



DOI 10.23859/estr-221110

EDN GRLHNC

УДК 574.52

Научная статья

**Раковинные амёбы памятника природы
болота «Клюквенное-2» (Усманский бор,
Воронежская область, Россия)**

О.Н. Загумённая 

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, п. Борок, 109*

zagumelga@gmail.com

Аннотация. В работе впервые рассматриваются результаты изучения видового состава сообществ раковинных амёб из разнотипных микробиотопов, отличающихся по степени обводнённости и составу субстрата переходного болота Клюквенное-2 (ООПТ) Усманского бора. Выявлено 72 вида раковинных амёб. Наиболее богатыми по числу видов и количественному обилию были мезофильные сообщества раковинных амёб, населяющие промежуточные местообитания между моховыми и водными микробиотопами. Сообщество раковинных амёб, населяющих сухие сфагновые кочки, отличалось самыми низкими показателями. Среди всех выявленных видов *Arcella gibbosa* имела максимальное количественное обилие.

Ключевые слова: Protista, сфагнобионты, ООПТ

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 20–04–00583А) и в рамках государственного задания (тема № 124032500012-6).

Благодарности. Автор искренне признателен д.б.н. Д.В. Тихоненкову (ИБВВ РАН), д.б.н. А.П. Мыльникову (ИБВВ РАН) за оказанные консультации, а также д.б.н. Л.Н. Хицовой (Воронежский государственный университет) за научно-методическое руководство.

ORCID:

О.Н. Загумённая, <https://orcid.org/0000-0002-9969-6129>

Для цитирования: Загумённая, О.Н., 2024. Раковинные амёбы памятника природы болота «Клюквенное-2» (Усманский бор, Воронежская область, Россия). *Трансформация экосистем* 7 (2), 19–31. <https://doi.org/10.23859/estr-221110>

Поступила в редакцию: 10.11.2022

Принята к печати: 11.03.2023

Опубликована онлайн: 03.05.2024

DOI 10.23859/estr-221110

EDN GRLHNC

UDC 574.52

*Article***Testate amoebae of the natural monument bog “Klyukvennoye-2” (Usman pine forest, Voronezh Oblast, Russia)**O.N. Zagumyonnaya *Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouzsky district, Yaroslavl Oblast, 152742 Russia**zagumelga@gmail.com*

Abstract. This paper was the first to present the results of investigations of species composition of testate amoebae from different microbiotopes with regard to watering and a substrate type of the protected natural area “ bog Klyukvennoye-2” of Usman Pine Forest. A total of 72 species of testate amoebae were identified. Mesophilic communities of testate amoebae dwelling in the intermediate habitats between moss and aquatic microbiotopes were the richest in terms of species number and abundance. These indicators for the testate amoebae community inhabiting dry sphagnum tussocks turned out to be the least. *Arcella gibbosa* had the highest abundance among all identified species.

Keywords: Protista, sphagnobionts, protected natural areas

Funding. The work was carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (project No. 20-04-00583A) and within the framework of a state task (topic No. 124032500012-6).

Acknowledgements. The author is sincerely grateful to Dr. D.V. Tikhonenkov (Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS) and Dr. A.P. Mylnikov (Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS) for consultations, as well as to Dr. L.N. Khitsova (Voronezh State University) for scientific and methodological guidance.

ORCID:O.N. Zagumyonnaya, <https://orcid.org/0000-0002-9969-6129>

To cite this article: Zagumyonnaya, O.N., 2024. Testate amoebae of the natural monument bog “Klyukvennoye-2” (Usman pine forest, Voronezh Oblast, Russia). *Ecosystem Transformation* 7 (2), 19–31. <https://doi.org/10.23859/estr-221110>

Received: 10.11.2022

Accepted: 11.03.2023

Published online: 03.05.2024

Введение

Раковинные амёбы – это полифилетическая группа амёбоидных простейших, имеющих защитную раковинку, объединяющая филозных раковинных амёб клад Rhizaria и Stramenopiles, входящих в супергруппу TSAR и в домен Diaphoretickes, и лобозных раковинных амёб, принадлежащих супергруппе Amoebozoa, входящую в домен Amorphea (Adl et al. 2019; Kosakyan et al., 2016). Эти организмы служат первичными деструкторами растительного опада, разлагающими лигнин и целлюлозу (Gilbert et al., 2003; Schönborn, 1965); они аккумулируют минеральные элементы, такие как кальций, магний, кремний, играют важную роль в микробных трофических цепях, являются одной из доминирующих групп эукариот в сфагновых болотах (Mieczan and Tarkowska-Kukuryk, 2013; Mitchell et al., 2003). Раковинные амёбы быстро реагируют на локальные изменения условий среды, чувствительны к степени увлажнения и кислотности, а их раковинки устойчивы к разложению (Бобров, 2002), что позволяет использовать раковинных амёб как ценный биоиндикатор гидрологического режима болот.

Целью исследования являлось изучение сообществ раковинных амёб из разнотипных микробиотопов, отличающихся по степени обводнённости и составу субстрата, переходного болота Клюквенное-2 (памятника природы Усманского бора Воронежской области).

Материал и методы

Усманский бор – лесной массив, расположенный на левобережных песчаных террасах реки Воронеж на западной окраине Окско-Донской низменной равнины (Рис. 1.). Болото Клюквенное-2 является памятником природы регионального значения. Болото представлено сплавиной сфагнума, имеет площадь ~ 0.02 км². Сфагновый покров сложен пушицево-сфагновой, ивово-сфагновой, сфагново-вахтовой и сфагново-клюквенной ассоциациями. Вода характеризуется аэробными условиями; ее pH составляет 6.44 на периферии и 5.70 – в центре (Животова и Коротеева, 2002).

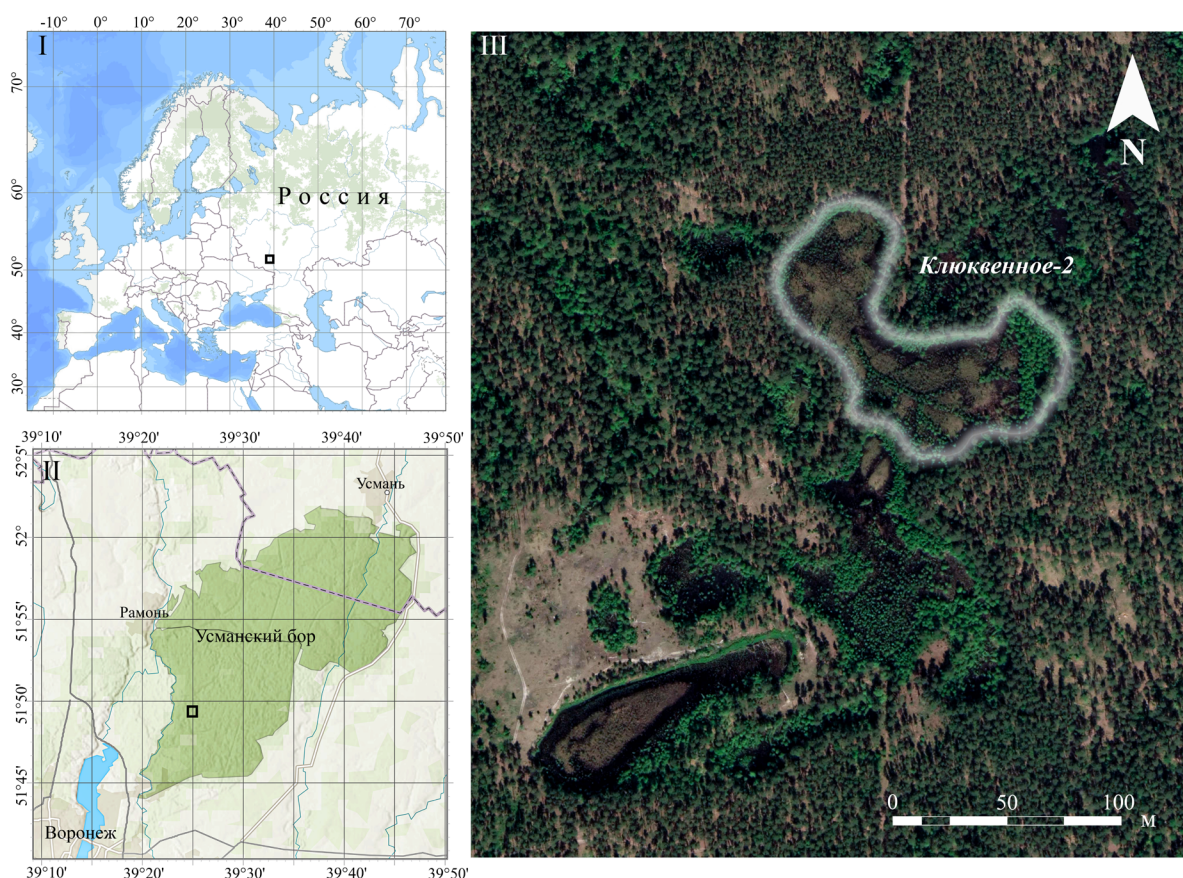


Рис. 1. Болото Клюквенное-2 (Усманский бор, Воронежская обл.).

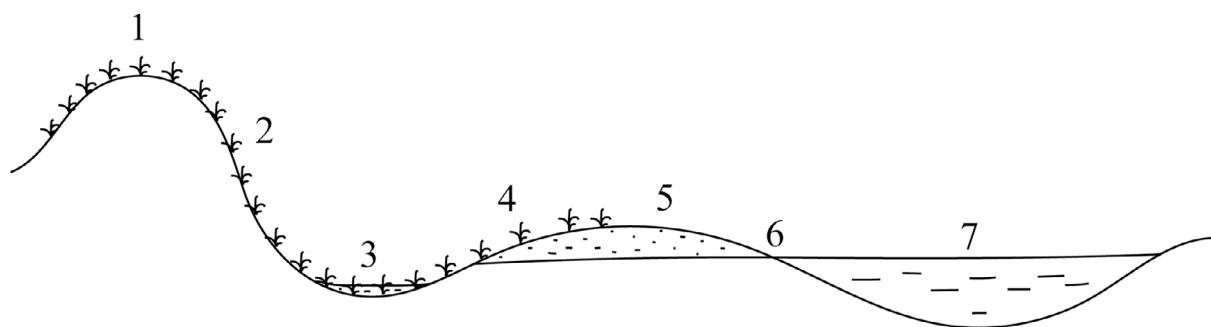


Рис. 2. Схематичное изображение микробиотопов. 1 –березово-сфагновая кочка; 2 –промежуток между кочкой и мочажинной; 3 – мочажина; 4 – заросший сфагнумом топкий край озерца; 5 – незаросший топкий край озерца; 6 – граница озерца; 7 – озерцо, суспензия донных осадков.

Сбор проб выполнялся в июне 2016 г. в разнотипных микробиотопах болота Клюквенное-2, отличающихся по степени обводненности и составу субстрата: мох сфагнум с березово-сфагновой кочки, мочажина, лишенный растительности топкий край озерца, суспензия донных осадков озерца, а также промежуточные между перечисленными микробиотопами пространства, с шагом взятия образца 25–30 см (Рис. 2).

Пробы в разных участках болота отбирали в двух повторностях в пластиковые пробирки объемом 50 мл в соответствии с ранее описанной методикой (Мазей и др., 2009). Сфагновые пробы представляли собой пучок стеблей мха высотой до 10 см, отделяемых от нижней более разложившейся части. Пробы из обводненных участков, а также перегнившие остатки отбирали, зачерпывая субстрат и воду с донным осадком, заполняя пробирку на три четверти. Полученные пробы транспортировали в лабораторию при 4 °С для дальнейшего изучения.

Видовую идентификацию проводили с использованием литературы (Мазей и Цыганов, 2006; Todorov and Bankov, 2019) и электронной базы данных Microworld¹. Количественные учеты раковинных амёб в одном грамме субстрата выполняли по методике осаждения и концентрирования (Рахлеева и Корганова, 2005), используя фотофиксацию с помощью инвертированного микроскопа. Подсчет раковинных амёб производили суммарно и отдельно по каждому виду. Рассчитывали количество экземпляров раковинных амёб в 1 г субстрата. Доминантными считали те виды, относительное обилие которых в 1 г образца было больше 10% от общей численности раковинных амёб в 1 г изучаемого микробиотопа (Мазей и др., 2007).

Наблюдения раковинных амёб выполнялись с помощью инвертированного светового микроскопа СКХ41 (Olympus, Токио, Япония) с фазовым контрастом (увеличение 20× и 40×) и цифровой камерой EOS 650D (Canon, Токио, Япония).

Для выявления характера различий между локальными сообществами из разных микробиотопов была проведена ординация видов-доминантов методом главных компонент. Для статистической обработки использовался пакет программ PAST 4.03 (Hammer et al., 2001).

Тонкое строение раковин раковинных амёб изучалось при помощи сканирующего электронного микроскопа. Для приготовления препаратов раковинки переносились на покровные стекла при помощи стеклянной микропипетки. После высыхания препаратов на воздухе при комнатной температуре проводили трехкратную промывку дистиллированной водой по 5 минут, после чего, стекла вновь высушивали. Покровные стекла при помощи токопроводящей углеродной ленты (Nisshin EM Co., Ltd., Токио, Япония) были приклеены к алюминиевым столикам для электронного микроскопа. Изучение препаратов проводилось на сканирующем микроскопе JSM-6510 LV (Jeol, Токио, Япония) при ускоряющем напряжении 15 kV.

¹ Siemensma, F.J., 2022. Microworld, world of amoeboid organisms. Интернет-ресурс. URL: <https://arcella.nl> (дата обращения 22.04.2022).

Результаты

В результате исследования в разнотипных микробиотопах болота Клюквенное-2 было обнаружено 72 вида раковинных амёб, включая инфравидовые таксоны (Рис. 3). Для каждого микробиотопа было рассчитано количественное обилие каждого вида раковинных амёб в 1 г субстрата и определены доминантные виды (Табл. 1).

Среди исследованных нами семи микробиотопов с разной степенью обводненности и различным составом субстрата наибольшим видовым богатством и численностью характеризовались мезофильные сообщества раковинных амёб, населяющие промежуточные местообитания между моховыми и водными микробиотопами: заросший сфагнумом топкий край озерца (25 видов, 1620 экз./г) и незаросший топкий край озерца (24 вида, 1600 экз./г).

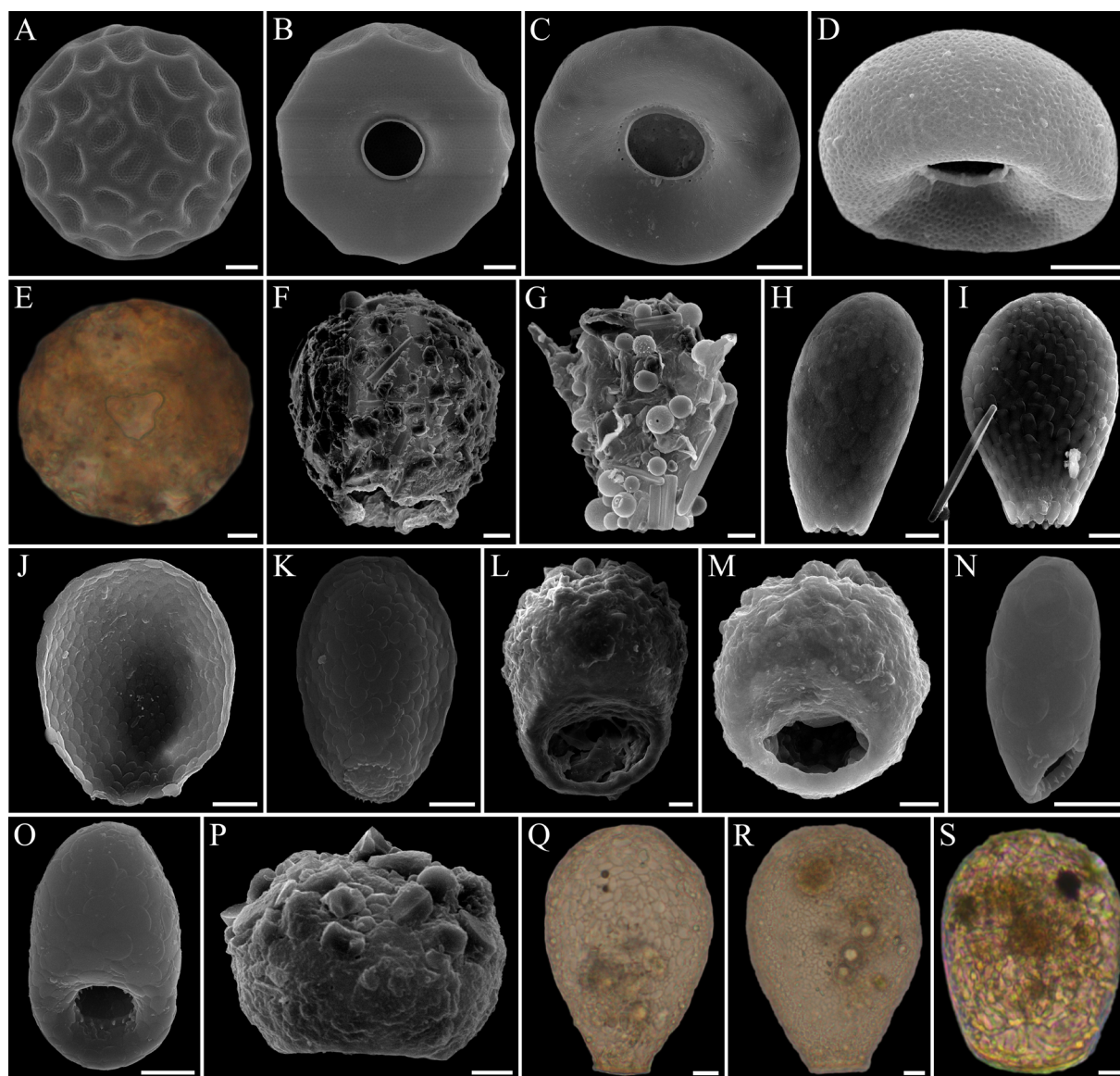


Рис. 3. Представители раковинных амёб болота Клюквенное-2, световая (E, Q–S) и сканирующая электронная микроскопия (A–D, F–P). A–B – *Arcella gibbosa*; C – *A. artocrea*; D – *A. rotundata*; E – *Trigonopyxis arcula*; F – *Diffugia gramen*; G – *D. leidy*; H – *Euglypha laevis*; I – *E. strigosa glabra*; J – *Assulina muscorum*; K – *Corythion dubium*; L – *Centropyxis constricta*; M – *C. aerophila*; N – *Trinema lineare*; O – *T. complanatum*; P – *Cyclopyxis eurystoma*; Q – *Nebela tinctoria*; R – *N. collaris*; S – *Heleopera rosea*. Масштаб: A–G, I, J, L, M, P–S – 10 µm; H, K, N, O – 5 µm.

Табл. 1. Видовой состав и численность (экз./г) раковинных амёб болота Клюквенное-2. БСК – березово-сфагновая кочка; СКМ – промежуток между кочкой и мочажинной; М – мочажина; СТ – заросший сфагнумом топкий край озера; Т – незаросший топкий край озера; ГО – граница озера; О – озеро, суспензия донных осадков.

Вид	Микробиотоп						
	БСК	СКМ	М	СТ	Т	ГО	О
<i>Arcella catinus</i> Penard, 1890	–	–	–	60	80	60	–
<i>A. costata</i> Ehrenberg, 1847	–	–	–	–	–	–	80
<i>A. formosa</i> Nicholls, 2005	–	–	–	–	–	–	120
<i>A. gibbosa</i> Penard, 1890	–	–	–	–	40	160	180
<i>A. mitrata</i> Leidy, 1876	–	–	–	40	–	–	–
<i>A. ovaliformis</i> Chardez et Beyens, 1987	–	–	–	90	60	–	–
<i>A. rotundata</i> Playfair, 1918	–	–	–	–	–	–	40
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg, 1830	–	–	–	–	–	40	–
<i>Argynnia crenulata</i> (Deflandre, 1936)	–	–	–	40	–	–	–
<i>A. dentistoma</i> (Penard, 1890)	–	–	–	–	–	60	–
<i>Assulina colaris</i> Kufferath, 1932	–	40	–	–	–	–	–
<i>A. muscorum</i> Creeff, 1888	30	60	–	–	80	80	–
<i>A. quadratum</i> van Oye, 1958	10	–	–	–	–	–	–
<i>A. seminulum</i> (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879	–	40	–	40	–	–	–
<i>Centropyxis aerophila aerophila</i> Deflandre, 1929	20	40	120	140	120	–	–
<i>C. aerophila sphagnicola</i> Deflandre, 1929	–	40	80	–	–	–	–
<i>C. constricta</i> (Ehrenberg, 1841) Penard, 1890	–	–	–	140	–	–	–
<i>C. delicatula</i> Penard, 1902	–	–	–	–	40	100	–
<i>C. orbicularis</i> Deflandre, 1929	–	40	120	–	100	120	100
<i>C. pontigulasiformis</i> Beyens, Chardez et De Bock, 1986	–	–	–	40	–	–	–
<i>C. sylvatica</i> (Deflander, 1929) Bonnet et Thomas, 1955	20	–	–	60	–	–	–
<i>Clypeolina marginata</i> Penard, 1902	–	–	–	–	–	–	60
<i>Corythion constricta</i> (Certes, 1889) Jung, 1942	–	–	80	–	–	–	–
<i>C. dubium</i> Taranek, 1871	30	80	80	100	60	–	80
<i>Cryptodiffugia crenulata</i> (Playfair, 1917)	–	–	–	60	40	–	–
<i>C. minuta</i> Playfair, 1917	–	–	–	–	60	20	–
<i>C. oviformis</i> Penard, 1902	30	–	–	40	80	–	–

Вид	Микробиотоп						
	БСК	СКМ	М	СТ	Т	ГО	О
<i>C. pusilla</i> Playfair, 1917	–	–	40	–	–	–	–
<i>C. sacculus</i> Penard, 1902	–	–	–	–	–	60	40
<i>Cucurbitella mespiliformis</i> Penard, 1902	–	–	–	–	–	20	–
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre, 1929	20	40	–	10	120	180	120
<i>C. intermedia</i> Kufferath, 1932	–	40	60	–	–	–	–
<i>C. kahli</i> Deflandre, 1929	–	–	–	–	–	–	100
<i>Diffugia brevicolla</i> Cash et Hopkinson, 1909	–	–	–	–	40	80	–
<i>D. compressa</i> (Leidi, 1879) Gauthier-Lievre et Thomas, 1958	–	–	–	60	–	–	–
<i>D. geosphaira</i> Ogden, 1991	–	–	–	–	–	–	40
<i>D. globulosa</i> (Dujardin, 1837) Penard, 1902	–	–	–	–	–	80	–
<i>D. gramen</i> Penard, 1902	–	–	–	–	–	–	60
<i>D. lebes</i> Penard, 1899	–	–	80	–	–	–	–
<i>D. leidy</i> Wailes, 1913	–	–	–	–	–	40	–
<i>D. mammillaris</i> Penard, 1893	–	–	–	–	–	–	40
<i>D. oblonga</i> Ehrenberg, 1838	–	–	–	60	–	–	–
<i>D. pulex</i> Penard, 1890	–	–	80	80	60	–	80
<i>D. rubescens</i> Penard, 1891	–	–	–	–	–	40	–
<i>Euglypha ciliata</i> (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1878	–	–	–	60	40	–	–
<i>E. compressa glabra</i> Wailes, 1915	20	–	–	60	80	–	–
<i>E. laevis</i> (Ehrenberg, 1845) Perty, 1849	20	80	–	80	80	60	40
<i>E. penardi</i> Meisterfeld, 1979	–	–	–	–	–	60	–
<i>E. rotunda</i> Wailes, 1915	–	80	–	–	80	–	60
<i>E. strigosa strigosa</i> (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1878	20	–	–	40	100	80	–
<i>E. strigosa glabra</i> Wailes, 1898	20	–	–	–	–	–	–
<i>Frenzelina minima</i> Hoogenraad, 1910	–	–	–	–	–	80	60
<i>Galeripora arenaria</i> (Greeff, 1866) González-Miguéns et al., 2021	–	–	–	–	–	–	40
<i>G. artocrea</i> (Leidy, 1876) González-Miguéns et al., 2021	–	–	80	–	–	–	–
<i>Heleopera rosea</i> Penard, 1890	–	–	–	–	–	40	–
<i>Lesquereusia pseudonebeloides</i> Golemansky, 1966	–	–	–	40	–	–	–

Вид	Микробиотоп						
	БСК	СКМ	М	СТ	Т	ГО	О
<i>L. spiralis</i> (Ehrenberg, 1840) Bütchli, 1888	–	20	40	60	–	60	–
<i>Meisterfeldia chibisovi</i> Bobrov, 2016	–	–	–	–	–	40	–
<i>Nebela collaris</i> (Ehrenberg, 1848) sensu Kosakyan et Gomaa, 2013	–	–	40	–	–	–	–
<i>N. flabellulum</i> Leidy, 1974	–	–	–	–	20	–	–
<i>N. tincta</i> (Leidy, 1879) sensu Kosakyan et Lara, 2012	–	–	140	–	–	–	–
<i>Oopyxis cyclostoma</i> Thomas, 1958	–	–	–	–	–	20	–
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909	–	–	–	–	–	–	40
<i>P. dissimulatrix</i> Chardez, 1969	20	40	–	–	–	–	–
<i>Pseudodifflugia archeri</i> Penard, 1899	–	–	–	–	40	–	40
<i>P. klarae</i> Kiss et Török, 2009	–	–	–	–	40	–	–
<i>Pyxidicula operculata</i> (Agardh, 1827) Ehrenberg, 1838	–	40	–	60	80	–	–
<i>P. patens</i> Claparède et Lachman, 1858	–	–	–	–	–	–	40
<i>Trigonopyxis arcula</i> Penard, 1912	–	40	–	–	–	–	–
<i>Trinema complanatum</i> Penard, 1890	–	60	40	100	–	–	–
<i>T. enchelys</i> Ehrenberg, 1838	–	20	–	–	60	–	–
<i>T. lineare</i> Penard, 1890	20	80	40	60	–	–	60
Суммарная численность, экз./г	280	880	1120	1620	1600	1580	1520
Количество видов	13	18	15	25	24	23	22
Индекс Шеннона, бит/экз.	2.533	2.815	2.621	3.117	3.1	2.982	2.976

Наименьшие число видов (11) и плотность раковинных амёб (280 экз./г) отмечены для сфагно-бионтного ксерофильного сообщества на сухих сфагновых кочках. Три вида раковинных амёб (*Assulina quadratum*, *Assulina colaris*, *Euglypha strigosa glabra*) обнаружены только в этом биотопе.

Разные виды раковинных амёб отличались по количественному обилию. Наиболее высокий показатель выявлен у детритофильного вида *Arcella gibbosa* (180 экз./г), самое низкое – у эври-топного сфагнофильного вида *Assulina quadratum* (10 экз./г).

Общее количество видов, обнаруженных в каждом из микробиотопов, колеблется от 13 до 25. Количество видов-доминантов в каждом микробиотопе болота Клюквенное-2 невелико (3–5 видов).

По видовой структуре сообщество доминантов отчетливо разделяется на три группы (Рис. 4). В первую из них вошли ксерофильные (*Cryptodifflugia oviformis*, *Corythion dubium*, *Assulina muscorum*, *Euglypha rotunda*) и эврибионтные (*Trinema lineare*, *Euglypha laevis*) виды раковинных амёб, обитающие в самых сухих микробиотопах; во вторую – гидрофильные виды (*Arcella gibbosa*, *Cyclopyxis eurystoma*) на самых увлажненных микробиотопах; в третью группу, которая заняла промежуточное положение, вошли мезофилы, обнаруженные на микробиотопах со средней увлажненностью. В составе этой группы отмечены как гидрофильные (*Centropyxis constricta*, *Centropyxis aerophila*, *Centropyxis orbicularis*), так и ксерофильный вид раковинных амёб (*Nebela tincta*).

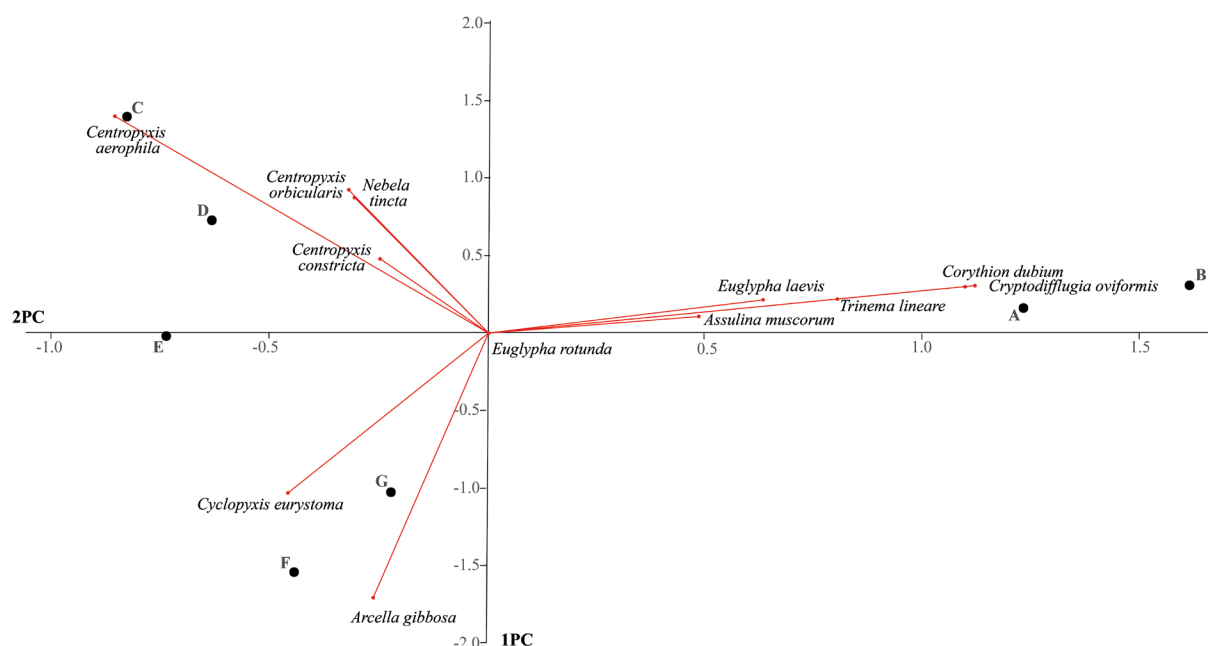


Рис. 4. Результат ординации сообществ доминантов методом главных компонент: 1 PC – 41.6 %; 2 PC – 24.5%; **A** – березово-сфагновая кочка, **B** – промежуток между кочкой и мочажинной, **C** – мочажина, **D** – заросший сфагнумом топкий край озерца, **E** – незаросший топкий край озерца, **F** – граница озерца, **G** – озерцо (суспензия донных осадков).

Обсуждение

Видовой состав раковинных амёб, населяющих разнотипные микробиотопы сфагнового болота Усманского бора, во многом совпадает с таковым болотных экосистем лесостепной зоны и юга лесной зоны Восточно-Европейской равнины (Бабешко и др., 2015), а также с составом сфагнобионтных раковинных амёб заболоченных водоемов Европейской части России (Цыганов и Мазей, 2007).

В исследованных сообществах раковинных амёб преобладали четыре семейства: Diffugiidae, Euglyphidae, Arcellidae, Centropyxidae, характерные для низинных болот (Малышева и др., 2014). В целом, данные семейства являются доминирующими во многих болотных биотопах в Европейской части России (Mazei and Tsyganov, 2007).

Низкое количественное обилие раковинных амёб в исследуемых биотопах (250–1620 экз./г) по сравнению с данными других исследований (Мазей и Ембулаева, 2015; Мазей и др., 2007; Цыганов и Мазей, 2007; Jassey et al., 2011) может указывать на экстремальные условия обитания, связанные с частыми периодами пересыхания и обводнения болота Клюквенное-2 (Филиппов и Прокин, 2017).

Заключение

В различных типах микробиотопов болота Клюквенное-2 обнаружено 72 вида и внутривидовых таксона раковинных амёб. Из исследованных семи типов микробиотопов, отличающихся по степени обводненности и составу субстрата, самыми богатыми по числу видов и количественному обилию были мезофильные сообщества раковинных амёб, населяющие промежуточные местообитания между моховыми и водными микробиотопами. Наиболее бедным по количеству видов и обилию было сообщество раковинных амёб, населяющих сухие сфагновые кочки. Количественное обилие разных видов раковинных амёб в сообществах оказалась дифференцированным: наиболее высокий показатель зафиксирован для вида *Arcella gibbosa*, наиболее низкий – у *Assulina quadratum*. Вдоль исследованной трансекты со сменяющимися друг друга разнотипными микробиотопами болота Клюквенное-2 наблюдается отчетливое изменение видового состава, видов-доминантов и количественного обилия раковинных амёб.

Список литературы

- Бабешко, К.В., Малышева, Е.А., Цыганов, А.Н., Новенко, Е.Ю., Мазей, Ю.А., 2015. Структура сообщества раковинных амёб в болотах южно-таежной подзоны на западе Европейской части России (Центрально-лесной государственный природный биосферный заповедник; Тверская область). *XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс* 5 (27), 20–27.
- Бобров, А.А., Чармен, Д., Уорнер, Б., 2002. Экология раковинных амёб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов). *Известия РАН. Серия биологическая* 6, 738–751.
- Животова, Е.Н., Коротеева, О.А., 2002. К изучению гидрохимического режима некоторых водоемов Усманского бора. В: Силина, А.Е., Гончарук, В.М. (ред.), *Гидробиологические исследования водоемов Среднерусской лесостепи*. Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия, 221–228.
- Мазей, Ю.А., Ембулаева, Е.А., 2015. Изменения сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль катен в лесостепной зоне. *Известия вузов. Поволжский регион. Естественные науки* 1 (9), 98–114.
- Мазей, Ю.А., Цыганов, А.Н., 2006. Пресноводные раковинные амёбы. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 300 с.
- Мазей, Ю.А., Цыганов, А.Н., Бубнова, О.А., 2007. Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных амёб мохового болота в среднем Поволжье. *Зоологический журнал* 86 (10), 1155–1167.
- 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), 72–77.
- Малышева, Е.А., Цыганов, А.Н., Бабешко, К.В., Новенко, Е.Ю., Мазей, Ю.А., 2014. Видовой состав и структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в болотных экосистемах Мордовского государственного природного заповедника. *Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича* 12, 330–336.
- Рахлеева, А.А., Корганова, А.А., 2005. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах. *Зоологический журнал* 84 (12), 1427–1436.
- Филиппов, Д.А., Прокин, А.А., 2017. Заметки о флоре охраняемого болота Клюквенное-1 (Воронежская область). В: Простаков, Н.И (ред.), *Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Труды биологического учебно-научного центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета. Вып. XXIX)*. Издательский дом ВГУ, Воронеж, Россия, 179–186.
- Цыганов, А.Н., Мазей, Ю.А., 2007. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб заболоченного озера в Среднем Поволжье. *Успехи современной биологии* 127 (4), 405–415.
- Adl, S.M., Bass, D., Lane, C.E., Lukes, J., Schoch, C.L., Smirnov, A. et al., 2019. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 66 (1), 4–19. <http://www.doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Gilbert, D., Mitchell, E.A., Amblard, C., Courdier, G., Francez, A.-J., 2003. Population dynamics and food preferences of the testate amoeba *Nebela tinctoria major-bohemica-collaris* complex (protozoa) in a *Sphagnum* peatland. *Acta Protozoologica* 42, 99–104.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1), 1–9.
- Jassey, V.E.J., Chiapusio, G., Mitchell, E.A., Binet, P., Toussaint, M.L., Gilbert, D., 2011. Fine-scale horizontal and vertical micro-distribution patterns of testate amoebae along a narrow fen/bog gradient. *Microbial Ecology* 61 (2), 374–385.
- 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* 55, 105–117. <http://www.doi.org/10.1016/j.ejop.2016.02.001>
- Mazei, Y.A., Tsyganov, A.N., 2007. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in a sphagnum bog (Middle Volga region, Russia). *Protistology* 5 (2–3), 156–206.
- Mieczan, T., Tarkowska-Kukuryk, M., 2013. Diurnal dynamics of the microbial loop in peatlands: structure, function and relationship to environmental parameters. *Hydrobiologia* 717 (1), 189–201.
- Mitchell, E.A., 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* 46 (2), 187–99. <http://www.doi.org/10.1007/bf03036882>
- Schönborn, W., 1965. Studien über die Gattung Diffugiella Cash (Rhizopoda, Testacea). *Limnologica* 3, 315–328.
- Todorov, M., Bankov, N., 2019. An atlas of sphagnum-dwelling testate amoebae in Bulgaria. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria, 286 p. <http://www.doi.org/10.3897/ab.e38685>

References

- Adl, S.M., Bass, D., Lane, C.E., Lukes, J., Schoch, C.L., Smirnov, A. et al., 2019. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 66 (1), 4–19. <http://www.doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Babeshko, K.V., Malysheva, E.A., Tsyganov, A.N., Novenko, E.Yu., Mazei, Yu.A., 2015. Struktura soobshchestva rakovinnykh ameb v bolotakh iuzhno-taеzhnoi podzony na zapade Evropeiskoi chasti Rossii (Tsentrал'no-lesnoi gosudarstvennyi prirodnyi biosfernyi zapovednik; Tverskaia oblast') [Species structure of testate amoeba assemblages in *sphagnum*-dominated ecosystems located in the South Taiga region (Central-forest state biosphere nature reserve, Tver' region)]. *XXI vek: itogi proshlogo i problemy nastoiashhego plus [XXI century: resumes of the past and challenges of the present plus]* 5 (27), 20–27. (In Russian).
- Bobrov, A.A., Charman, D.J., Warner B.G., 2002. Ekologiya rakovinnykh ameb oligotrofnykh bolot (osobennosti ekologii politipicheskikh i polimorfnykh vidov) [Ecology of testate amoebae of oligotrophic swamps (features of ecology of polytypical and polymorphic species)]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya [Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Series Biological]* 6, 738–751. (In Russian).
- Gilbert, D., Mitchell, E.A., Amblard, C., Courdier, G., Francez, A.-J., 2003. Population dynamics and food preferences of the testate amoeba *Nebela tinctorum-bohemica-collaris* complex (protozoa) in a *Sphagnum* peatland. *Acta Protozoologica* 42, 99–104.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1), 1–9.

- Jassey, V.E.J., Chiapusio, G., Mitchell, E.A., Binet, P., Toussaint, M.L., Gilbert, D., 2011. Fine-scale horizontal and vertical micro-distribution patterns of testate amoebae along a narrow fen/bog gradient. *Microbial Ecology* **61** (2), 374–385.
- Kosakyan, A., Gomaa, 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* **55**, 105–117. <http://www.doi.org/10.1016/j.ejop.2016.02.001>
- Mazei, Yu.A., Embulaeva, E.A., 2015. Izmeneniia soobshchestv pochvoobitaiushchikh rakovinnykh ameb vdol' katen v lesostepnoi zone [Changes in terricolous testate amoebae communities along catenas in the forest-steppe native zone]. *Izvestiya vuzov. Povolzhskii region. Estestvennye nauki* [News of higher educational institutions. Volga Region. Natural Sciences] **1** (9), 98–114. (In Russian).
- Mazei, Yu.A., Tsyganov, A.N., 2006. Presnovodnye rakovinnye ameby [Freshwater testate amoebae]. KMK Scientific Press Ltd, Moscow, Russia, 304 p. (In Russian).
- Mazei, Y.A., Tsyganov, A.N., 2007. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in a sphagnum bog (Middle Volga region, Russia). *Protistology* **5** (2–3), 156–206.
- Mazei, Yu.A., Tsyganov, A.N., Bubnova, O.A., 2007. The species composition, distribution, and structure of a testate amoeba community from a moss bog in the Middle Volga Basin [Vidovoi sostav, raspredelenie i struktura soobshchestva rakovinnykh ameb mokhovogo bolota v srednem Povolzh'e]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal] **86** (10), 1155–1167. (In Russian).
- Mazei, Yu.A., Bubnova, O.A., Chernyshov, V.A., 2009. Struktura soobshchestva rakovinnykh ameb (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) v Chibirleiskom mokhovom bolote (srednee Povolzh'e) [Community structure of testate amoebae (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) in Chibirleiskoye sphagnum bog (Middle Volga region)]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN* [Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences] **11** (1), 72–77. (In Russian).
- Malysheva, E.A., Tsyganov, A.N., Babeshko, K.V., Novenko, E.Yu., Mazei, Yu.A., 2014. Vidovoi sostav i struktura soobshchestv sfagnobiontnykh rakovinnykh ameb v bolotnykh ekosistemakh Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Species composition and structure of communities of sphagnobiont testate amoebae in swamp ecosystems of the Mordovian State Nature Reserve]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha* [Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve] **12**, 330–336. (In Russian).
- Mieczan, T., Tarkowska-Kukuryk, M., 2013. Diurnal dynamics of the microbial loop in peatlands: structure, function and relationship to environmental parameters. *Hydrobiologia* **717** (1), 189–201.
- Mitchell, E.A., 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* **46** (2), 187–99. <http://www.doi.org/10.1007/bf03036882>
- Philippov, D.A., Prokin, A.A., 2017. Zаметki o flore ohraniaemogo bolota Kliukvennoe-1 (Voronezhskaya oblast') [Notes on the flora of the protected bog Klyukvennoye-1 (Voronezh oblast)]. In: Prostakov, N.I. (ed.), *Sostoianie i problemy ekosistem srednerusskoi lesostepi* (Trudy biologicheskogo uchebno-nauchnogo centra "Venevitinovo" Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Vyp. XXIX) [The state and problems of ecosystems of the Central Russian forest-steppe (Proceedings of the biological educational and scientific center "Venevitinovo" of Voronezh State University. Issue XXIX)] Publishing House of the Voronezh State University, Voronezh, Russia, 179–186. (In Russian).

- Rakhleeva, A.A., Korganova, G.A., 2005. K voprosu ob otsenke chislennosti i vidovogo raznoobraziia rakovinnykh ameb (Rhizopoda, Testacea) v taezhnykh pochvakh [To the estimation of shell amoeba (Rhizopoda, Testacea) population and species diversity in taiga soils]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal] **84** (12), 1427–1436. (In Russian).
- Schönborn, W., 1965. Studien über die Gattung Diffugiella Cash (Rhizopoda, Testacea). *Limnologica* **3**, 315–328.
- Todorov, M., Bankov, N., 2019. An atlas of sphagnum-dwelling testate amoebae in Bulgaria. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria, 286 p. <http://www.doi.org/10.3897/ab.e38685>
- Tsyganov, A.N., Mazei, Yu.A., 2007. Vidovoi sostav i struktura soobshchestva rakovinnykh ameb zabolochennogo ozera v Srednem Povolzh'e [The species composition and structure of testate amoeba community in a bogged lake in the Middle Volga Basin]. *Uspekhi sovremennoi biologii* [Advances in current biology] **127** (4), 405–415. (In Russian).
- Zhivotova, E.N., Koroteeva, O.A., 2002. K izucheniiu gidrokhimicheskogo rezhima nekotorykh vodoemov Usmanskogo bora [The study of the hydrochemical regime of some water bodies of the Usman Pine Forest]. In: Silina, A.E., Goncharuk, V.M. (eds.), *Gidrobiologicheskie issledovaniya vodoemov Srednerusskoj lesostepi* [Hydrobiological studies of reservoirs of the Central Russian forest-steppe]. Voronezh State University, Voronezh, Russia, 221–228. (In Russian).