УДК 593.16(470.4)

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ БИОТОПАХ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Д.В. Тихоненков ¹, Ю.А. Мазей ²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок ² Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37

Поступила в редакцию 07.03.07 г.

Видовой состав и распределение гетеротрофных жгутиконосцев в заболоченных биотопах Среднего Поволжья. – Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А. – Исследованы биоразнообразие и распределение гетеротрофных флагеллят в заболоченных экосистемах бассейна р. Суры. Выявлено 63 вида с доминированием церкомонад, эвгленид, хоанофлагеллят, кинетопластид. Наиболее часто отмечались Spumella sp., Paraphysomonas vestita, Bodo saltans, Spongomonas uvella, Bodo designis, Goniomonas truncata, Heteromita minima. Во всех рассмотренных масштабах сообщества гетеротрофных жгутиконосцев являются бета-доминантными. Различия видового состава сообществ гетеротрофных флагеллят, формирующиеся в разных типах заболоченных экосистем, обусловлены редкими видами. Виды с высокой встречаемостью одинаково часто отмечаются во всех типах заболоченных экосистем.

Ключевые слова: гетеротрофные жгутиконосцы, заболоченные биотопы, Пензенская область.

Species composition and distribution of heterotrophic flagellates in the Middle-Volga wetlands. – Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A. – The heterotrophic flagellate biodiversity and species distribution in boggy ecosystems of the Sura river basin were investigated. 63 species and forms have been identified. The species diversity of cercomonads, euglenids, choanoflagellates, and kinetoplastids is highest. Spumella sp., Paraphysomonas vestita, Bodo saltans, Spongomonas uvella, Bodo designis, Goniomonas truncata, and Heteromita minima are most common species. The heterotrophic flagellate communities were beta-dominant on all the studied scales. Differences in the species structure of heterotrophic flagellates communities, formed in boggy ecosystems of different types, are due to rare species. The species with a high occurrence are equally often observed in all the types of boggy ecosystems.

Key words: heterotrophic flagellate, wetland, Penza region.

ВВЕЛЕНИЕ

К настоящему времени многие вопросы структуры и функционирования болотных экосистем остаются нерешенными. Во многом это связано с недостатком знаний о структуре сообществ гидробионтов (особенно простейших организмов) в заболоченных биотопах. Вместе с тем известно, что микробный компонент экосистем сфагновых болот составляет около 50% общего метаболизма системы (Gilbert et al., 1998). Гетеротрофные жгутиконосцы образуют полифилетическую группу протистов, включающую в себя всех одноклеточных свободноживущих организмов, использующих жгутики для движения и гетеротрофного питания. Они являются обязательной составной частью микробиоценозов во всех типах водных эко-

систем, где вносят значительный вклад в потоки вещества и энергии (Arndt et al., 2000). Однако биоразнообразие и структура сообществ гетеротрофных жгутиконосцев водоемов бассейна р. Суры в настоящий момент изучены крайне слабо (Тихоненков, Мазей, 2005 б). В связи с этим целью работы послужило изучение биоразнообразия и распределения гетеротрофных флагеллят в заболоченных биотопах Среднего Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в июне 2004 г. в восьми различных заболоченных экосистемах бассейна р. Суры на территории Пензенской области. Рассматриваемые экосистемы приурочены к водоразделам и надпойменным террасам, сложенным песками. В этих условиях в результате деятельности ветра формировались котловины выдувания и протекали суффозионные процессы – вымывание легких материнских пород грунтовыми водами, способствующие проседанию грунтов и образованию озер. Все моховые болота Пензенской области своим происхождением связаны с зарастанием таких озерных водоемов (Доктуровский, 1925; Спрыгин, 1986). В настоящее время моховых болот, не затронутых активностью человека, в Пензенской области практически не осталось. Большинство из них в той или иной степени изменены в результате антропогенной деятельности (Чистякова, Куликовский, 2004; Стойко, Мазей, 2005; Иванов, Чистякова, 2005; Иванов и др., 2006).

В ходе нашего исследования было изучено население гетеротрофных жгутиконосцев в разных типах экосистем. Во-первых, в верховых болотах, частично нарушенных торфоразработками, но сохранивших свойственное им разнообразие (болота Качимское «bog1», Верхозимское «bog2», Чибирлейское «bog3» и Безымянное «bog4»). Во-вторых, в озерах, зарастающих моховыми сплавинами (озеро Светлое «lake(n)»). В-третьих, в торфяниках, полностью утративших свой облик и трансформировавшихся в озера (озера Моховое / Мертвое «lake(d)1», Гусиное «lake(d)2», Рица «lake(d)3»). Более подробная характеристика исследованных биотопов приводится в других наших работах (Стойко и др., 2006; Цыганов, Мазей, 2007). В каждой экосистеме было изучено по шесть типичных местообитаний.

Пробы детрита с водой объемом 5 см³ помещали в чашки Петри. В каждую чашку добавляли 1 мл суспензии бактерий *Pseudomonas fluorescens* Migula, 1895. Для уменьшения количества фотосинтезирующих видов и ускорения развития гетеротрофных организмов чашки Петри с пробами выдерживали в термостате при температуре 25°C в темноте. Пробы просматривали на 3-, 6- и 9-й дни развития жгутиконосцев в этих чашках Петри (Vørs, 1992).

Для наблюдений использовали микроскопы БИОЛАМ-И (Россия) с фазовоконтрастной установкой КФ-5 в проходящем свете и объективами водяной иммерсии; REICHERT (Австрия) с интерференционно-контрастной насадкой и объективами масляной иммерсии. Микроскопы были оборудованы аналоговой видеокамерой AVT HORN MC-1009/S. Для более четкой идентификации обнаруженных жгутиконосцев проводили запись видеофильма с использованием видеомагнитофона Panasonic NV-HS 850 в режимах VHS и S-VHS с последующей оцифровкой изображений и сохранением фрагментов видеофильма в виде файлов формата AVI.

Виды, имеющие чешуйки, исследовали с применением трансмиссионного микроскопа JEM – 100С. Подготовку препаратов проводили в соответствии с методикой Меструпа и Томсена (Moestrup, Thomsen, 1980).

Для оценки видового разнообразия сообщества рассчитывали общее число обнаруженных видов, а также степень насыщения сообщества видами путем построения кумулятивных кривых («кривых сборщика»). Для выявления общих тенденций распределения гетеротрофных флагеллят проводили ординацию локальных сообществ методом анализа соответствия. Все расчеты велись при помощи пакетов программ PAST 1.18 и PRIMER 5.2.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав. В исследованных биотопах обнаружено 63 вида гетеротрофных жгутиконосцев, 3 вида голых амеб, 2 вида солнечников (таблица). Наиболее обычные виды, встреченные более чем в 30% проб, — Spumella sp. (найден в 75.8% проб), Paraphysomonas vestita (56.0%), Bodo saltans (47.0%), Spongomonas uvella (46.8%), Bodo designis (42.8%), Goniomonas truncata (38.3%), Heteromita minima (38.3%). По числу видов доминируют группы Сегсоmonadida (14 видов), Euglenida (12), Choanomonada (10), Kinetoplastea (8). Те же самые группы гетеротрофных жгутиконосцев (за исключением хоанофлагеллят) доминируют в заболоченных биотопах Ярославской и Новгородской областей, Карелии (Тихоненков, Мазей, 2005 а). Церкомонады и эвглениды — ползающие формы, являются типичными обитателями бентоса (Топд et al., 1997; Schroeckh et al., 2003). Кинетопластиды отмечаются повсеместно в разнотипных водоемах (Patterson, Simpson, 1996).

Видовой состав и встречаемость (%) гетеротрофных жгутиконосцев в исследованных биотопах

в исследованных опотопах									
Биотоп									
Вид	Оз. Моховое/ Мертвое	Оз. Гусиное	Оз. Рица	Оз. Светлое	Качимское болото	Верхозимское болото	Чибирлейское болото	Безымянное болото	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
AMOEBOZOA (Lühe 1913) emend. Cavalier-Smith 1998									
Cochliopodium sp.	16.7	0.0	0.0	16.7	16.7	0.0	33.3	0.0	
Mastigamoeba sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	
Spongomonas uvella Stein, 1878	83.3	25.0	42.9	50.0	66.7	50.0	16.7	33.3	
Vanella sp.	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
OPISTOCONTA Cavalier-Smith, 1987,									
emend. Cavalier-Smith and Chao, 1995, emend. Adl et al., 2005									
Codonosiga botrytis Kent, 1880	0.0	27.5	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Monosiga ovata Kent, 1880	33.3	0.0	15.7	16.7	0.0	33.3	16.7	33.3	
Nuclearia sp.	16.7	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Pompholyxophrys sp.	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
Salpingoeca balatonis Lemmerman, 1910	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	
S. gracilis Clark, 1868	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	

Д.В. Тихоненков, Ю.А. Мазей

	Продолжение таблицы								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
S. massarti Saedeleer, 1927	0.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
S. megachelia Ellis, 1929	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	
S. minor Dangeard, 1910	0.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
S. pixidium Kent, 1880	50.0	0.0	0.0	16.7	33.3	0.0	0.0	0.0	
S. urceolata Kent, 1880	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	
Salpingoeca sp.	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
RHIZARIA Cavalier-Smith, 2002									
Allantion tachyploon Sandon, 1924	16.7	25.0	30.0	33.3	33.3	0.0	0.0	33.3	
Cercomonas aff. agilis (Moroff, 1904) Mylnikov and Karpov, 2004	50.0	0.0	0.0	16.7	16.7	50.0	33.3	16.7	
C. angustus (Skuja, 1948) Mylnikov and Karpov, 2004	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
C. bodo (Meyer, 1897) Mylnikov and Karpov, 2004	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
C. crassicauda (Dujardin, 1841) Mylnikov and Karpov, 2004	16.7	0.0	31.4	0.0	0.0	0.0	16.7	16.7	
C. granulifera (Hollande, 1942) Mylnikov and Karpov, 2004	33.3	0.0	30.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
C. longicauda Dujardin, 1841	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	33.3	0.0	33.3	
C. aff ovatus (Klebs, 1892) comb. nov. non C. ovata Tong, Vørs and Patterson, 1997	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	16.7	
C. radiatus (Klebs, 1892) Mylnikov and Karpov, 2004	0.0	50.0	45.7	0.0	16.7	33.3	50.0	33.3	
Cercomonas sp.	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	16.7	16.7	0.0	
Hedriocystis pellucida Hertwig and Lesser, 1874	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Helkesimastix faecicola Woodcock et Lapage, 1914	0.0	25.0	28.6	0.0	0.0	16.7	33.3	50.0	
Heteromita minima (Hollande, 1942) Mylnikov and Karpov, 2004	66.7	0.0	14.3	66.7	50.0	16.7	16.7	66.7	
H. reniformis (Zhukov, 1978) Mylnikov and Karpov, 2004	50.0	0.0	45.7	16.7	0.0	0.0	33.3	33.3	
Protaspis simplex Vørs, 1992	66.7	0.0	15.7	33.3	33.3	16.7	0.0	33.3	
Thaumatomonas lauterborni De Saedeleer, 1931	0.0	0.0	0.0	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	
CHROMALVEO	LATA	Adl et	al., 20	05					
Bicosoeca exilis Penard, 1921	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
B. petiolata (Stein, 1878) Bourrelly, 1951	50.0	25.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	
Ciliophrys infusionum Cienkowsky, 1876	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	
Cyathobodo stipitatus Petersen et Hansen, 1961	33.3	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	16.7	16.7	
Goniomonas truncata (Fresenius, 1858) Stein, 1887	0.0	25.0	28.6	33.3	33.3	16.7	66.7	100	
Paraphysomonas imperforata Lucas, 1967	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	
P. vestita (Stokes, 1885) De Saedeleer, 1929	66.7	27.5	74.3	33.3	83.3	66.7	33.3	50.0	
Pteridomonas pulex Penard, 1890	16.7	0.0	0.0	0.0	16.7	16.7	0.0	0.0	
Spumella sp.	100	52.5	93.0	83.3	83.3	66.7	50.0	66.7	
EXCAVATA Cavalier-Smith, 2002, emend. Simpson, 2003									
Notosolenus similis Skuja, 1939	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
Notosolenus sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	16.7	0.0	
Petalomonas intortus Lee et Patterson, 2000	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	
P. marginalis Larsen et Patterson, 1990	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
P. minuta Hollande, 1942	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	16.7	33.3	
P. pusilla Skuja, 1948	16.7	0.0	0.0	16.7	0.0	16.7	16.7	33.3	

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Окончание таблицы									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Ploeotia adhaerens Larsen and Patterson, 1990	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Pl. corrugata Larsen and Patterson, 1990	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Pl. oblonga Larsen and Patterson, 1990	0.0	0.0	14.3	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	
Pl. tenuis Larsen and Patterson, 1990	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	
Pseudoperanema fusiforme = Jenningsia fusiforme (Larsen, 1987) Lee, Blackmore et Patterson, 1999	0.0	0.0	0.0	33.3	16.7	0.0	0.0	0.0	
Ps. trichophorum (Ehrenberg, 1831) Larsen, 1987 = Peranema trichophorum (Ehrenberg, 1831) Stein, 1878	16.7	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Bodo crassus Skuja, 1956	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
B. curvifilis Griessmann, 1913	33.3	0.0	28.6	0.0	33.3	0.0	0.0	0.0	
B. designis Skuja, 1948	66.7	27.5	28.6	33.3	50.0	0.0	66.7	66.7	
B. minimus Klebs, 1893	16.7	25.0	14.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
B. saltans Ehrenberg, 1832	16.7	52.5	0.0	33.3	66.7	50.0	100	66.7	
Dimastigella mimosa Frolov, Mylnikov et Malysheva, 1997	16.7	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Parabodo nitrophilus Skuja, 1948	0.0	0.0	15.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
Rhynchomonas nasuta (Stokes, 1888) Klebs, 1892	16.7	0.0	28.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
Reclinomonas americana Flavin and Nerad, 1993	33.3	0.0	0.0	33.3	16.7	0.0	0.0	0.0	
Incertae sedis EUKARYOTA									
Ancyromonas contorta (Klebs, 1893) Lemmermann, 1910	0.0	0.0	14.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
A. sigmoides Kent, 1880	16.7	25.0	28.6	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	
Apusomonas proboscidea Alexeieff, 1924	0.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
Kathablepharis ovalis Skuja, 1948	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	16.7	0.0	
Metromonas simplex (Griessmann, 1913) Larsen et Patterson, 1990	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
Phyllomitus apiculatus Skuja, 1948	0.0	27.5	15.7	0.0	16.7	16.7	0.0	0.0	
Всего видов	36	17	22	30	24	22	21	23	

Видовое богатство. На рис. 1 показана зависимость числа обнаруженных видов от количества взятых проб. Степенной параметр уравнения отражает степень насыщенности сообщества видами. Его относительно высокое значение (0.53) говорит о том, что в рассматриваемых биотопах в дальнейшем следует ожидать уве-

личения списка видов гетеротрофных жгутиконосцев.

Среднее количество видов в одной пробе составляет 7.9, в одной экосистеме — 24.4, всего в регионе обнаружено 63 вида. Это означает, что во всех рассмотренных масштабах сообщества гетеротрофных жгутиконосцев являются бета-доминантными. Иными словами, общее видовое богатство в масштабе отдельной экосистемы обусловлено различиями в видовом составе локальных сооб-

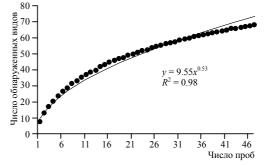


Рис. 1. Зависимость числа обнаруженных видов от количества взятых проб

ществ из разных микробиотопов (доля бета-компоненты составляет 67.8%). Точно так же общее видовое богатство в масштабе региона обусловлено различиями в видовом составе сообществ из разных экосистем (доля бета-компоненты -64.2%).

Различия локальных сообществ. На рис. 2 представлены результаты ординации локальных сообществ по видовому составу. Наиболее специфические сообщества формируются в озерах. В сфагновых болотах видовой состав варьирует значительно меньше. В зарастающем моховой сплавиной озере (оз. Светлое «lake(n)») было обнаружено восемь специфических видов (Salpingoeca balatonis, Salpingoeca sp., Ploeotia adhaerens, Pl. corrugata, Cercomonas angustus, Thaumatomonas lauterborni, Metromonas simplex, Hedriocystis pellucida), т.е. третья часть видового богат-

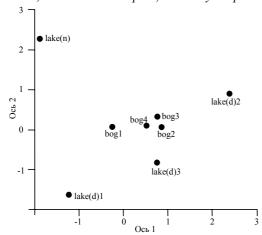


Рис. 2. Результаты ординации локальных сообществ методом анализа соответствия; собственные значения осей: ось 1-0.32, ось 2-0.26. Условные обозначения биотопов см. в тексте

ства флагеллят в этой экосистеме были обнаружены только Весьма специфичен видовой состав и в наиболее антропогенно измененозере Моховом / Мертвом («lake(d)1»), испытавшем в прошлом влияние уничтожения химического оружия (Стойко и др., 2006). Только в этом месте были найдены *Bodo* crassus, Bicosoeca exilis, Notosolenus similis, Petalomonas marginalis, Cercomonas bodo, Vanella sp., Pompholyxophrys sp. В другом полностью выработанном торфянике (оз. Гусиное «lake(d)2») было найдено только два специфичных вида: Salpingoeca massarti и S. minor.

В целом в слабо нарушенных сфагновых болотах было обнаруже-

но 11 видов, не отмеченных в озерах; в выработанных торфяниках — 15 видов, не найденных в других типах экосистем; в заболачиваемом озере — 8 видов были обнаружены только здесь. Эти 34 вида (50% от общего числа обнаруженных видов) и определяют специфику сообществ гетеротрофных жгутиконосцев, формирующихся в разных типах водных экосистем. Вместе с тем встречаемость каждого из этих видов в соответствующем типе экосистем крайне низка (не превышает 17%). Следовательно, различия в видовом составе сообществ обусловлены исключительно редкими видами. Те же формы, которые часто встречались в пределах того или иного типа экосистем, были обычными и в других сообществах.

Анализ результатов собственных исследований и литературных данных показывает, что наиболее характерными видами для заболоченных экосистем в целом являются Allantion tachyploon, Bodo designis, B. saltans, Cercomonas crassicauda, C. longicauda, C. radiatus, Goniomonas truncata, Heteromita minima, Paraphysomonas vestita, Protaspis simplex, Spumella sp. (Золотарев, Жуков, 1994; Мыльников, Косолапова, 2004; Тихоненков, Мазей, 2005 а; Тихоненков и др., 2006). Однако все эти

виды отмечаются и в других типах незакисленных водоемов и водотоков — как правило, в составе бентосных сообществ (Жуков, 1993; Мазей и др., 2005). При этом многие из перечисленных видов не достигают там столь высокой встречаемости, за исключением *Bodo*, *Spumella*, *Paraphysomonas*, которые, по-видимому, являются убиквистами. Кроме того, в заболоченных биотопах выявляют представителей очень небольших таксонов: спонгомонад, псевдодендромонад, фаланстерид и мультифлагеллят, которые крайне редко отмечаются в протозоологических исследованиях и, возможно, характеризуют такие водоемы (Мыльников, Косолапова, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, сообщества исследованных биотопов представлены 63 видами и формами гетеротрофных жгутиконосцев с доминированием церкомонад, эвгленид, хоанофлагеллят, кинетопластид. Наиболее часто отмечались Spumella sp., Paraphysomonas vestita, Bodo saltans, Spongomonas uvella, Bodo designis, Goniomonas truncata, Heteromita minima. Во всех рассмотренных масштабах сообщества гетеротрофных жгутиконосцев являются бета-доминантными. Различия видового состава сообществ гетеротрофных флагеллят, формирующиеся в разных типах заболоченных экосистем, обусловлены редкими видами. Виды с высокой встречаемостью одинаково часто отмечаются во всех типах заболоченных экосистем.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №05-04-48180 и 07-04-00185) и гранта Президента Российской Федерации (проект МК-7388.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Доктуровский В.С. О торфяниках Пензенской губернии (из материалов по изучению заповедных участков) // Тр. по изучению заповедников. 1925. Вып. 3. С. 1-15.

Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика) / Ин-т биологии внутр. вод РАН. Рыбинск, 1993. 160 с.

Золотарев В.А., Жуков Б.Ф. Индикаторные сообщества микроперифитона разнотипных закисленных озер // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. СПб.: Наука, 1994. С. 144-149.

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

Иванов А.И., Мазей Ю.А., Стойко Т.Г., Серебрякова Н.Н. Экосистемы моховых болот Пензенской области: современное состояние // Проблемы охраны и экологического мониторинга природных ландшафтов и биоразнообразия: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. / Пенз. гос. с.-х. акад. Пенза, 2006. С. 37 – 39.

Мазей Ю.А., *Тихоненков Д.В.*, *Мыльников А.П.* Видовая структура сообщества и обилие гетеротрофных жгутиконосцев малых пресных водоемов // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 9. С. 1027 - 1041.

Мыльников А.П., *Косолапова Н.Г.* Фауна гетеротрофных жгутиконосцев небольшого заболоченного озера // Биология внутренних вод. 2004. № 4. С. 18 - 28.

Спрыгин И.И. Материалы к познанию Среднего Поволжья. М.: Наука, 1986. 512 с.

Д.В. Тихоненков, Ю.А. Мазей

Стойко Т.Г., Мазей Ю.А. Зоопланктон надпойменных водоемов в бассейнах рек Суры и Мокши // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Материалы Междунар. совещ. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2005. С. 232 - 234.

Стойко Т.Г., Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Тихоненков Д.В. Структура сообщества зоогидробионтов в озере, испытавшем влияние уничтожения химического оружия // Изв. РАН. Сер. Биол. 2006. № 2. С. 225-231.

Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А. Гетеротрофные жгутиконосцы сфагновых болот окрестностей деревни Черная река (Карелия, Лоухский район) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера: Материалы IV (XXVII) Междунар. конф. Вологда: Изд-во Вологод. гос. пед. ун-та, 2005 а. Ч. 2. С. 187 – 190.

Тихоненков Д.В., *Мазей Ю.А*. Первые данные о фауне гетеротрофных жгутиконосцев водоемов бассейна р. Суры // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2005 δ . №1(3), ч. 1. С. 37 – 39.

Тихоненков Д.В., *Мазей Ю.А.*, *Белякова О.И.* Биоразнообразие гетеротрофных жгутиконосцев эпигейных и эпифитных мхов // Биология внутр, вод. 2006. № 2. С. 15 - 24.

Цыганов А.Н., *Мазей Ю.А.* Видовой состав и структура сообщества раковинных амеб заболоченного озера в Среднем Поволжье // Успехи совр. биологии. 2007. №3. С. 305 – 315.

Чистиякова А.А., *Куликовский М.С.* Растительность сфагновых болот Пензенской области и ее антропогенная динамика // Проблемы охраны природных ландшафтов и биоразнообразия России и сопредельных стран: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. / Пенз. гос. с.-х. акад. Пенза. 2004. С. 131 – 134.

Arndt H., Dietriech D., Auer B., Cleven E.-J., Grafenhan T., Wietere M., Mylnikov A. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems // The flagellates: Unity, diversity and evolution / Eds. B.S.C. Leadbeater, J.C. Green. London; New York: Taylor and Francis, 2000. P. 240 – 268.

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

Moestrup Ø., *Thomsen H.A.* Preparations of shadow cast whole mounts // Handbook of Phycological Methods. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1980. P. 385 – 390.

Patterson D.J., Simpson A.G.B. Heterotrophic flagellates from coastal marine and hypersaline sediments in Western Australia // Eur. J. Protistol. 1996. Vol. 32. P. 423 – 448.

Schroeckh S., Lee W.J., Patterson D.J. Free-living heterotrophic euglenids from freshwater sites in mainland Australia // Hydrobiologia. 2003. Vol. 439. P. 131 – 166.

Tong S.M., Vørs N., Patterson D.J. Heterotrophic flagellates, centrohelid heliozoa and filose amoebae from marine and freshwater sites in the Antarctic // Polar biol. 1997. Vol. 18. P. 91 - 106.

Vørs N. Heterotrophic amoebae, flagellates and Heliozoa from the Tvarminne Area, Gulf of Finland, in 1988 – 1990 // Ophelia. 1992. Vol. 36, № 1. P. 1 – 109.