

СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ В ПОДСТИЛКЕ СОСНЯКОВ  
ЮКСЕЕВСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ПОЖАРА\*

S.E. Smolyaninova, A.V. Grenaderova

COMMUNITY STRUCTURE OF TESTATE AMOEBAE IN THE YUKSEEVO PINE FORESTS  
LITTER AFTER WILD FIRES (KRASNOYARSK REGION, SIBERIA)

**Смолянинова С.Э.** – магистрант каф. экологии и природопользования Института экологии и географии Сибирского федерального университета, г. Красноярск. E-mail: tuniekova\_svetlana@mail.ru

**Гренадерова А.В.** – канд. геогр. наук, доц. каф. экологии и природопользования Института экологии и географии Сибирского федерального университета, г. Красноярск. E-mail: grenaderova-anna@mail.ru

**Smolyaninova S.E.** – Magistrate Student, Chair of Ecology and Environmental Management, Institute of Ecology and Geography, Siberian Federal University, Krasnoyarsk. E-mail: tuniekova\_svetlana@mail.ru

**Grenaderova A.V.** – Cand. Geogr. Sci., Assoc. Prof., Chair of Ecology and Environmental Management, Institute of Ecology and Geography, Siberian Federal University, Krasnoyarsk. E-mail: grenaderova-anna@mail.ru

Исследование направлено на анализ видовой структуры сообществ раковинных амёб в лесных местообитаниях после воздействия пожара. Объектами исследования являются сообщества раковинных амёб в подстилках сосняков Юксеевского лесничества (северная граница Красноярской лесостепи, Большемуртинский район, Красноярский край), одно из которых – контрольный участок, и два – подвергшиеся пожару (в 1996 и в 2006 гг.). Всего идентифицировано 27 видов и инфравидовых таксонов раковинных амёб, наиболее обильны: *Cyclopyxis eurystoma* (14 % от общего количества обнаруженных раковинных амёб), *Trinema lineare* (12 %), *Trinema complanatum* (7,5 %), *Centropyxis orbicularis* (7,5 %), *Corythion orbicularis* (7,1 %) и *Euglypha rotunda* (6,6 %). Количество видов в сообществах варьирует от 7 до 19, наибольшее видовое разнообразие отмечено в моховом очесе и верхнем слое подстилки (подгоризонт L) сосняка разнотравного (контрольный участок); меньше всего видов отмечено в подгоризонте L на гару 2006 г., здесь спустя 10 лет после пожара в мало-мощной подстилке фиксируются виды, характерные для органо-минеральных почвенных горизонтов, высока доля эврибионтных видов из родов *Cyclopyxis*, *Trinema*. Высокое содержание зольных элементов в субстрате горевших биотопов способствовало развитию видов педобионтов: *Centropyxis aerophila*, *Heleopera sylvatica*, *Diffugia repardi*. Плотность населения раковинных амёб варьирует в пределах от 605 до 2738 экземпляров на 1 г воздушно-сухого вещества. Наибольшая плотность наблюдается в пробах контрольного участка, а также участка, горевшего в 1996 г., где структура сообществ в настоящее время приближается к исходной, характерной для подстилки

естественного леса. С помощью программного обеспечения Past 1-87b была оценена мера сходства видов между пробными площадками, установлено, что восстановление структуры сообществ раковинных амёб до близкой к контролю наблюдается в подстилках сосняков спустя 20 лет после пожара.

**Ключевые слова:** раковинные амёбы, лесная подстилка, восстановление сообществ раковинных амёб, пожары.

The research is directed at the analysis of specific structure of communities of testate amoebae in forest habitats after the impact of fire. The objects of the research are communities of testate amoebae in pine forests of Yukseevsky forest area (northern border of Krasnoyarsk forest-steppe, Bolshemurtinsky area, Krasnoyarsk Region), one of which is control site, and two have undergone the fire (in 1996 and in 2006). In total 27 types and infraspecies taxons of testate amoebae have been identified, the most plentiful are: *Cyclopyxis eurystoma* (14 % of the total), *Trinema lineare* (12 %), *Trinema complanatum* (7.5 %), *Centropyxis orbicularis* (7.5 %), *Corythion orbicularis* (7.1 %) and *Euglypha rotund* (6.6 %). The quantity of the types in communities varies from 7 to 19, the greatest specific variety is noted in moss tow and the top layer of laying (the subhorizon of L) of a pine forest mixed grasses (control site); least of all types it is noted in the subhorizon L on ashes of 2006, here 10 years later after the fire in low-power laying types, characteristic for the organo-mineral soil horizons are fixed, the proportion of eurybiontic species *Cyclopyxis*, *Trinema* is high. High maintenance of cindery elements in the substratum of the burning biotopes promoted the development of the types of pedobionts: *Centropyxis aerophila*, *Heleopera*

\*Исследования выполняются при поддержке гранта РФФИ №16-04-00796.

*sylvatica, Diffugia penardi. Population density of testate amoebae varies ranging from 605 to 2738 shells on 1 g of air solid. The greatest density is observed in the tests of control site, and also the site burning in 1996 where the structure of communities comes nearer to initial, characteristic for laying of natural wood now With the help of Past 1-87b software the measure of similarity of types between trial platforms has been estimated and established that the restoration of structure of communities of testate amoebae close to control is observed in laying of pine forests 20 years later after the fire.*

**Keywords:** *testate amoebae, forest ground litter, restoration of communities of testate amoebas, fires.*

**Введение.** Лесные пожары являются мощным фактором трансформации экосистем, приводят к изменению связности среды и пространственной структуры почвенного покрова, изменению набора и качеств экологических ниш [1, 2]. Нарушенные пожарами участки могут выступать в качестве мест проникновения чужеродных видов в экосистемы, для пиротрофных видов гари необходимы как местообитания [3, 4]. В настоящее время достаточно хорошо изучена восстановительная постпирогенная динамика растительных сообществ [5–7], а механизмы восстановления сообществ почвенной фауны на горях во многих случаях неясны. Остается открытым ряд вопросов, связанных с их восстановлением в связи с неоднородностью почвенного покрова гарей, структурой экотонных между гарью и лесом, интенсивностью и масштабом пожара [8–11]. Раковинные амебы (*Amoebozoa et Rhizaria*), или тестации, – представители нанофауны, освоившие значительный диапазон местообитаний, наиболее оптимального развития достигают в субстратах с высоким и стабильным уровнем влажности. Данные организмы занимают важное место в трофических цепях в составе почвенной биоты, способствуя деструкции целлюлозы и лигнина, обеспечивают биогенную аккумуляцию элементов минерального питания растений и микроорганизмов. Отличительным признаком раковинных амеб является наличие внешнего скелетного образования – раковинки, которая хорошо сохраняется в почве, и в связи с высокими индикаторными свойствами раковинных амеб позволяет их использовать для биодиагностики, в том числе при оценке воздействия пожаров на фауну лесных почв [12–15].

**Цель исследования:** выявление особенностей изменения структуры сообществ раковинных амеб в подстилках сосняков после воздействия пожаров разной интенсивности.

**Объекты и методы исследования.** В сентябре 2016 г. были отобраны пробы мохового очеса и подстилки в сосняках, подвергавшихся пирогенному воз-

действию разной интенсивности, вблизи села Юкеево Большемурутинского района (56°51'N 93°25'E, лесостепная зона Красноярского края). Пробы отобраны на трех участках:

1. Сосняк разнотравный (контрольный участок, номер площадки – П1), древесный ярус представлен сосной обыкновенной (10С), возраст сосны 100–110 лет, бонитет II-III, полнота – в среднем 0,7. В подросте отмечена сосна, осина (8С+2Ос высотой 1–1,5 м, густота подроста составляет 1000 шт/га), фиксируется появление березы. Кустарниковый ярус представлен шиповником, спиреей; травяно-кустарничковый ярус состоит из вейника, осочки, костяники, брусники; моховой покров из зеленых мхов, преимущественно *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. На участке отобрано 3 образца: 1) под подростом осины и березы объединенный образец из мохового очеса и опада (слабо затронутый разложением подгоризонт L, номер пробы П1Оч.+L, мощностью 6 см; 2) нижележащий подгоризонт ферментации органического вещества, мощность 9 см (F, номер пробы П1.1F); 3) под соснами объединенный образец из мохового очеса и подгоризонта L мощностью 6 см, номер пробы П1.2 Оч.+L.

2. Сосняк разнотравный, подвергшийся беглому низовому пожару в 1996 г. (слабая поврежденность, номер площадки – П2), древесный ярус разреженный, представлен сосной 7С (возраст 110 лет и более) 3С (50 лет), развит подрост из березы, сосны и ели (высота 0,7–0,8 м). Травяно-кустарничковый ярус состоит преимущественно из вейника и осочки, отмечен багульник, моховой покров из сфагновых и зеленых мхов развит мозаично (проективное покрытие около 60 %). Образцы подстилки отобраны под соснами с опалом до высоты 2,5–3 м: 1) П2L (мощность 2–3 см) и 2) П2.1F (мощность 2-3 см); и на открытом участке под подростом: 3) П2.2L (мощность 1 см) и 4) П2.3F (мощность 2 см).

3. Гарь 2006 г. представлена сосновой рединой 6С+4Б+Лц (сильная поврежденность, номер площадки – П3), средняя высота сосен достигает 24 м, диаметр – 32 см, у берез высота – 23 м, диаметр – 24 см, возраст берез и сосен составляет около 90 лет, подрост и подлесок отсутствует, возобновление хвойных пород отсутствует, сильная задернованность травами. Образцы подстилки отобраны на окраине сосновой редины на границе с поляной: 1) подгоризонт L мощностью 0,3 см (номер пробы П3L) представлен травянистыми остатками и листовым опадом; 2) ниже подгоризонт F мощность 2 см (П3.1F). Следующая точка отбора находилась в 20 м от окраины вглубь леса: 3) подгоризонт L мощность 0,5 см (П3.2L) и 4) подгоризонт F мощностью 1-2 см (П3.3 F).

В пределах каждого биотопа были взяты серии проб с площадок 20 см<sup>2</sup> послойно из подгоризонта L и F. Разделение подстилки на подгоризонты L-F-H проводили по степени переработанности растительного материала, его дисперсности и агрегированности, сложенности, окраске, освоенности живыми корнями, почвенными беспозвоночными и плесневыми грибами [16]. Всего проанализировано 11 образцов.

Подготовка образцов к ризоподному анализу выполнена по стандартной методике [17]. Микроскопирование проводилось под бинокулярным световым микроскопом «Микромед 2» при ×200 и ×400-кратном увеличении. При помощи определителей идентифицировали обнаруженные виды [17, 18]. В каждой про-

бе насчитывали не менее 150 раковинок, вычисляли относительное обилие видов, плотность населения сообществ раковинных амёб в 1 г в.с.в. (воздушно-сухого вещества). С помощью программного обеспечения Past 1-87b была оценена мера сходства между пробными площадками (коэффициент Жаккара). Проверка правильности определения трудноопределяемых видов выполнена доктором биологических наук, профессором МГУ им М.В. Ломоносова Анатолием Александровичем Бобровым.

**Результаты исследования.** Всего в ходе исследования было идентифицировано 27 видов и инфравидовых таксонов раковинных амёб (табл.). Количество видов в одном образце изменялось от 7 до 19.

Список обнаруженных видов раковинных амёб с указанием относительного обилия, %

Вид	П1 Оч.+L	П1.1 F	П1.2 Оч.+L	П2 L 1996	П2.1 F 1996	П2.2 L 1996	П2.3 F 1996	П3 L 2006	П3.1 F 2006	П3.2 L 2006	П3.3 F 2006
<i>Assulina seminulum</i>	0,5	-	1,8	9,3	4,3	1,9	4,3	-	-	-	-
<i>Assulina muscorum</i>	10,4	2,8	1,8	3,1	-	5,7	1,1	-	3,1	-	-
<i>Corythion dubium</i>	9,3	2,8	4,4	7,2	6,4	5,7	4,3	8,2	-	-	-
<i>Corythion orbicularis</i>	9,8	1,9	3,5	2,1	8,5	17,1	4,3	2,0	3,1	6,5	5,8
<i>Centropyxis aerophila</i>	-	-	-	-	4,3	1,0	-	2,0	-	26,1	-
<i>Centropyxis orbicularis</i>	7,8	11,1	15,8	3,1	4,3	6,7	10,6	2,0	-	-	6,5
<i>Centropyxis contrista</i>	-	-	-	1,0	-	1,0	-	-	-	-	-
<i>Centropyxis cassis</i>	4,1	8,3	7,0	7,2	6,4	3,8	12,8	2,0	10,8	-	-
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	5,2	0,9	-	-	2,1	-	-	-	-	-	1,9
<i>Cyclopyxis kahli</i>	1,6	-	-	5,2	4,3	3,8	3,2	8,2	13,8	-	5,8
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	13,5	32,4	14,0	6,2	21,3	9,5	17,0	10,2	35,4	-	3,9
<i>Diffugia penardi</i>	-	-	-	-	-	7,6	-	-	-	-	-
<i>Euglypha rotunda</i>	5,2	4,6	9,6	12,4	2,1	5,7	2,1	24,5	16,9	-	3,9
<i>Euglypha tuberculata</i>	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglypha strigosa</i>	-	-	-	4,1	4,3	-	-	-	-	-	-
<i>Euglypha strigosa glabra</i>	4,7	1,9	0,9	1,0	-	9,5	4,3	-	-	-	6,5
<i>Euglypha simplex</i>	7,8	2,8	2,6	5,2	-	2,9	6,4	4,1	-	6,5	1,9
<i>Tracheleulypha dentata</i>	2,1	6,5	6,1	5,2	6,4	2,9	1,1	4,1	3,1	19,6	2,6
<i>Trinema complanatum</i>	5,2	10,2	5,3	13,4	12,8	7,6	6,4	4,1	-	4,3	11,6
<i>Trinema lineare</i>	5,2	6,5	8,8	11,3	10,6	2,9	12,8	24,5	9,2	32,6	31,0
<i>Trinema penardi</i>	5,7	6,5	9,6	-	-	4,8	7,4	4,1	1,5	-	15,5
<i>Nebela minor</i>	-	-	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nebela tincta</i>	1,6	0,9	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nebela lageniformis</i>	-	-	2,6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Placocista glabra minima</i>	-	-	1,8	3,1	2,1	-	2,1	-	3,1	4,3	1,3
<i>Heleopera sylvatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9
Количество видов	18	15	19	17	15	18	16	13	10	7	14
Плотность, экз/1 г в.с.в.	2738	1385	2385	1039	604,9	2648	2395	544,4	1329	869,6	2141

Наиболее обильными видами были *Cyclopyxis eurystoma* (14 % от общего количества обнаруженных раковинных амеб), *Trinema lineare* (12 %), *Trinema complanatum* (7,5 %), *Centropyxis orbicularis* (7,5 %), *Corythion orbicularis* (7,1 %) и *Euglypha rotunda* (6,6 %). Два вида из вышеперечисленных (*C. eurystoma* и *T. lineare*) характеризовались высо-

кой встречаемостью и были обнаружены в более чем 85 % образцов. Высокая встречаемость (более 80 % образцов) была характерна для *Tracheleuglypha dentata*, *Corythion orbicularis* и *Trinema complanatum* (рис. 1). Шесть видов были обнаружены лишь однократно (см. табл.).

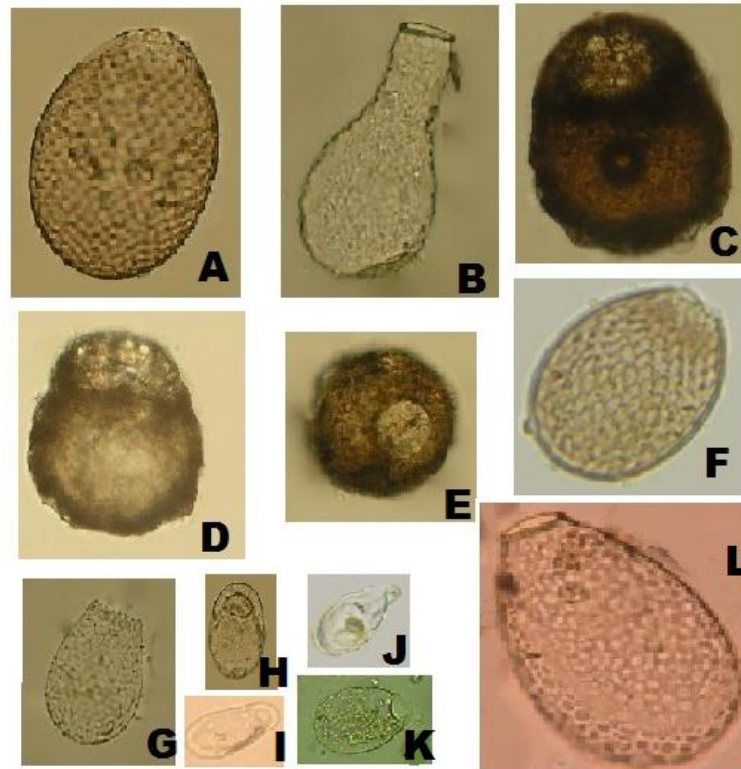


Рис. 1. Некоторые виды раковинных амеб из подстилки сосняков Южеевского лесничества: A – *Assulina seminulum*; B – *Nebela lageniformis*; C – *Centropyxis contrista*; D – *Centropyxis aerophila*; E – *Centropyxis eurystoma* v. *parvula*; F – *Assulina muscorum*; G – *Euglypha strigosa*; H, I – *Trinema penardi*; J – *Trinema complanatum*; K – *Corythion dubium*; L – *Nebela tincta*

Такие виды, как *Nebela minor*, *Nebela lageniformis*, *Nebela tincta*, *Euglypha tuberculata*, обнаружены исключительно в контрольных биотопах, эти виды, согласно классификации [19], встречаются в естественных ненарушенных лесных биотопах и являются деструкторами опада, типичными бриобионтами.

В подстилках горевших биотопов определены эврибионтные виды: *Centropyxis aerophila*, *Cyclopyxis kahli*, *Cyclopyxis eurystoma*, которые более типичны для органо-минеральных почвенных горизонтов (низкая увлажненность субстрата и повышенное содержание минеральных элементов). Высокое содержание зольных элементов в субстрате горевших биотопов способствовало развитию видов педобионтов: *Centropyxis aerophila*, *Heleopera sylvatica*, *Difflugia penardi*. Плотность населения раковинных

амеб варьирует в широких пределах – от 605 до 2738 экземпляров на 1 грамм воздушно-сухого вещества (рис. 2).

Наибольшая плотность наблюдается в пробах контрольного участка, а также участка П2, горевшего в 1996 г., где структура сообществ в настоящее время приближается к исходной, характерной для подстилки естественного леса. Более высокая плотность амеб в верхнем слое обусловлена включением в него мхов, на которых формируются комплексы из видов бриобионтов (*Assulina muscorum* – *Corythion dubium* – *Centropyxis orbicularis*). Под кроной взрослых сосен (пробы П2L и П2.1F) отмечается значительное снижение плотности раковинных амеб, вероятно, обусловленное большей сухостью подстилки под возрастными деревьями за счет перехвата влаги кроной.

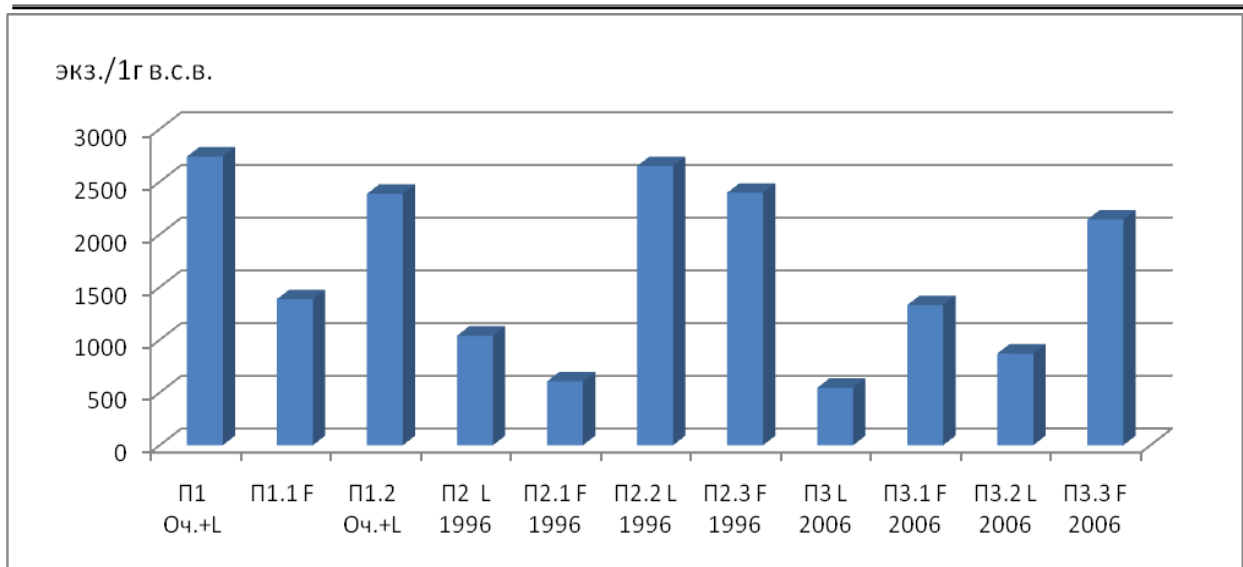


Рис. 2. Плотность раковинных амёб в подстилке сосняков

Сообщество раковинных амёб в подстилке участка П3 (гарь 2006 г.) характеризуется в целом немного меньшим видовым разнообразием (18 видов в 4 образцах) по сравнению с П2 (гарь 1996 г.) (21 вид) и контролем (22 вида), однако здесь отмечается преобладание более мелких по размеру амёб рода *Trinema*, *Corythion*, *Cyclopyxis*, типичных больше для органоминеральных горизонтов, довольствующихся мельчайшими запасами влаги, которой в данном случае больше в подгоризонте F (см. рис. 2).

В целом на всех площадках отмечено доминирование ксерофильных видов, характерных для мине-

ральных горизонтов почвы. Однообразие видовой структуры сообществ амёб, даже на уровне доминантных видов, отражает повышенную степень ксероморфизации условий среды, характерную для района Юксеевского лесничества в целом.

С помощью программного обеспечения Past 1-87b была оценена мера сходства видов между пробными площадками (рис. 3). Участки П2 (гари 1996 г.) близки к контролю, что может свидетельствовать о восстановлении сообществ после воздействия пожара. Между участком, горевшем в 2006 г., сходство с контролем практически отсутствует, значения этого индекса очень низки.

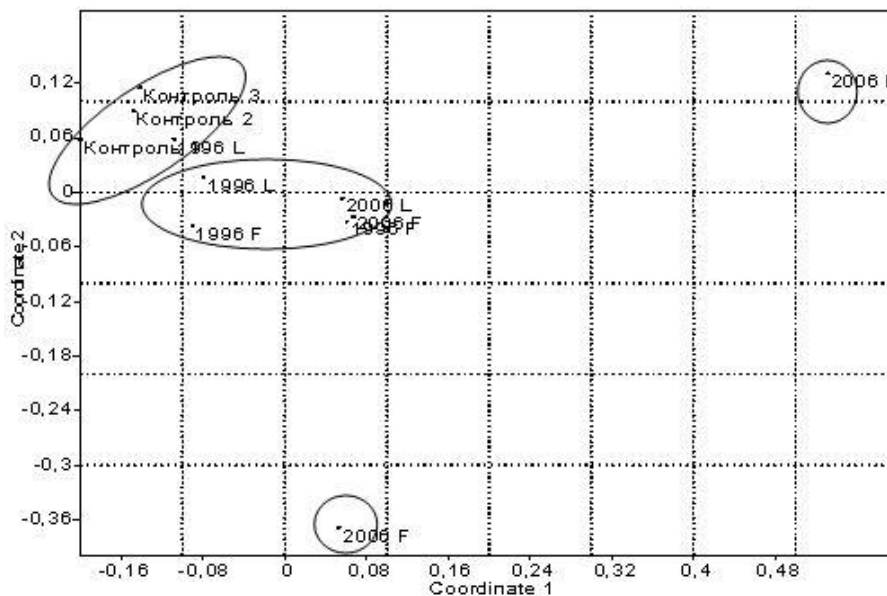


Рис. 3. Мера сходства видов между пробными площадками (коэффициент Жаккара)

**Выводы.** Исследование сообществ раковинных амёб на выгоревших участках показало, что в лесных местообитаниях после воздействия пожара происходит обеднение видового состава, появляются виды, характерные для органо-минеральных горизонтов почв, увеличивается доля эврибионтных видов из родов *Cycloporixis*, *Trinema*.

Сообщества недавно горевших биотопов (П3) отличаются малым сходством как внутри своей площадки, так и при сравнении с площадкой П1 и П2.

Восстановление структуры сообществ раковинных амёб, в подстилках сосняков подвергшихся пожару, наблюдается спустя 20 лет.

*Выражаем благодарность сотрудникам Юкеевского лесничества Большемурутинского района Красноярского края за помощь в организации полевых работ на территории лесничества.*

### Литература

1. Валендик Э.Н., Матвеев П.М., Софронов М.А. Крупные лесные пожары. – М.: Наука, 1979. – 198 с.
2. Goldammer J.G., Furyaev V.V. (eds.). Fire in ecosystems of boreal Eurasia. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1996. – 528 pp.
3. Holliday N.J. Species responses of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) during post-fire regeneration on boreal forest // Can. Entomol. – 1991. – V. 123. – P. 1369–1389.
4. Wikars L.O. Effects of forest fire and the ecology of fire adapted insects. Ph.D. thesis. Uppsala Univ., 1997. – 35 pp.
5. Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценоза // Экология. – 1981. – № 6. – С. 23–33.
6. Фуряев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996. – 253 с.
7. Lamotte M. The structure and function of a tropical savanna ecosystem / Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research. Golley F.B., Medina E. (eds). Berlin: Springer Verl. – 1975. – P. 179–222.
8. Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. – London: Chapman and Hall. – 1996. – 256 p.
9. Mitchell E.A.D., Charman D.J., Warner B.G. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future // Biodivers Conserv. – 2008. – № 17. – P. 2115–2137.

10. Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Malmstroem A., Persson T., Bengtsson J. Why are forest fires generally neglected in soil fauna research? A mini-review // Applied soil ecology. – 2016. – № 98. – P. 261–271.
11. Wanner M., Xylander W.E.R. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (Testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany // Ecol. Engineer. – 2003. – Vol. 20. – P. 113–119.
12. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 80 с.
13. Chardez D. Histoire Naturelle des Protozoaires Thecamoebiens // Naturalistes Belges. – 1967. – Т. 48. – P. 484–576.
14. Charman D.J., Warner B.G. Relationship between testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) and microenvironmental parameters on a forested peatland in northeastern Ontario // Can. J. Zoo. – 1992. – Т. 70. – P. 2474–2482.
15. Курьина И.В., Климова Н.В. Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири) // Вестн. ТГУ. Сер. «Биология». – 2016. – № 3 (35). – С. 161–181.
16. Сапожников А.П. Лесная подстилка – номенклатура, классификация и индексация // Почвоведение. – 1984. – № 5. – С. 96–105.
17. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Практическое руководство по идентификации почвенных тестаций. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 84 с.
18. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. – М.: КМК, 2006. – 300 с.
19. Chardez D. Ecologie generale des Thecamoebiens // Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherche de Gembloux. – 1965. – Vol. 33. – P. 307–341.

### Literatura

1. Valendik Je.N., Matveev P.M., Sofronov M.A. Krupnye lesnye pozhary. – M.: Nauka, 1979. – 198 s.
2. Goldammer J.G., Furyaev V.V. (eds.). Fire in ecosystems of boreal Eurasia. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1996. – 528 pp.
3. Holliday N.J. Species responses of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) during post-fire regeneration on boreal forest // Can. Entomol. – 1991. – V. 123. – P. 1369–1389.

4. Wikars L.O. Effects of forest fire and the ecology of fire adapted insects. Ph.D. thesis. Uppsala Univ., 1997. – 35 pp.
5. Sannikov S.N. Lesnye pozhary kak faktor preobrazovanija struktury, vozobnovlenija i jevoljucii biogeocenoza // Jekologija. – 1981. – № 6. – S. 23–33.
6. Furjaev V.V. Rol' pozharov v processe lesoobrazovanija. – Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1996. – 253 s.
7. Lamotte M. The structure and function of a tropical savanna ecosystem / Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research. Golley F.B., Medina E. (eds). Berlin: Springer Verl. – 1975. – P. 179–222.
8. Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. – London: Chapman and Hall. – 1996. – 256 p.
9. Mitchell E.A.D., Charman D.J., Warner B.G. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future // Biodivers Conserv. – 2008. – № 17. – P. 2115–2137.
10. Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Malmstroem A., Persson T., Bengtsson J. Why are forest fires generally neglected in soil fauna research? A mini-review // Applied soil ecology. – 2016. – № 98. – P. 261–271.
11. Wanner M., Xylander W.E.R. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (Testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany // Ecol. Engineer. – 2003. – Vol. 20. – P. 113–119.
12. Gel'cer Ju.G., Korganova G.A., Alekseev D.A. Pochvennye rakinnye ameby i metody ih izuchenija. – M.: Izd-vo MGU, 1985. – 80 s.
13. Chardez D. Histoire Naturelle des Protozoaires Thecamoebiens // Naturalistes Belges. – 1967. – T. 48. – P. 484–576.
14. Charman D.J., Warner B.G. Relationship between testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) and microenvironmental parameters on a forested peatland in northeastern Ontario // Can. J. Zoo. – 1992. – T. 70. – P. 2474–2482.
15. Kur'ina I.V., Klimova N.V. Soobshhestva rakinnyh ameb (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) v bolotnyh mestoobitanijah posle vozdeystvija pozharov (jug Zapadnoj Sibiri) // Vestn. TGU. Ser. «Biologija». – 2016. – № 3 (35). – S. 161–181.
16. Sapozhnikov A.P. Lesnaja podstilka – nomenklatura, klassifikacija i indeksacija // Pochvovedenie. – 1984. – № 5. – С. 96–105.
17. Gel'cer Ju.G., Korganova G.A., Alekseev D.A. Prakticheskoe rukovodstvo po identifikacii pochvennyh testacij. – M.: Izd-vo MGU, 1985. – 84 s.
18. Mazej Ju.A., Cyganov A.N. Presnovodnye rakinnye ameby. – M.: KMK, 2006. – 300 s.
19. Chardez D. Ecologie generale des Thecamoebiens // Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherche de Gembloux. – 1965. – Vol. 33. – P. 307–341.

