

УДК [593.12:574.3](470.44)

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ В НАСКАФТЫМСКОМ МОХОВОМ БОЛОТЕ (СРЕДНЕЕ ПОВОЛЖЬЕ)

Ю.А. Мазей¹, О.А. Бубнова²

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

² Региональный центр государственного экологического контроля
и мониторинга по Пензенской области
Россия, 440014, Пенза, Ботаническая, 30

Поступила в редакцию 14.12.07 г.

Структура сообщества раковинных амёб в Наскафтымском моховом болоте (Среднее Поволжье). – Мазей Ю.А., Бубнова О.А. – Исследована структура сообщества раковинных амёб в Наскафтымском моховом болоте, расположенном в Среднем Поволжье. Обнаружено 39 видов раковинных корненожек. В пределах болота формируются три варианта сообщества. В наиболее влажных биотопах доминируют *Phryganella hemisphaerica*, *Arcella arenaria*, *Centropyxis aculeata*, *Diffugia parva* и *Diffugia pristis*, в сухих условиях – *Arcella arenaria* и *Assulina muscorum*, а в средних по увлажнению – *Nebela tincta major* с сопутствующими видами *Arcella arenaria*, *Centropyxis aculeata* и *Phryganella hemisphaerica*. Минимальное видовое богатство и разнообразие характерно для сообществ из самых сухих условий. В Наскафтымском сфагновом болоте, находящемся на раннем сукцессионном этапе превращения из озера в верховое болото, отсутствуют или крайне малочисленны специфические сфагнобионтные виды из родов *Hyalosphenia*, *Archerella*, *Heleopera*, а преобладают неспецифические эврибионтные организмы (*Arcella arenaria*, *Phryganella hemisphaerica*, *Assulina muscorum*) или детритофильные озерные формы (*Centropyxis* spp., *Diffugia* spp.).

Ключевые слова: раковинные амёбы, структура сообщества, сфагновые болота, Пензенская область, Россия.

Testate amoebae community structure in the Naskaftym sphagnum bog (Middle-Volga Region). – Mazei Yu.A., Bubnova O.A. – The community structure of testate amoebae from the sphagnum bog Naskaftym in the Middle-Volga region was investigated. 39 testate amoebae species were identified. There are three community types within the bog. In the most wet biotopes *Phryganella hemisphaerica*, *Arcella arenaria*, *Centropyxis aculeata*, *Diffugia parva*, and *Diffugia pristis* predominate, in the driest biotopes *Arcella arenaria*, *Assulina muscorum*, and *Archerella flavum* prevail, and in the intermediate conditions a species complex consisted of *Nebela tincta major* with several subdominant species (*Arcella arenaria*, *Centropyxis aculeata*, and *Phryganella hemisphaerica*) is formed. In the driest conditions the community is characterized by the lowest species richness and diversity. The Naskaftym sphagnum bog is a young boggy ecosystem at the earlier lake-to-bog successional stage. Peculiarities of the testate amoebae species composition are represented by the lack of such specific sphagnobiont genera as *Hyalosphenia*, *Archerella*, and *Heleopera* as well as predomination of eurybionts (*Arcella arenaria*, *Phryganella hemisphaerica*, *Assulina muscorum*) and detritophilous species specific to lake sediments (*Centropyxis* spp., *Diffugia* spp.).

Key words: testate amoebae, community structure, sphagnum bogs, Penza region, Russia.

ВВЕДЕНИЕ

Раковинные амёбы – характерные обитатели сфагновых болот – образуют сложные многовидовые группировки. Структура сообществ корненожек чутко реагирует на изменение таких факторов среды, как уровень увлажнения субстрата, кис-

лотность, содержание органического вещества (Бобров, 1999; Tolonen et al., 1992, 1994; Mitchell et al., 1999, 2000; Opravilová, Hájek, 2006; Mazei, Tsyganov, 2007), что позволяет использовать их в биоиндикации и, в частности, при проведении палеореконструкции климата (Бобров, 2003; Charman, 2001). В пределах Восточно-Европейской равнины население корненожек в верховых болотах весьма хорошо изучено в таежной зоне (Бассин, 1944; Гельцер и др., 1980; Алексеев, 1984; Бобров, 1999), для которой сфагновые болота – один из наиболее характерных элементов ландшафта (Кац, 1971; Тюремнов, 1976; Боч, Мазинг, 1979; Пьявченко, 1985). В лесостепной зоне Среднего Поволжья моховые болота крайне редки и оказываются приуроченными к водоразделам и надпойменным террасам, сложенным песками, где в результате вымывания легких материнских пород грунтовыми водами и зарастания образовавшихся надпойменных озер и формировались моховые болота (Доктуровский, 1925; Чигуряева, 1941; Спрыгин, 1986; Иванов и др., 2006). Данная работа представляет собой продолжение исследований структуры сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в Среднем Поволжье (Мазей, Бубнова, 2007; Мазей, Цыганов, 2007; Мазей и др., 2007 *а, б*; Цыганов, Мазей, 2007; Mazei, Tsyganov, 2007). Цель настоящего исследования – изучение видового состава и структуры сообщества раковинных амёб в Наскафтымском моховом болоте, расположенном в Шемьшейском районе Пензенской области (Среднее Поволжье).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наскафтымское пушицевое болото расположено в Шемьшейском районе Пензенской области в 9 км к западу от с. Наскафтым. В пределах болота было исследовано 5 микробиотопов. Три из них располагались в центральной части болота: станция «ц-кочка» располагалась на небольшой кочке (уровень грунтовых вод 15 см), образованной *Sphagnum centrale*, станция «ц-ровн» располагалась на ровном участке мохового покрова (уровень грунтовых вод 11 см), образованном *Sphagnum fallax*, станция «ц-моч» располагалась в мочажине (уровень грунтовых вод 7 см), образованной *Sphagnum flexuosum*. Два микробиотопа располагались в периферической (краевой) части: станция «к-ровн» – в пределах ровного участка (уровень грунтовых вод 11 см), образованного *Sphagnum girgensohnii*, станция «к-моч» – в мочажине (уровень грунтовых вод 5 см), образованной *Sphagnum obtusum*.

Для отбора проб часть сфагнового покрова (10 растений сфагнумов) выделяли и разрезали на вертикальные слои 0 – 3, 3 – 6, 6 – 9, 9 – 12 и 12 – 25 см. Полученные пробы помещали в пластиковые емкости и фиксировали формалином. Для выделения раковинных амёб из листовых пазух сфагнума пробу интенсивно встряхивали в течение 10 минут, полученную суспензию полностью переносили в чашку Петри. При микроскопировании под бинокулярным микроскопом МБС-9 при увеличении $\times 60$ просматривали 1/10 часть полей зрения. Особи определяли до вида и подсчитывали. В каждой пробе было просчитано не менее 300 особей раковинных амёб. При необходимости раковинки отсаживали на предметное стекло, помещали в каплю глицерина и исследовали под микроскопом БИОМЕД-2 при увеличении $\times 100$ или $\times 300$.

При количественном учете брали во внимание не только живые особи, но и мертвые (пустые) раковинки. Это позволило оценить общее разнообразие сообщества, включающее помимо трофически активных клеток и танатоценоз, который обычно составляет значительную часть сообщества (Рахлеева, Корганова, 2005). Учет всей совокупности раковинок дает адекватное представление о полном составе населения локального местообитания. В результате, привлекая «пассивную» часть группировок, можно избежать многочисленных трудоемких сезонных учетов для выявления редких малочисленных видов и получить полное представление о видовом составе и структуре сообщества на основе разового отбора проб (Рахлеева, Корганова, 2005).

Для классификации локальных сообществ по видовому составу осуществляли кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Раупа – Крика (для данных по присутствию – отсутствию видов) и индексов сходства Чекановского – Сьеренсена (по количественным данным об относительном обилии видов). Для выявления вариантов сообщества, отличающихся структурой и формирующихся в разных болотах Среднего Поволжья, проводили ординацию видов при помощи анализа главных компонент на основе величин относительных обилий видов. Все расчеты вели при помощи пакета программ PAST 1.18 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наскафтымское болото размером около 10 га имеет округлую форму и полностью покрыто сфагновыми мхами. Микрорельеф достаточно ровный, без крупных кочек. На болоте отсутствуют дренажные каналы и озерки, что весьма нехарактерно для антропогенно измененных сфагновых болот Пензенской области. Основной фон травяного покрова создают представители осоковых (осоки топяная (до 50% покрытия), дернистая, Гартмана, вздутая; пушицы влагалищная (4%), многоколосковая (2%) и стройная (1%)) и злаковых (вейник сероватый (до 30%), тростник обыкновенный). Разнотравье представлено сабельником болотным, хвощем приречным, горичником болотным, вахтой трехлистной. Изредка на болоте встречаются кусты ивы лапландской и деревья березы пушистой (2%). Болото окружено лесным сообществом, состоящим из березы пушистой, сосны обыкновенной и осины в соотношении 6Б2С2ОС. Подлесок представлен крушиной ломкой (20%), рябиной обыкновенной, бересклетом бородавчатым, ракитником русским. В травяном покрове преобладают злаки (вейники наземный и сероватый, перловник поникший), а также имеются осоки (осока волосистая) и разнотравье (марьянник дубравный, вероника дубравная, буквица лекарственная, ландыш майский, живучка женьевская и др.).

В болоте обнаружено 39 видов раковинных амёб (табл. 1). Наибольшее количество видов – из родов *Arcella*, *Centropyxis* и *Diffugia*, что не очень характерно для сфагновых биотопов (Gilbert, Mitchell, 2006), но типично для донных отложений озер и рек (Викол, 1992; Мазей, Цыганов, 2006). По видовому составу сообщества, формирующиеся в мочажинах наиболее специфичны (рисунок, а). Здесь максимальное видовое богатство (28 – 29 видов), выравненность видовой структуры и

видовое разнообразие, а также значительное количество специфических гидрофильных видов *A. gibbosa*, *A. mitrata*, *A. rotundata*, *C. a. sphagnicola*, *C. sylvatica*, *C. dubium*, *D. globulosa*, *D. oblonga*, *D. pristis*, *L. inequalis*, *P. gracilis*, *T. enchelys*. Наименьшее видовое богатство (11 видов) в сообществе, формирующемся на кочке в центре болота. В ценозах, развивающихся на ровных участках сфагнового покрова, можно обнаружить 22 – 26 видов.

Таблица 1

Видовой состав, относительные обилия (% по численности) и интегральные характеристики сообщества ракообразных амёб в Наскафтымском болоте

Вид	Станция				
	ц-кочка	ц-ровн	к-ровн	ц-моч	к-моч
1	2	3	4	5	6
<i>Arcella arenaria</i> Greeff, 1866	46.7	11.5	6.8	21.8	18.2
<i>A. a. sphagnicola</i> Deflandre, 1928	0.0	0.5	0.0	0.2	0.0
<i>A. conica</i> (Playfair, 1918) Deflandre, 1928	0.0	0.1	0.0	0.0	0.9
<i>A. gibbosa</i> Penard, 1890	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6
<i>A. hemisphaerica</i> Perty, 1852	0.0	0.2	0.0	0.4	0.9
<i>A. intermedia</i> (Deflandre, 1928) Tsyganov et Mazei, 2006	0.0	1.2	0.8	5.0	1.7
<i>A. mitrata</i> Leidy, 1879	0.0	0.0	0.0	0.5	0.9
<i>A. rotundata</i> Playfair, 1918	0.0	0.0	0.0	0.2	0.4
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg, 1832	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0
<i>A. v. polymorpha</i> Deflandre, 1928	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1
<i>Archerella flavum</i> Archer, 1877	1.0	0.5	0.5	0.5	0.9
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	19.9	4.1	18.3	3.3	4.5
<i>Centropyxis aculeata</i> Stein, 1857	9.6	9.0	11.9	10.4	2.6
<i>C. aerophila</i> Deflandre, 1929	0.0	0.0	0.3	0.4	0.3
<i>C. a. sphagnicola</i> Deflandre, 1929	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0
<i>C. constricta</i> (Ehrenberg, 1841) Deflandre, 1929	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0
<i>C. ecornis</i> (Ehrenberg, 1841) Leidy, 1879	0.0	0.1	0.3	0.0	0.2
<i>C. orbicularis</i> Deflandre, 1929	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0
<i>C. sylvatica</i> (Deflandre, 1929) Bonnet et Thomas, 1955	0.0	0.0	0.0	2.0	0.1
<i>Corythion dubium</i> Taranek, 1881	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0
<i>Diffugia globulosa</i> Dujardin, 1837	0.0	0.0	0.0	1.2	5.9
<i>D. oblonga</i> Ehrenberg, 1838	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2
<i>D. parva</i> (Thomas, 1954) Ogden, 1983	0.0	2.7	1.4	9.3	15.1
<i>D. pristis</i> Penard, 1902	0.0	0.0	0.0	0.5	12.7
<i>D. pulex</i> Penard, 1902	0.0	0.4	0.0	6.8	1.1
<i>Euglypha ciliata</i> Ehrenberg, 1848	0.1	0.2	0.0	0.0	0.0
<i>E. c. glabra</i> Wailes, 1915	0.0	2.5	1.9	1.2	2.1
<i>E. cristata decora</i> Jung, 1942	0.0	0.0	2.2	0.0	0.0
<i>E. laevis</i> Perty, 1849	4.4	3.6	1.9	3.0	2.9
<i>E. tuberculata</i> Dujardin, 1841	0.0	0.1	0.3	0.2	0.0
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	0.0	0.0	0.5	0.5	0.6
<i>Lesquereusia inequalis</i> Cash et Hopkinson, 1909	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2
<i>Nebela militaris</i> Penard, 1902	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>N. tinctoria</i> Leidy, 1879	4.4	0.4	2.1	0.9	0.2
<i>N. t. major</i> Deflandre, 1936	10.2	35.7	40.6	5.8	3.7
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909	0.0	5.9	0.9	3.8	1.0

Окончание табл. 1

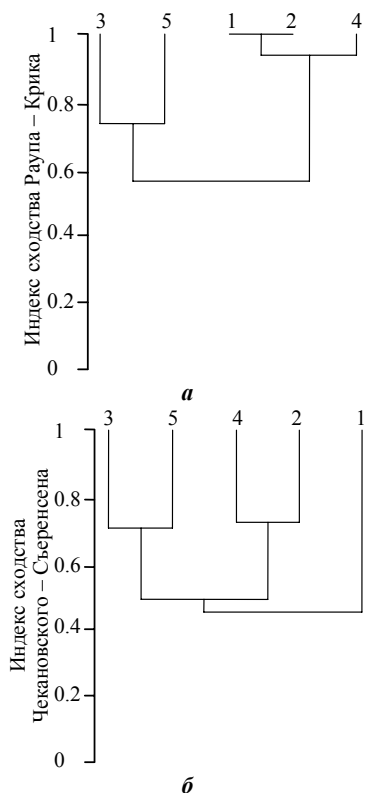
1	2	3	4	5	6
<i>Ph. hemisphaerica</i> Penard, 1902	3.6	20.8	8.8	21.7	21.2
<i>Pseudodifflugia gracilis</i> Schlumberger, 1845	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5
<i>Trinema enchelys</i> (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1878	0.0	0.0	0.0	0.2	0.5
Число видов	11	26	22	28	29
Индекс Шеннона	1.59	2.00	1.92	2.41	2.44
Индекс Пиелу	0.66	0.61	0.62	0.72	0.72

Примечание. Жирным выделены относительные обилия доминирующих видов (более 10% численности).

По видовой структуре наиболее специфично сообщество на кочке в центре болота (рисунок, б), где доминирует *A. arenaria*. В сообществах из мочажин в состав комплекса структурообразующих видов входят *A. arenaria* и *Ph. hemisphaerica*. В сообществах из ровных участков мохового покрова преобладает *N. tinctoria*. В целом состав массовых видов достаточно однороден на разных участках болота (см. табл. 1). Только в мочажинах появляются представители рода *Difflugia*.

Таким образом, в нашей работе подтвердилась роль влажности как главного фактора, структурирующего сообщество раковинных амёб в пределах отдельных болот (Бобров и др., 2002; Tolonen et al., 1994; Mitchell et al., 1999; Booth, 2002). Так, удается выделить варианты ценозов ксерофилов (в Наскафтымском болоте представленном в виде *A. arenaria*, *A. muscorum*), мезофилов (с доминантом *N. t. major*) и гидрофилов (с преобладанием *Ph. hemisphaerica*, *A. arenaria*, а также видов из родов *Centropyxis* и *Difflugia*).

Следует отметить, что если структурообразующий комплекс видов ксерофильного варианта сообщества раковинных амёб в Наскафтымском болоте весьма характерен для Среднего Поволжья (Мазей и др., 2007 а, б), то мезофильный вариант с доминированием *N. t. major*, скорее, более похож на формирующиеся в таежной зоне (Гельцер и др., 1980). Наиболее специфичен гидрофильный вариант, который более напоминает детритофильные озерные группировки раковинных корненожек (Мазей, Цыганов, 2006 а, б). Это тем более необычно, что Наскафтымское болото — одно из немногих в лесостепной зоне Европей-



Результаты классификации локальных сообществ по видовому составу (а) и по видовой структуре (б): 1 – «к – кочка», 2 – «к – ров», 3 – «к – моч», 4 – «к – ров», 5 – «к – моч»

ской России, не имеющее видимых признаков выработки торфа (отсутствуют обводная осушительная канава и вторичные озера).

Структура доминирующего комплекса видов весьма неоднородна в толще сфагнума (табл. 2). Так, в сообществе корненожек в моховой кочке в верхних слоях доминируют *A. arenaria*, *A. muscorum*, *Ph. hemisphaerica*, а в более глубоких – *C. aculeata*, *N. tinctoria* *major*. В ценозах, формирующихся на ровных моховых участках, в верхних слоях преобладают *Ph. hemisphaerica*, *A. muscorum*, а в более глубоких – *N. tinctoria* *major*, *C. aculeata*, *D. parva*. Интересно, что вид *A. arenaria* в этих условиях одинаково обилен на всех горизонтах. В мочажинах в верхних слоях преобладают *A. arenaria*, *Ph. hemisphaerica*, а в более глубоких – *N. tinctoria* *major*, *C. aculeata*, *D. pulex*, *D. parva*, *D. pristis*.

Таблица 2

Относительные обилия (% по численности) доминирующих видов на разных горизонтах сфагнума

Вид и станция	Горизонт сфагнума, см				
	0–3	3–6	6–9	9–12	12–25
Станция «ц – коч»					
<i>A. arenaria</i>	46.9	36.2	24.2	13.2	–
<i>A. muscorum</i>	32.7	10.1	22.1	6.9	–
<i>Ph. hemisphaerica</i>	12.4	16.4	1.2	2.2	–
<i>C. aculeata</i>	1.8	4.4	12.3	5.0	–
<i>N. t. major</i>	3.5	27.5	29.2	66.1	–
Станция «ц – ровн»					
<i>A. arenaria</i>	13.5	12.6	10.0	11.7	15.6
<i>Ph. hemisphaerica</i>	75.0	34.1	8.8	10.8	8.9
<i>N. t. major</i>	2.5	32.4	51.0	23.9	14.8
<i>C. aculeata</i>	1.0	10.2	6.8	12.2	19.1
<i>D. parva</i>	0.0	0.0	0.8	14.6	8.6
Станция «к – ровн»					
<i>Ph. hemisphaerica</i>	41.3	21.1	10.4	3.8	6.4
<i>A. muscorum</i>	31.8	13.2	5.4	13.1	14.2
<i>N. t. major</i>	13.3	49.5	66.0	50.6	45.3
<i>A. arenaria</i>	6.3	10.2	7.3	8.8	8.3
<i>C. aculeata</i>	0.3	1.3	3.5	10.9	12.1
Станция «ц – моч»					
<i>A. arenaria</i>	44.1	28.4	17.8	19.8	22.8
<i>Ph. hemisphaerica</i>	32.4	43.2	16.1	15.3	16.4
<i>C. aculeata</i>	5.9	10.5	6.7	10.3	8.8
<i>N. t. major</i>	2.9	0.6	9.4	7.3	7.7
<i>D. pulex</i>	0.0	5.6	20.1	8.4	3.3
<i>D. parva</i>	0.0	0.6	9.4	14.1	7.5
Станция «к – моч»					
<i>A. arenaria</i>	37.8	23.8	16.8	24.5	14.0
<i>Ph. hemisphaerica</i>	54.1	41.5	25.4	19.3	12.5
<i>D. parva</i>	0.0	15.5	16.8	12.5	15.0
<i>D. pristis</i>	0.0	0.5	13.6	6.3	17.0

Обычно (Mitchell, Gilbert, 2004; Mazei, Tsyganov, 2007) в верхних горизонтах преобладают характерные виды раковинных амеб (*Hyalosphenia papilio*, *Archerella*

flavum, *Assulina muscorum*), первые два из которых содержат в цитоплазме зоохлореллы и являются миксотрофами. Кроме того, подчеркивалось, что в более глубоких слоях преобладают виды, строящие раковинки из ксеносом. В Наскафтымском болоте миксотрофные виды отсутствуют полностью, а верхний горизонт заселен неспецифическими эвриотопными и эврибионтными формами.

Особенностью сообщества раковинных амёб Наскафтымского болота является отсутствие в составе доминантов таких характерных сфагнобионтных видов, как *Hyalosphenia papilio*, *H. elegans*, *Heleopera petricola*. Все вышеперечисленные особенности ценозов корненожек в изучаемом биотопе, по-видимому, свидетельствуют о «молодости» болотной экосистемы (Kishaba, Mitchell, 2005), что подтверждается и плохо сформированным микрорельефом и крайне слабым развитием кустарниковой и древесной растительности. Интересно, что в другом только начавшем формироваться болоте в лесостепной зоне (Мазей, Бубнова, 2007) также проявлялись многие из вышеперечисленных закономерностей. В частности, отсутствовали специфические сфагнобионтные формы, а преобладали неспецифические эврибионты, такие как *Assulina muscorum*, *Arcella arenaria*, *Phryganella hemisphaerica*, *Euglyphis laevis*. Это еще раз подтверждает важность сукцессионного состояния болотной экосистемы в определении структуры протозойных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное исследование позволило выявить сложноорганизованное сообщество раковинных амёб, формирующееся в пределах имеющего слабо дифференцированный мезорельеф сфагнового болота в лесостепной зоне Среднего Поволжья. В пределах болота формируются три варианта сообщества, соответствующие условиям с разной степенью увлажнения. В наиболее влажных местообитаниях доминируют *Phryganella hemisphaerica*, *Arcella arenaria*, *Centropyxis aculeata*, *Diffugia parva* и *Diffugia pristis*, в сухих условиях – *Arcella arenaria* и *Assulina muscorum*, а в средних по увлажнению – *Nebela tincta major* с сопутствующими видами *Arcella arenaria*, *Centropyxis aculeata* и *Phryganella hemisphaerica*. Минимальное видовое богатство и разнообразие характерно для сообществ из самых сухих условий. Спецификой видового состава раковинных корненожек Наскафтымского сфагнового болота, находящегося на раннем сукцессионном этапе превращения из озера в верховое болото, является отсутствие или малочисленность специфических сфагнобионтных видов из родов *Hyalosphenia*, *Archerella*, *Heleopera* и преобладание неспецифических эврибионтных организмов (*Arcella arenaria*, *Phryganella hemisphaerica*, *Assulina muscorum*) или детритофильных озерных форм (*Centropyxis* spp., *Diffugia* spp.).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00185).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Бобров А.А. Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных 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., Чармен Д., Уорнер Б. Экология раковинных амёб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов) // Изв. РАН. Сер. Биол. 2002. № 6. С. 738 – 751.

Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 183 с.

Викол М.М. Корненожки (Rhizopoda, Testacea) водоёмов бассейна Днестра. Кишинев: Штиинца, 1992. 128 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.

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

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: Сб. статей Всерос. науч.-практ. конф. / Под ред. А.И. Иванова. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2006. С. 37 – 39.

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., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 300 с.

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. Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных амёб мохового болота в Среднем Поволжье // Зоол. журн. 2007 а. Т. 86. С. 1155 – 1167.

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 б. № 4. С. 462 – 474.

Пьявченко Н.И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с.

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. С. 1427 – 1436.

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

Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. М.: Недра, 1976. 487 с.

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

- Чижуряева А.А.* Ивановские торфяники // Учен. зап. Саратов. гос. ун-та. 1941. Вып. 7. С. 3 – 77.
- 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.* Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae // Quat. Sci. Rev. 2001. Vol. 20. P. 1753 – 1746.
- 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.
- Kishaba K., Mitchell A.D.* Changes in testate amoebae (Protists) communities on a small raised bog. A 40-year study // Acta Protozool. 2005. Vol. 44. P. 1 – 12.
- 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. P. 156 – 206.
- Mitchell E.A.D., Buttler A.J., Warner B.G., Gobat J.-M.* Ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in Sphagnum peatlands in the Jura mountains, Switzerland and France // Eco-science. 1999. Vol. 6. P. 565 – 576.
- Mitchell E.A.D., Buttler A.J., Grosvernier Ph., Rydin H., Albinsson C., Greenup A.L., Heijmans M.M.P.D., Hoosbeek M.R., Saarinen T.* Relationships among testate amoebae (Protozoa), vegetation and water chemistry in five Sphagnum-dominated peatlands in Europe // New Phytol. 2000. Vol. 145. P. 95 – 106.
- Mitchell E.A.D., Gilbert D.* Vertical micro-distribution and response to nitrogen deposition of testate amoebae in Sphagnum // J. Eukaryot. Microbiol. 2004. Vol. 51. P. 480 – 490.
- Opravilová V., Hájek M.* The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the Western Carpathians // Acta Protozool. 2006. Vol. 45. P. 191 – 204.
- 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.