin. V. 34. № 4. P. 382–394.
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A., 2009. Community structure of testate amoebae in waterlogged biotopes in the southern taiga of European Russia // Uspekhi sovremennoi biologii. V. 129. № 2. P. 212–222.
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Chernyshov V.A., Ivanovsky A.A., Payne R.J., 2018. First records of testate amoebae from the Novaya Zemlya archipelago (Russian Arctic) // Polar Biology. V. 41. № 6. P. 1133–1142.
- Mieczan T., Tarkowska-Kukuryk M., 2013. Diurnal dynamics of the microbial loop in peatlands: structure, function and relationship to environmental parameters // Hydrobiologia. V. 717. № 1. P. 189–201.
- Mitchell E.A.D., Gilbert D., Buttler A., Amblard C., Grosvernier P., Gobat J.M., 2003. Structure of microbial communities in Sphagnum peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment // Microbial Ecology. V. 46. № 2. P. 187–199.
- Nasser N.A., Patterson R.T., 2015. Conicocassis, a new genus of Arcellinina (testate lobose amoebae) // Palaeontologia Electronica. V. 18. № 46A. P. 1–11.

- Parish F., Sirin A., Charman D., Joosten H., Minaeva T., Silvius M., 2008. Assessment of peatlands, biodiversity and climate change: Main Report. Global Environment Centre, Kuala Lumpur, Malaysia, and Wetlands International, Wageningen. The Netherlands.
- Schönborn W., 1967. Taxozönitök der beschaltten süßwasser-rhizopoden: eine raumstrukturanalytische untersuchung über lebensraumerweiterung und evolution bei der mikrofauna // *Limnologia*. V. 5. № 2. P. 159–207.
- Schönborn W., 1975. Ermittlung der Jahresproduktion von Boden-Protozoen. I. Euglyphidae (Rhizopoda, Testacea) // *Pedobiologia*. V. 15. P. 415–424.
- Siemensma F.J., 2022. Microworld, world of amoeboid organisms. World-wide electronic publication, Kortenhoef, the Netherlands [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://arcella.nl/> Дата обновления: 31.05.2022.
- Sim T.G., Swindles G.T., Morris P.J., Baird A.J., Charman D.J., Amesbury M.J., et al., 2021. Ecology of peatland testate amoebae in Svalbard and the development of transfer functions for reconstructing past water-table depth and pH // *Ecological Indicators*. V. 131. P. 108122.
- Sirin A., Minayeva T., Yurkovskaya T., Kuznetsov O., Smagin V., Fedotov Yu., 2017. Russian Federation (European Part) // Mires and peatlands of Europe: Status, distribution and conservation. Joosten H., Tanneberger F., Moen A. (eds). Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers. P. 589–616.
- Strassert J.F.H., Jamy M., Mylnikov A.P., Tikhonenkov D.V., Burki F., 2019. New phylogenomic analysis of the enigmatic phylum Telonemia further resolves the eukaryote tree of life // *Molecular Biology and Evolution*. V. 36. P. 757–765.
- Tikhonenkov D.V., 2007/8. Species diversity of heterotrophic flagellates in Rdeisky reserve wetlands // *Protistology*. V. 5. № 2/3. P. 213–230.
- Todorov M., 2009. Morphology and Biometry of *Nebela tenella* Penard, 1893 (Amoebozoa: Arcellinida) // *Acta Protozoologica*. V. 48. № 2. P. 143–151.
- Todorov M., Bankov N., 2019. An atlas of sphagnum-dwelling testate amoebae in Bulgaria. Sofia: Pensoft Publishers. 286 p.
- Tran H.Q., Tran V.T.H., Tikhonenkov D.V., 2021. Freshwater testate amoebae from waterbodies of North Vietnam with the finding of indicator species // *Limnology*. V. 22. № 1. P. 151–160.
- Vagué D., Guixa-Boixereu N., Gasol J.M., Pedrós-Alió C., 2002. Distribution of microbial biomass and importance of protists in regulating prokaryotic assemblages in three areas close to the Antarctic Peninsula in spring and summer 1995/96 // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 49. № 4–5. P. 847–867.
- Wanner M., Xylander W.E.R., 2003. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany // *Ecological Engineering*. V. 20. № 2. P. 113–119.

CHANGES IN TESTATE AMOEBA ASSEMBLAGES IN A SERIES OF DIFFERENT-TYPE AQUATIC AND TERRESTRIAL HABITATS OF WETLAND AND FOREST ECOSYSTEMS

O. N. Zagumyonnaya^{1, 2, *}, D. A. Philippov^{1, 2}, D. G. Zagumyonnyi^{1, 2},
A. A. Komarov³, A. N. Tsyganov^{4, 5}, D. V. Tikhonenkov^{1, 2}

¹Papanin Institute for the Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

²University of Tyumen, AquaBioSafe Laboratory, Tyumen, 625003 Russia

³Penza State University, V.G. Belinsky Institute of Teachers' Education, Faculty of Physics, Mathematics and Natural Sciences, Penza, 440026 Russia

⁴Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, 119234 Russia

⁵Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Laboratory of Soil Zoology and General Entomology, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: zagumelga@gmail.com

Patterns of changes in the species richness, abundance, community structure, and biomass of testate amoebae were studied in a series of different-type aquatic and terrestrial habitats along an interlake transect in the Tyumen Region. Altogether, 112 species and forms of testate amoebae, including subspecies, were identified. Micrographs of all species detected are given. The species *Conicocassis pontiguasiformis* (Beyens et al., 1986) Nasser and Anderson, 2015, previously described as an arctic endemic, was found in the south of Western Siberia for the first time. The species richness of testate amoeba assemblages is maximal in the periphyton. The highest values of species numbers and biomass were detected in the bottom detritus of the coastal part of a swamp lake. Testate amoeba assemblages in various habitats along the transect are divided into aquatic and terrestrial, according to the results of cluster and principal component analyses. The species composition of testate amoeba assemblages depended on substrate wetness, as well as the type of vegetation. The dominants in relative biomass were identified for aquatic, forest, and well-lit *Sphagnum* habitats.

Keywords: protists, sphagnobionts, sphagnum mosses, biomass, microscopy, Western Siberia