

Федеральное агентство по образованию
Томский государственный университет систем управления
и радиоэлектроники

А.Г. Карташев, Т.В. Смолина

**ВЛИЯНИЕ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЙ
НА ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ**

В-Спектр
Томск – 2011

УДК 593.11:665.61
ББК 40.3
К 27

К 27 Карташев А.Г., Смолина Т.В. Влияние нефтезагрязнений на почвенных беспозвоночных животных. – Томск: В-Спектр, 2011. – 146 с.
ISBN 978-5-91191-213-9

В монографии представлены результаты исследований по влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб и популяции дождевых червей. Проведён анализ влияний нефти и на других беспозвоночных животных. Впервые описаны структурные изменения сообществ раковинных амёб в зависимости от интенсивности действующих факторов. Выявлены зависимости популяционной изменчивости дождевых червей от вида загрязнений почвы: нефть, бензин, дизельное топливо. Показано, что почвенные беспозвоночные животные могут быть использованы в качестве биоиндикаторов уровня загрязнений.

Для научных сотрудников, преподавателей и студентов, специализирующихся в области экологий и природопользовании.

УДК 593.11:665.61
ББК 40.3

ISBN 978-5-91191-213-9

© А.Г. Карташев, Т.В. Смолина, 2011
© ТУСУР, 2011

Научное издание

*Александр Георгиевич Карташев,
Татьяна Владимирована Смолина*

**ВЛИЯНИЕ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЙ
НА ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ**

Корректор – В.Г. Лихачева
Верстка В.М. Бочкаревой

Издательство «В-Спектр»
Подписано к печати 25.08.2011
Формат 60×84¹/₁₆. Печать трафаретная.
Печ. л. 9,8. Усл. печ. л. 9,1.
Тираж 500 экз. Заказ 29.

Тираж отпечатан в издательстве «В-Спектр»
ИНН/КПП 7017129340/701701001
634055, г. Томск, пр. Академический, 13-24. Тел. 49-09-91
E-mail: bvm@sibmail.com

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Экологические проблемы нефтедобывающей отрасли Западной Сибири	5
Глава 2. Влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб	20
2.1. Систематика раковинных амёб	20
2.2. Морфология раковинных амёб	25
2.3. Биология раковинных амёб	28
2.4. Устойчивость раковинных амёб к нефтезагрязнениям	40
2.5. Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб суходольного луга	50
2.6. Влияние нефтезагрязнений на раковинных амёб влажного луга	64
2.7. Результаты полевых исследований по влиянию нефтезагрязнения на сообщества раковинных амёб	69
Глава 3. Влияние нефти и нефтепродуктов на дождевых червей	73
3.1. Дождевые черви (Lumbricidae).....	73
3.2. Влияние нефти и нефтепродуктов на поведение дождевых червей	79
3.3. Влияние нефти и нефтепродуктов на численность дождевых червей в природных условиях.....	92
Заключение	134
Литература	137

ВВЕДЕНИЕ

Развитие нефтедобывающей отрасли Западной Сибири привело к серьезным региональным экологическим изменениям. Нарушение естественной среды обитания начинается с проведения разведочных работ. Механическому разрушению подвергается почвенный покров на кустовых площадках, буровых скважинах, автодорогах. Высокоотоксичные буровые отходы складываются в непосредственной близости от водоемов, что приводит к их долговременному загрязнению. Снеговые и дождевые воды способствуют распространению токсических веществ и негативному влиянию их на растительные и животные сообщества.

Разливы нефти и высокополиминерализованных сенамских вод приводят к деградации биоценозов на площадях в десятки квадратных километров. В зависимости от типа экосистемы, количеств нефтезагрязнений и площади разливов можно выделить различные уровни деградации экосистем с характерными комплексами биоиндикационных показателей. В Западной Сибири существуют характерные биотопы: низовые и верховые болота, хвойные и лиственничные леса, агроценозы, озера, реки и т.д. Степень нарушенности растительного покрова зависит от состояния почвы и глубины проникновения нефти в почвенный слой. Естественно, что наиболее чувствительными являются растения с поверхностным типом корневой системы, в то время как к наиболее устойчивым относятся многолетние кустарники и деревья. Последующая деградация почвенного покрова приводит к существенному изменению плодородия почв и сообществ беспозвоночных животных. В зависимости от концентрации нефтезагрязнений изменяется и степень деградации различного типа экосистем. Вместе с тем естественных условиях достаточно сложно выявить зависимость трансформации биосистем от концентрации нефти и длительности воздействия. В этом отношении необходимо проведение лабораторных и полевых исследований в контролируемых условиях.

Беспозвоночные животные достаточно широко используются для целей биоиндикации (Карташев, 1999). Состояние сообществ почвенных беспозвоночных при нефтезагрязнениях изменяется в зависимости от уровня деградации почв. Устойчивость беспозвоночных животных варьирует в широких пределах. Большой интерес представляют дождевые черви и раковинные амёбы. Дождевые черви – представители почвенного слоя и рассматриваются в качестве индикатора хорошего качества почв. Сообщества раковинных амёб распространены повсеместно во всех влажных почвах и устойчивы к нефтезагрязнениям. В то же время недостаточная изученность влияния нефтезагрязнений на популяции дождевых червей и сообщества раковинных амёб не позволяет перейти к комплексной оценке биотропности нефти. Целью исследований являлось выяснение изменений популяций дождевых червей и сообществ раковинных амёб в зависимости от концентрации нефтезагрязнений природных экосистем.

Page F.C. The classification of «naked» amoebae (phylum Rhizopoda) // Arch. Proptistenk. 1987. Vol. 133, № 3–4. P. 199–217.

Rogerson A., Berger J. Protozoa and crude oil: Question of concern? // Spill. Technol. Newslett. 1980. Vol. 5, № 6. P. 157–160.

Schönborn W. Beschalte Amöben (Testacea). Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1966. 112 s.

Schönborn W. Vergleich der zönotischen Grössen, der Verteilungsmuster und der Anpassungsstandarts der Testaceen-Taxozönosen in der Biotopreihe vom Aufwuchs bis zum Erdboden // Limnologica (Berlin). 1968. Bd. 6, № 1. S. 1–22.

Stout J.D. Some observations on the protozoa of some beechwood soils on the Chiltern Hills // J. Animal Ecol. 1963. Vol. 32, № 2. P. 281–287.

Decloitre L. Le genre *Trinema* // Arch. Protistenk. 1981. Bd. 124. S. 193–218.

Deflandre G. Order des Testacealobosa (de Saedeleer, 1934), Testaceafilosa (de Saedeleer, 1934), Thalamia (Haeckel, 1862) ou Thecamoebiens (Auct.) (Rhizopoda, Testacea) // Traité de Zoologie. Paris: Masson édité, 1953. Vol. 1. F. 2. P. 97.

Deflandre G. Le genre *Arcella* Ehrb Morphologie-Biologic. Essai Phylogenetique et Systematique // Arch. Protistenk. 1928. Bd. 64. S. 152–287.

Deflandre G. Le genre *Centropyxis* Stein // Arch. Protistenk. 1929. B. 67. S. 322–375.

Deflandre G. Etude monographique sue le genre *Nebela* Leidy (Rhizopoda-Testacea) // Ann. Protistol. 1936. T. 5. P. 201–322.

Dorn P.B., Salanitro J.P. Temporal ecological assessment of oil contaminated soils before and after bioremediation // Chemosphere. 2000. № 40. P. 419–426.

Heal O.W. Observations on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum* // J. Anim. Ecol. 1964. Vol. 33. P. 395–412.

Kishaba K., Mitchell E.A.D. Changes in testate amoebae (Protists) communities in a small raised bog. A 40-year study // Acta Protozool. 2005. Vol. 44. P. 1–12.

Kudo R.R. Protozoology. Springfield, 1971. 1174 p.

Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G. et al. A new revised classification of Protozoa. The committee on Systematics and evolution of the Society of Protozoologists // J. Protozool. 1980. Vol. 27, № 1. P. 37–58.

Mitchell E.A.D., Bragazza L., Gerdol R. Testate amoebae (Protista) communities in *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. (Bryophyta): relationships with altitude and moss elemental chemistry // Protist. 2004. Vol. 155. P. 423–436.

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.

Müller M. The gydrinosome // Soc. Gen. Microbiol. Symposium. 1980. Vol. 30. P. 127–142.

Nguyen-Viet H., Gilbert D., Bernard N., Mitchell E., Badot P.-M. Relationship between atmospheric pollution characterized by NO₂ concentrations and testate amoebae abundance and diversity // Acta Protozool. 2004. Vol. 43. P. 233–239.

Ogden C.G., Hedley R.H. An atlas of freshwater testate amoebae. London: Oxford Univ. Press, 1980. 222 p.

Глава 1

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ НЕФТЕДОБЫВАЮЩЕЙ ОТРАСЛИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Нефтяная промышленность является одной из основных бюджетобразующих отраслей России. С точки зрения природно-ресурсного потенциала (ПРП) наиболее богатым регионом России является Сибирь. В ее недрах сосредоточены основные запасы многих полезных ископаемых, в том числе до 71% разведанных запасов нефти и 78% газа. В то же время выгодность добычи углеводородного сырья сочетается с нерентабельностью переработки на своей территории, так как расстояние до районов потребления велико и слишком большие сравнительные текущие затраты, особенно на заработную плату и эксплуатацию предприятий. Таким образом, наблюдается неадекватность существования потенциальной сырьевой базы и способов использования сырья. В связи с этим наблюдается трансформация ПРП, выражающаяся в том, что по каждому ресурсу добывается только наиболее доступная и наиболее высококачественная его часть, требующая наименьших усилий по добыче и становящаяся товаром при его минимальной обработке. Хаотичное, экологически необоснованное использование природных ресурсов происходило на протяжении всей истории освоения Сибири и происходит до сих пор (Чижов, 1998).

Трансформация ПРП характеризуется следующими основными чертами. На локальном уровне некомплексная добыча и загрязнение окружающей среды вызывают преждевременное использование технологически доступной части ресурса и выведение из хозяйственного оборота всего объекта. На объектах часто остаются значительные объемы нефти, не доступные лишь устаревшей технологии. В то же время известны технологии, позволяющие разрабатывать труднодоступные ресурсы. Впоследствии они обычно начинают применяться и происходят возвраты на «отработанные» объекты. Каждый последующий возврат требует значительных новых начальных капиталовложений. Безусловно, встречается и практически полное исчерпание ресурсов на объектах, которое приводит к закрытию предприятий и поселков на месторождениях. На региональном уровне полное использование ресурсов отдельных объектов, а также их технологическое истощение приводят к общему изменению объема и пространственной структуры этого потенциала. Освоение минеральных ресурсов начинается с наиболее транспортно-доступных и качественно лучших объектов (Плотников, 1997; Соколов, 2000).

Трансформация ПРП началась одновременно с началом освоения природных ресурсов Сибири. На первых этапах она шла медленно, затем стала ускоряться. Особенно отчетливо наблюдается с конца 1960-х годов, когда были разведаны крупнейшие месторождения углеводородов в Западной Сибири. В те времена назрела необходимость перестройки самого типа природопользования. В дальнейшем скорость трансформации ПРП увеличилась и нарастали сопутствующие экологические проблемы. В значительной степени этому способствовала экспортная направленность сырьевого сектора региональной экономики. Симптомы возникновения экологического кризиса в связи с трансформацией ПРП появились еще в середине 1970-х годов. Централизованное управление не смогло оценить новую ситуацию и справиться с ней традиционными методами, что привело к быстрому ухудшению положения с добычей углеводородного сырья в 1980-х годах. В это время проблема трансформации стала острой и начала приводить к затруднениям в снабжении сырьем перерабатывающих центров. Исторически этап совпал с наступившим экономическим кризисом, привел к падению объемов добычи углеводородов и их переработки. Все большую часть сырья стали отправлять на экспорт в обмен на «нефтедоллары», и все меньшая часть стала поступать на отечественные перерабатывающие заводы. Распространилось представление об истощении сырьевых ресурсов всего Сибирского региона. В действительности природные ресурсы были и остаются одним из главных элементов развития региональной экономики, а в ряде территорий – главной базой местной экономики Среднего и Нижнего Приобья (Ергин, 1999).

Сегодня неэффективным освоением охвачена значительная часть углеводородных ресурсов, и деградация природной среды широко распространилась по территории региона. Ресурсы были доступны при минимальных затратах, относительно простых технологиях и экстенсивных методах освоения. Наступил второй этап освоения ресурсов, который характеризуется все еще достаточно большими запасами ресурсов, но требует интенсивных методов, применения более тонких и современных технологий, автоматизированной и экологически безопасной техники в технологии добычи ископаемых (Конторович, 1999). Количественная трансформация ПРП: изменение структуры ресурса, объемы пригодных к использованию отходов фиксируются существующими методами, особенно по отдельным объектам. Иное положение с качественной трансформацией ресурсов, которая охватила достаточно большую территорию, но почти не улавливается существующей системой учета. Качественная трансформация выражается в загрязнении большого объема пресной воды без уменьше-

у работников нефтеперерабатывающей промышленности // Клиническая диагностика. 2001. №5. С. 41–44.

Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: Учеб. для студ. высш. учеб. заведений. М.: Гуманит. изд. центр «Владос», 1999. 592 с.

Шенборн В. Изучение эволюции на примере раковинных амёб (Testacea) // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 5. С. 530–540.

Яковлев А.С. Биологическая активность дерново-подзолистых почв и вопросы диагностики их свойств: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 23 с.

Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A. et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukariot. Microbiol. 2005. Vol. 52. P. 399–432.

Bartoš E. Koreňonožce radu Testacea. Bratislava. Vydav. Slov. Acad. Vied, 1954. 187 p.

Bonnet L. Le peuplement thecamoebiens des sols // Rev. Ecol. Biol. Sol. 1964. T. 1, 2. P. 123–408.

Bonnet L. Types morphologiques, écologie et evolution de la thèque chez les Thécamoebiens // Protistologica. 1975. Vol. 11, № 3. P. 303–378.

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., Hendon D., Woodland W.A. The identification of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in peats // QRA Technical Guide. 2000. № 9. London Quaternary Research Association. 147 p.

Charret R. Contribution a l'étude cytologique et biologique de *Hyalosphenia papilio* Leidy (Rhizopoda, Testacea) // Bull. biol. France et Belgique. 1964. Vol. 98. P. 369–390.

Corliss J.O. An interim utilitarian («Usre-friendly») hierarchical classification and characterization of the protists // Acta Protozool. 1994. Vol. 33. P. 1–51.

Decloitre L. Le genre *Euglypha* // Arch. Protistenk. 1962. Bd. 106. S. 51–100.

Decloitre L. Le genre *Euglypha* // Arch. Protistenk. 1976. Bd. 118. S. 31–53.

Decloitre L. Le genre *Cyclopyxis* // Arch. Protistenk. 1977. Bd. 199. S. 31–53.

Decloitre L. Le genre *Nebela* // Arch. Protistenk. 1977. Bd. 199. S. 325–352.

Decloitre L. Recherches aux plages du Bruce et de Bonne Grasse a Siv-Fours // Ann. Soc. Sci. Nat. Archeol. Toulon Var. 1978. T. 30, P. 202.

Decloitre L. Thecamoebiens recoltés sur feuilles de différents végétaux // Ann. Soc. Sci. Nat. Archeol. Toulon Var. 1979. T. 31. P. 148–155.

ные потоки вещества в ландшафтах и состояние экосистем. М.: Наука, 1981. С. 149–154.

Плотников В.В. Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень, 1997. 208 с.

Попков В.К., Воробьев Д.С., Лукьянцева Л.В., Рузанова А.И. Бассейн реки Васюган как модель пойменно-речной системы для изучения влияния нефтяного загрязнения на водные сообщества // Эколого-биогеохимические исследования в бассейне Оби. Томск, 2002. С. 220–245.

Развитие топливно-энергетического комплекса Западной Сибири: социальные и экологические последствия и перспективы / Под ред. А.Ю. Рыкуна, К.М. Южанина. Томск, ТГУ, 2010. 332 с.

Самосова С.М., Артемьева Т.И. Реакция почвенных животных и микроорганизмов на загрязнение нефтью и засоленными пластовыми водами // Проблемы почвенной зоологии: Тез. VI Всесоюз. совещ. Минск: Наука и техника, 1978. С. 207–208.

Семёнова Л.М. Морфофизиологические особенности покровов дождевых червей в связи с их образом жизни // Зоологический ж. 1968. Вып. 11. С. 1621–1627.

Середина В.П., Андреева Т.А. Интегральная оценка влияния нефти на основные параметры химического состояния почв // Гео-экологические проблемы почвоведения и оценки земель: Матер. междунар. науч. конф. Томск: Том. гос. ун-т, 2002. С. 101–106.

Ситдиков Р.В., Волокитин М.П. Экологические последствия загрязнения почв нефтью и нефтепромысловыми сточными водами // Экология и почвы: Избранные лекции X Всерос. Пущинской школы. Пущино, 2004. Т. 4. С. 325–330.

Соколов А.М. Нефть. М.: Недра, 1970. 384 с.

Солнцева Н.П. Геохимическая устойчивость природных систем к техногенным нагрузкам: принципы и методы изучения, критерии прогноза // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. М.: Наука, 1982. С. 181–216.

Солнцева Н.П. Добыча нефти и геохимия природных ландшафтов. М.: МГУ, 1998. 346 с.

Соромотин А.В. Влияние нефтяного загрязнения на почвенных беспозвоночных (мезофауны) в таежных лесах Среднего Приобья // Сибирский экологический ж. 1995. №6. С. 549–552.

Хаусман К. Протозоология. М.: Мир, 1988. 334 с.

Чижов Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского округа. Тюмень, 1998. 250 с.

Шакиров Д.Ф. Состояние энергетического метаболизма, свободнорадикального, микросомального окисления и обмена электролитов

ния его количества, деградации ландшафтов вблизи месторождений сырья, исчезновения ряда ценных растений и животных и т.д. Конечно, на такой огромной территории, трансформация ПРП пока не охватила все районы и выражается в каждом конкретном районе с разной степенью развития. Сохранились районы, где трансформация тех или иных ресурсов не стала значимой.

Каждая из стадий освоения нефтегазоносных территорий: разведка, обустройство месторождений и строительство систем магистральных трубопроводов, эксплуатация – отличается видами, интенсивностью, уровнями воздействия и степенью преобразования природной среды. Если для стадии строительства объектов характерны механические изменения на поверхности ландшафтов: нарушения почвенно-растительного покрова, изменение гидрологического режима, составляющих радиационного баланса, то при их эксплуатации типичными являются изменения энергетического воздействия: поступление потоков загрязняющих веществ во все элементы природной среды, шумовое воздействие на биотические комплексы (Карташев, 2007). Объектами воздействия нефтегазодобывающих и нефтегазо-транспортных средств являются практически все элементы природной среды, в том числе: атмосферный воздух, поверхностные и подземные воды, почвенный и растительный покров, биотические комплексы, пластовые залежи, происходит комплексное воздействие на все компоненты экосистем. Отсутствие других индустриальных объектов определяет необходимость тщательного выявления всех негативных экологических аспектов освоения углеводородных ресурсов.

Анализ экологических последствий эксплуатации нефтегазодобывающих объектов позволил выявить потенциально возможные экологические проблемы, возникающие при влиянии объектов нефтяной и газовой промышленности на окружающую среду, и распределить основные факторы техногенного воздействия по степени их влияния на природную обстановку. Основными факторами негативного влияния на природную среду при разведке, обустройстве и эксплуатации месторождений являются выбросы загрязняющих веществ в атмосферу, сбросы сточных вод на поверхность и в водные объекты, загрязнение экосистем нефтепродуктами, буровыми реагентами и другими технологическими жидкостями. Механическим **разрушениям подвергаются** почвы и надпочвенные покровы, изменяется гидрологический режим территории.

Проседание грунта и землетрясения происходят в старых нефтедобывающих районах России. Особенно это сильно чувствуется на Старогрозненском месторождении. Слабые землетрясения как результат интенсивного отбора нефти из недр ощущались в 1971 г., ко-

гда произошло землетрясение интенсивностью 7 баллов в эпицентре, который был расположен в 16 км от г. Грозного. В результате пострадали жилые и административные здания не только поселка нефтяников на месторождении, но и самого города. На старых месторождениях Азербайджана – Балаханы, Сабунчи, Романы, в пригородах г. Баку происходит оседание поверхности, что ведет к горизонтальным подвижкам, это является причиной смятия и поломки обсадных труб эксплуатационных нефтяных скважин. Аналогичное проседание поверхностного уровня и заболачивание наблюдаются на Советском месторождении Томской области и других районах Западной Сибири.

Существуют два вида механических воздействий на окружающую среду: частично разрушающих и полностью разрушающих биоценозы (Глазовская, 1997). Последствия воздействий в виде гарей, различных видов вырубок, линий электропередач и др., дестабилизирующих состояние природной среды, широко представлены на территории нефтегазового комплекса. Это вызывает определенное беспокойство и требует поиск решений, обеспечивающих снижение уровня таких воздействий. С антропогенной деятельностью в районах нефтегазового комплекса Западной Сибири связано увеличение частоты лесных пожаров. В отдельных районах Западной Сибири на больших пространствах скопилось значительное количество спелых и перестойных хвойных и лиственно-хвойных насаждений. Накопленная органическая масса в лесной подстилке лесов, периодически просыхая в засушливые годы, становится активным проводником огня. В связи с этим в результате возникающих пожаров спелые и перестойные насаждения сгорают ежегодно на сотнях тысяч гектаров. Огонь в этих лесах распространяется с большой быстротой, не встречая на своем пути никаких препятствий.

На территории средней и северной тайги Западной Сибири необходимо запретить условно-сплошные и постепенно-выборочные рубки во всех лесных формациях. Рубки, предусматривающие сохранение подроста и лесной подстилки с целью обеспечения условий для естественного возобновления леса, не приносят ожидаемого эффекта. Сохранный подрост неперспективен для формирования будущего древостоя. Как правило, после рубки он через 10–20 лет погибает. Лесовосстановительный процесс на вырубках осуществляется в основном за счет последующего возобновления, особенно на минерализованных участках с сильно разрушенной лесной подстилкой и уничтоженным живым напочвенным покровом. Сохраненная лесная подстилка и оставшийся живой напочвенный покров не только не создают условия для развития лесообразовательного процесса, а, наоборот, его усугубляют. Семена лесных пород – березы, осины, несмотря на

Лапшина Е.Д., Блойтен В. Типы нарушений и естественное восстановление растительности олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской области // Сибирский ботанический ж. Новосибирск, 1999. Т.1, №1. С. 129–140.

Лепинис А.К., Гельцер Ю.Г., Чибисова О.И., Гептнер В.А. Определитель Protozoa почв европейской части СССР. Вильнюс, 1973. 172 с.

Лозановская И.Н., Орлов Д.С., Садовникова Л.К. Экология и охрана биосферы при химическом загрязнении. М.: Высшая школа, 1998. 287 с.

Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Раковинные амебы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). Структура сообщества // Зоологический ж. 2006. Т. 85, № 12. С. 1395–1404.

Молодова Л.П. Особенности распространения почвенной мезофауны вблизи нефтяной скважины // Экология. 1980. №3. С. 89–91.

Нарзулаев С.Б., Капилевич Л.В., Филиппов Г.П., Савченков М.Ф. Медицинская экология. Томск: ТГУ, 1998. 188 с.

Непряхин Е.М. Почвы Томской Области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1977. 438 с.

Никитина З.И., Голодяев Г.П. Экология микроорганизмов и санация почв техногенных территорий. Владивосток: Дальнаука, 2003. 179 с.

Николюк В.Ф., Мавлянова М.И., Насырова З.А. Биологически активные вещества почвенных простейших и растения // Почвенные простейшие. Сер. Протозоология. Вып. 5. Л.: Наука, 1980. С. 52–72.

Новицкий В.В., Козлов Ю.А., Лаврова В.С., Шевцова Н.М. Гемопоз, гормоны, эволюция. Новосибирск: Наука, 1997. 432 с.

Огородников А.В., Середина В.П., Хромых В.С. Почвенно-экологический мониторинг загрязнения пойменных экосистем нефтью и продуктами нефтедобычи на нефтяных месторождениях Западной Сибири // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: Матер. междунар. науч. конф. Томск, 2000. Т. 1. С. 18–20.

Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 231 с.

Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.

Пиковский Ю.И. Природные и техногенные потоки углеводов в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1993. 208 с.

Пиковский Ю.И., Солнцева Н.П. Геохимическая трансформация дерново-подзолистых почв под влиянием потоков нефти // Техноген-

пехи почвоведения. Сов. почвоведы на 13-й Междунар. конгрессе почвоведов в Гамбурге. М., 1986. С. 64–68.

Ильин Н.П., Калачникова И.Г., Каркишко Т.И. Наблюдения за самоочищением почв от нефти в средней и южной тайге // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. М.: Наука, 1982. С. 245–270.

Калужин В.,А. Использование аборигенных видов микроорганизмов при комплексных работах по очистке территорий от последствий разливов нефти // Вестник ТГУ. Томск, 2009. № 327. С. 200–205.

Карпов С.А. Система протистов. Омск: ОмГПУ, 1990. 215 с.

Карташев А.Г., Козлов К.С., Грязнов А.Г. Влияние нефтезагрязнений на выживаемость дождевых червей // Сибирский экологический ж. 2006. №5. С. 629–637.

Карташев А.Г. Экологические аспекты нефтедобывающей отрасли Западной Сибири. Томск: ТУСУР, 2007. 218 с.

Карташев А.Г. Биоиндикация экологического состояния окружающей среды. Томск: Водолей, 1999. 192 с.

Карташев А.Г., Смолина Т.В. Влияние нефти на популяцию раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в условиях искусственного загрязнения // Зоологический ж. М., 2007. Т. 85, №11. С. 1027–1033.

Козлов К.С., Антонова Е.В. Кариопатологические изменения амёбозитов дождевых червей под влиянием дизельного топлива // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных экосистемах. Днепрпетровск, 2003. С. 37–40.

Козлов К.С., Карташев А.Г. Изменение численности и поведенческих реакций дождевых червей в условиях загрязнения почв нефтью // Сибирский экологический ж. 2004. № 4. С. 463–466.

Корганова Г.А. Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Testacea): фауна, экология, принципы организации сообществ: Дис. ... д-ра биол. наук. 1997. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. 343 с.

Корганова Г.А. К вопросу о системе простейших и таксономическом положении раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124, № 5. С. 443–456.

Криволуцкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 272 с.

Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси И.В. и др. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 94. С. 22.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. 1. Протеомы к построению системы. СПб.: Наука, 1994. 282 с.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. 2. Прокариоты и низшие эвкариоты. СПб.: Наука, 1998. 357 с.

приток извне, не находят на лесной подстилке условий для прорастания и закрепления. Такие лесосеки, захламлённые порубочными остатками, с оставшимся тонкомером, подростом и лесной подстилкой в засушливые годы становятся пожароопасными и, как правило, прогорают.

Лесные коридоры ЛЭП выполняют положительную роль противопожарных разрывов, что важно для территорий, сплошь покрытых лесом. Эта роль особенно эффективна в случае, если службы по эксплуатации ЛЭП своевременно проводят очистку полосы отчуждения от восстанавливающихся растительных сообществ. В настоящее время территории ЛЭП на суходолах восстанавливаются исходными насаждениями. Особенно активно лесообразовательный процесс осуществляется на участках с разрушенной лесной подстилкой, перемешанной с верхним слоем почвы. Также успешно восстановление леса происходит в местах расположения опор, где при их установке полностью разрушен напочвенный покров. На протяженных участках между опор, в местах с максимально сохраненной лесной подстилкой и живым напочвенным покровом, лесовозобновление протекает пассивно. Здесь активно развивается надпочвенный покров, состоящий в основном из влаголюбивых и светолюбивых растений, различных видов кустарников. Совместно с сохраненной лесной подстилкой они препятствуют поселению древесных растений, содействуя тем самым заболочиванию суходольных территорий или образованию пустырей. На заболоченных участках с небольшой торфяной залежью, где торфяной слой разрушен и частично перемещен, активно поселяются древесные растения и начинают образовываться лесные сообщества, что ускоряет замещение болотных участков лесными.

Прокладка дорог различного назначения на территории нефтегазового комплекса привела на значительных пространствах к изменению режима поверхностного и грунтового стоков. Перехват стока вод привел к усиленному обводнению прилегающих к дорогам участков и вымочке лесов. Об этом свидетельствуют широко распространенные участки высохшего леса, приуроченные к искусственно обводненным территориям. В местах подтопления прокладывают дренажные трубы, пытаясь реанимировать некогда залесенные земли. Преобразование среды обитания леса в этих местах настолько сильное, что такими простыми и запоздалыми мероприятиями уничтоженные леса теперь не восстановить. Необходимы специальные научно обоснованные технологии по рекультивации земель, разработкой которых никто пока не занимается. Наряду с вымочкой лесов прокладка дорог вызвала интересный эффект, который должен быть оценен и использован в решении различных экологических проблем таежных терри-

торий. При возведении полотна дороги в результате срезания грунта и его перемещения полностью преобразуется природная среда территории, прилегающей к насыпи дороги. Поверхностный слой отложенный часто замещается новыми видами вскрытых рыхлых отложений, характеризуется полностью отсутствием почвы и мелкогрядным рельефом. Как выяснилось, эти территории повсеместно активно заселяются древесными растениями вопреки отсутствию почвы. На них начинают развиваться лесные сообщества по фоновой схеме послепожарного развития. Сейчас прилегающая зона старых дорог, их откосы сплошь покрыты молодыми насаждениями, по продуктивности и обилию видового состава не уступающими окружающим лесам. Лесообразовательный процесс особенно активно осуществляется на суглинистых и супесчаных почвах. Видимо успешность лесовозобновления связана с улучшением теплофизических свойств грунтов в результате разрушения лесной подстилки, улучшением дренажа и увеличением рыхлости геологического субстрата. На песчаных крупнозернистых почвах, особенно в районах северной тайги, лесовозобновление замедляется (Лапшина, Блайтен, 1999).

На территории нефтегазового комплекса скопились десятки тысяч кустовых оснований, которые являются опасными для природной среды. Сами по себе кустовые основания как песчаные насыпи площадью 2–3 га не представляют большой угрозы для существования окружающих экосистем. Ущерб от них заключается в том, что уничтоженный лес в пределах площади, отведенной под кустовые основания, не участвует в продуцировании биомассы. На территориях кустовых оснований располагаются шламовые амбары, которые являются источником химического загрязнения окружающей среды и выносятся с поверхностными водами. В меньшей степени трубопроводы нарушают гидрологический режим территории, что ведет к повышению обводнения и перестройке структуры растительного покрова. Помимо этого, прокладка трубопроводов вызывает и положительные эффекты. При строительстве трубопроводов на заболоченных участках в результате разрушения и перемещения торфяной залежи, образования валов из насыпного и перевернутого торфа возникают благоприятные условия для появления древесных растений на болотах. Древесно-кустарниковые растения, поселившиеся на этих новообразованных формах рельефа, в дальнейшем хорошо развиваются по мере минерализации торфа. Лесообразовательный процесс подобного типа, вызванный разрушением торфяной залежи, широко распространен в районах нефтегазового комплекса. Этот процесс особенно активно осуществляется на болотах с мелкозалежными торфами, особенно вблизи стен леса. Используя аналогичный природный опыт,

Гельцер Ю.Г., Ибадов Р.Р., Мордкович Г.Д. Почвенные простейшие как компонент биогеоценоза // Почвенные простейшие. Сер. Протозоология. Вып. 5. Л.: Наука, 1980. С. 21–34.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А. Почвообитающие раковинные корненожки (Protozoa, Testacida) и их индикаторное значение // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М., 1976. С. 116–140.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А. Адаптация простейших к жизни в почве и их индикаторное значение // Почвенные простейшие. Сер. Протозоология. Вып. 5. Л.: Наука, 1980. С. 36–51.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Почвенные раковинные амебы и методы их изучения. М.: Изд-во МГУ, 1985. 79 с.

Герасимова Н.Н., Коваленко Е.Ю., Сагаченко Т.А. Распределение азотсодержащих соединений в нефтях из Верхнеюрских отложений Западной Сибири // Матер. 5-й Междунар. конф. «Химия нефти и газа». Томск: Изд-во Ин-та оптики атмосферы СО РАН, 2003. С. 72–74.

Гиляров М.С. Почвенные раковинные амебы (Testacea) и их значение для диагностики болотных почв // Почвоведение. 1955. № 107. С. 61–65.

Глазовская М.А. Теория геохимии ландшафтов в приложении к изучению техногенных потоков рассеяния и анализу способности природных систем к самоочищению // Техногенные потоки вещества в ландшафтах и состоянии экосистем. М.: Наука, 1981. С. 7–41.

Даутов Р.К., Гайнутдинов М.З., Минибаев В.Т. Нарушение биохимического круговорота веществ, вызванное загрязнением почвы нефтью и нефтепромысловыми водами // Биохимический круговорот веществ: Тез. докл. Всесоюз. конф. Пушкино, 1982. С. 124–125.

Денисенков В.П. Основы болотоведения. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2000. 224 с.

Догель В.А. Общая протистология. М.: Сов. наука, 1951. 603 с.

Евдокимов Е.В. Динамика популяций в задачах и решениях. Томск: ТГУ, 2001. 73 с.

Ергин Д. Добыча. Всемирная история борьбы за нефть, деньги и власть. М., 1999. 551 с.

Заварзин А.А. Основы сравнительной гистологии. Л., ЛГУ, 1985. 400 с.

Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. – М.: Наука, 2004. 348 с.

Звягинцев Д.Г., Гузев В.С., Левин С.В. Изменения в комплексе почвенных микроорганизмов при антропогенных воздействиях // Ус-

Борисович Т.М. Влияние нефтяного загрязнения на почвенных простейших // Матер. докл. IX Междунар. коллоквиума по почвенной зоологии. Вильнюс, 1985. С. 43.

Борисович Т.М. К вопросу о влиянии нефтепромысловых сточных вод на почвенных простейших // Проблемы почвенной зоологии: Матер. IX Всесоюз. совещ. Тбилиси, 1987. С. 45–46.

Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 3–40.

Волостнов Д.В. Предварительная оценка интегрального ущерба окружающей среде при добыче нефти и газа на предприятиях АО Томскнефть // Чтения памяти Ю.А. Львова. 11 Межрегиональная экологическая конференция. Томск, 1998. С. 91–93.

Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. 102 с.

Гайнутдинов М.З., Храмов И.Т., Гилязов М.Ю. Влияние нефтяного загрязнения почвы на ее плодородие // Тез. докл. X науч. конф. почвоведов, агрохимиков и землевладельцев Южного Урала и Поволжья. Уфа, 1982. С. 232–233.

Гашев С.Н. Методика оценки фитопригодности нефтезагрязнённых территорий. Тюмень, 1992. 13 с.

Гриценко А.И., Аكوпова Г.С., Максимов В.М. Экология. Нефть и газ. М.: Наука, 1997. 598 с.

Гельцер Ю.Г. Протозойная фауна пойменных и дерново-подзолистых почв и ее связь с ризосферой некоторых сельскохозяйственных растений: Автореф. дис. ... к.б.н. М., 1964. 22 с.

Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие как тест для изучения биологически активных веществ // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. и почвовед. 1967. №2. С. 31–39.

Гельцер Ю.Г. Сравнительная характеристика протозойной фауны ризосферы некоторых сельскохозяйственных растений // Улучшение плодородия почв нечерноземной зоны. М., 1967. С. 135–145.

Гельцер Ю.Г. Простейшие почв поймы реки Клязьмы и методы их идентификации и количественного учета // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., 1970. С. 178–194.

Гельцер Ю.Г. Видовой состав и количество простейших в почвах европейской части СССР // Динамика микробиологических процессов в почве и обуславливающие ее факторы. Ч. 2. Таллин, 1974. С. 165–170.

Гельцер Ю.Г. Методы изучения почвенных простейших / Почвенные простейшие. Сер. Протозология. Вып. 5. Л.: Наука, 1980. С. 154–165.

Гельцер Ю.Г. Простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты (систематика, экология). М.: Изд-во МГУ, 1993. 175 с.

создавая грядный рельеф, можно естественно залесить болотные системы, тем самым возратить часть земель, которые когда-то были покрыты лесами. Нефтепроводы для лесо-болотных комплексов потенциально опасны всегда как источники возможного нефтяного загрязнения в случае их порывов. Статистика свидетельствует, что наиболее часто порывы нефтепроводов происходят на границах, контрастно отличающихся по гидрологическому режиму: в болотных системах и в зонах перехода от болота к лесу.

Наиболее характерным последствием деятельности всех ведомств, ведущих хозяйственную деятельность в районах нефтегазового комплекса, является повсеместная захлапленность лесов. Вокруг участков, отторженных под строительство любых сооружений, брошены невывезенная древесина, выкорчеванные деревья и различные отходы производства. Чаще всего хлысты деревьев просто сгреблены бульдозерами в валы и навечно оставлены как памятник работы временщиков. В этих валах похоронены тысячи кубометров никем не востребованной качественной древесины.

Основными источниками химического загрязнения нефтегазодобывающих районов являются бурение, аварийное фонтанирование разведочных скважин, сброс отработанных буровых растворов и неочищенных сточных вод в водоемы и почву, повреждение магистральных и внутрипромысловых нефтегазопроводов. В общем объеме загрязнения воздушного бассейна составляют более 80%. В валовых выбросах от стационарных источников преобладают окись углерода – 52,8%, окислы азота – 7,7%, углеводороды – 35%. Увеличение выбросов загрязняющих веществ в атмосферу от стационарных источников связано с увеличением добычи углеводородного сырья и увеличением объемов сжигания природного и попутного газа в факелах. На водные и земельные экосистемы основная антропогенная нагрузка формируется в районах геологоразведки и добычи углеводородного сырья. Это обусловлено воздействием на земли транспортных средств в условиях многолетней мерзлоты и бездорожья; выполнением буровых работ и испытанием глубоких скважин с обычно практикуемой технологией активизации поступления углеводородов на поверхность земли; строительством и функционированием нефтегазопроводов; созданием искусственных хранилищ углеводородов и т.п.

Воздействие нефтепромыслов на речной бассейн характеризуется высокой поражающей способностью. Из всех загрязняющих веществ, поступающих в реки, основная часть приходится на нефть, нефтепродукты, фенолы. Нефтяное загрязнение отрицательно сказывается на качестве воды и условиях обитания гидробионтов. Нефтяная пленка на поверхности воды ухудшает кислородный режим водо-

ема. Загрязнение почв нефтью в местах, связанных с ее добычей, переработкой, транспортировкой и распределением, превышает фоновые значения в десятки раз. При эксплуатации нефтяных месторождений Западной Сибири на поверхность поступает более 2% добытой нефти. При локальном разрыве только одного нефтепровода на почвенный покров попадает несколько тысяч тонн сырой нефти, загрязняя территорию от 0,1 га до нескольких гектаров. Нефть является жидким природным раствором разнообразных компонентов, в том числе более 500 углеводородов не имеют аналогов в современных живых природных объектах (Попков, Рузанова, Воробьев, Лукьянцева, 2002).

Экологическое значение имеют низкомолекулярные метановые углеводороды (до 40% общей массы нефти), растворимые в воде и обладающие токсическими свойствами; высокомолекулярные парафиновые углеводороды (18–20%), малорастворимые или не растворимые в воде; циклические нафтеновые и ароматические углеводороды (40–60%), растворимые в воде, обладающие токсическими и канцерогенными свойствами; высокомолекулярные нефтяные смолы (1,6–20%) и асфальтены (0,3–1,8%), практически не растворимые в воде и являющиеся источниками высокотоксичных диоксидов; нефтяные газы, растворенные в подземной нефти при высоком геостатическом давлении и выделяющиеся из нефти при ее поступлении на поверхность; химические элементы: ванадий, никель, марганец, свинец, кадмий, мышьяк, ртуть и др., обладающие токсическими, канцерогенными и аллергическими свойствами; нефтяные воды с высоким содержанием ионов и восстановленных форм серы (H_2S), углерода (CH_4) и азота (NH_3), нарушающие баланс веществ в экосистемах.

При оценке последствий загрязнения нефтью необходимо учитывать особенности распространения нефти и ее компонентов в природных средах, характер влияния природных и техногенных факторов на поведение нефти и ее компонентов, отклик на нефтяное загрязнение физических, химических и биологических систем (Мионов, 1976; Зорькин, 1989; Михайлова, 1992). При нефтяном загрязнении водных объектов сырая нефть находится в них в виде нефтяной пленки, свободно плавающей на водной поверхности, в растворенной форме и в виде твердых веществ, оседающих непосредственно на дно. Нефтяную пленку образуют компоненты сырой нефти, обладающие гидрофобными свойствами и имеющие удельный вес, меньший, чем у воды. Одна тонна сырой нефти покрывает нефтяной пленкой 1,3 км² водной поверхности. Через пленку практически не проникает лучистая солнечная энергия, и на границе «водная поверхность – атмосфера» прекращается обмен кислородом, углекислотой и

ЛИТЕРАТУРА

- Агрохимические методы исследования почв. М.: Наука, 1965. 436 с.
- Акопова Т.С., Гриценко А.Н., Максимов В.М. Экология, нефть и газ. М.: Наука, 1997. 598 с.
- Аксенов В.С., Камьянов В.Ф., Титов В.И. Гетероатомные компоненты нефтей. Новосибирск: Наука, 1983. 237 с.
- Алекперов И.Х. Инфузории загрязненных нефтью водоемов и почв Апшерона // Цитология. 1992. № 4, т. 34. С. 16–17.
- Алексеев Д.А. Элементный состав раковин почвенных тестаций // Современные проблемы протозоологии: Матер. III Всесоюз. съезда протозоол. Вильнюс, 1982. С. 20.
- Андреева Т.А. Интегральная оценка воздействия нефтяного загрязнения на параметры химического и биологического состояния почв таежной зоны Западной Сибири: Автореф. дис. ... к.б.н. Томск, 2005. 15 с.
- Артемьева Т.И., Штина Э.А. Экологические последствия загрязнения почв нефтью // Бактериальный фильтр Земли: Тез. докл. семинара, 30–31 мая 1985 г. Пермь, 1985. Т. 1. С. 28–29.
- Артемьева Т.И., Жеребцов А.Л. Влияние нефтяного загрязнения на педобионтов природоклиматических зон // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере. Сыктывкар, 1999. С. 16–17.
- Бардик Д.Л., Леффлер У.Л. Нефтехимия / Пер. с англ. М.: ЗАО «Олимп-Бизнес», 2001. 416 с.
- Бейер Т.В., Крылов М.В., Серавин Л.Н., Старобогатов Я.И. Протисты: Руководство по зоологии. СПб.: Наука, 2000. Ч. 1. 679 с.
- Беккер З.Э. Физиология грибов и их практическое использование. М., 1963. 268 с.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific press, 1994. 250 с.
- Бобров А.А. Раковинные амебы и закономерности их распределения в почвах // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1130–1137.
- Борисович Т.М. К протистофауне почв, загрязненных нефтью // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Киев: Наук. думка, 1981. С. 36–37.
- Борисович Т.М. К роли простейших в процессах биodeградации нефти в почве // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. Киев: Наука, 1984. С. 44–45.

увеличение числа амёбоцитов с измененной формой ядер. Проведённые исследования выявили новые адаптивные изменения структуры сообществ раковинных амёб и популяций дождевых червей в зависимости от концентрации нефти и нефтепродуктов в почвах Западной Сибири. На основании полученных зависимостей можно оценивать состояние восстановления почвенного покрова при нефтезагрязнениях. Результаты проведённых исследований в комплексе с другими биологическими показателями могут быть использованы для оценки состояния почв в широком диапазоне воздействующих факторов.

другими газообразными веществами, имеющими значение для жизнедеятельности водных организмов. В одном кубическом метре пресной воды может раствориться до 300 г низкомолекулярных нефтяных углеводородов, обладающих токсическими свойствами. Экспериментально установлено, что если концентрация растворимых в воде токсичных компонентов сырой нефти составляет 100 мг/м³, то наступает гибель фитопланктонных, зоопланктонных и бентосных организмов, а при содержании 100 г токсичных компонентов нефти в 1 м³ воды гибнут рыбы. Предельно допустимая концентрация нефтяных углеводородов в питьевой воде составляет 0,1 мг/л, а в рыбохозяйственных водных объектах – 0,05 мг/л (Гашев, Казанцев и др., 1992).

На дно водных объектов оседают высокомолекулярные компоненты сырой нефти: нефтяные смолы, асфальтены и парафины. Опосредованно после адсорбции на взвешенных наносах и на частицах взмученных донных отложений в донных грунтах аккумулируются и низкомолекулярные нефтяные углеводороды, которые при благоприятных условиях могут снова растворяться в воде. Нефтегазодобывающие предприятия загрязняют водоёмы, в результате чего погибают эмбрионы и мальки рыб. На таёжных реках строятся переправы и технические коммуникации. При выполнении гидронамывных работ на пойменных землях уничтожаются места нерестилищ ценных промысловых рыб и наблюдается сокращение их уловов. Большое количество рыбы непригодно для пищевых целей из-за накопленных в тканях нефтепродуктов. Гидрологическая сеть рек и озёр связана с болотами. Западная Сибирь отличается большим количеством болот. Территория заболочена на 40–80%. В результате антропогенного воздействия процесс заболачивания ускоряется и увеличивается площадь заболоченных земель. Болота играют водоохранную и водообеспечивающую роль, особенно на водоразделах, истоках рек, на территории с преобладанием песчаных почв, т.е. в местах, преимущественного расположения нефтяных месторождений. При строительстве промысловых и линейных сооружений на всех типах болот существенно нарушается гидродинамическая сетка болотных вод, что ведёт к изменению водного и теплового режима на прилегающих к ним территориях. Трубопроводы, проложенные по поверхности болот и пересекающие водотоки, оказывают негативное влияние на динамику поверхностных вод, их средообразующую функцию как части глобальной водной системы (Солонцева, 1998).

Основными техногенными факторами нефтегазовой отрасли являются: технологические аварийные разливы нефти, буровых растворов, высокоминерализованных нефтяных и пластовых вод; техноген-

ные атмосферные осадки, содержащие высокие концентрации азота, серы и др. веществ; производственные и бытовые сточные воды, содержащие высокие концентрации фосфора и других химических веществ. При изучении влияния на пресноводных рыб и гидробионтов залповых сбросов сточных вод, содержащих нефтепродукты, установлено, что при концентрации нефтепродуктов 60 мг/л в воде наступает гибель взрослых рыб (елец, плотва, окунь и др.); личинки рыб гибнут при концентрации нефтепродуктов 1,2 мг/л; копеподы и кладоцеры сохраняют жизнеспособность при содержании нефтепродуктов 34,0 мг/л в воде, но гибнут в результате обволакивания их тела нефтью; при концентрации нефтепродуктов 0,14 мг/л копеподы и кладоцеры прекращают партеногенетическое размножение, что обуславливает резкое снижение их численности и биомассы. При образовании на поверхности водотоков нефтяной пленки прекращается вылет амфибиотических насекомых в связи с тем, что личинки, соприкасаясь с пленкой, обволакиваются ею и погибают. При оседании нефти на местообитания донных животных наступает гибель зообентосных видов; при оседании нефти в местах нереста рыб наступает гибель икры рыб.

В период длительной эксплуатации месторождений нефти и газа водные объекты, находящиеся на их территории, подвергаются техногенному влиянию. Основной причиной воздействия на водные объекты являются многочисленные аварии на нефтегазопроводах и промысловых сооружениях, приводящие к значительному загрязнению окружающей среды, к гибели растительного и животного мира. В результате воздействия нефтегазового комплекса многие водоемы утрачивают свое первоначальное рыбохозяйственное значение (Плотников, 1997).

В современной обстановке практически повсеместного загрязнения окружающей среды особо актуальными при разведке и разработке месторождений полезных ископаемых методами глубокого бурения становятся вопросы обеспечения экологической безопасности. Месторождения имеют особую специфику разработки и эксплуатации. Главными отходами производства являются: буровые и тампонажные растворы; шлам-выбуренные горные породы; буровые сточные воды; пластовые минерализованные воды; продукты сгорания топлива при работе двигателей внутреннего сгорания и котельных; материалы для утяжеления и обработки буровых и тампонажных растворов; хозяйственно-бытовые сточные воды. Большинство из указанных отходов токсичны и высокотоксичны. Для их утилизации требуется дополнительное производство по очистке, переработке или

лить основные процессы в изменении структуры и численности элементов сообществ. Первый процесс характеризуется увеличением амплитуды и частоты колебаний численности видов сообществ. Второй – временным смещением и десинхронизацией колебаний численности родов раковинных амёб. Третий – развитие антикорреляционных зависимостей в колебательных процессах динамик численности видовых групп сообществ; дифференциация уровней численности на доминантные, субдоминантные, рецессивные и вымирающие виды; вымирание неадаптированных групп и построение новой структуры сообществ. Четвёртый – восстановительный: повышение численности выживших видов и синхронизация колебаний сезонных динамик численности составляющих видов сообществ. Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим и при уменьшении действующих факторов способен к восстановлению.

При действии нефти происходит значительное снижение численности тестаций с последующим периодом восстановления. Повышенные концентрации нефти оказывают влияние на длительность восстановительного периода простейших. Уровень влажности почв определяет характер адаптивных реакций к нефти сообществ амёб. При высоком уровне влажности и покрытии почвенного слоя водой наблюдается значительное снижение численности всех видов раковинных амёб, обусловленное снижением кислорода с последующим восстановлением, пропорциональным повышению кислорода в припочвенном слое.

Дождевые черви при хроническом действии нефти и нефтепродуктов мигрируют из загрязнённых участков в горизонтальном направлении. Высокие концентрации нефти, бензина и дизельного топлива приводят к гибели животных. Высокая токсичность характерна для бензина и дизельного топлива. Необходимо отметить, что дизельное топливо и бензин относятся к группе веществ с более высокими коэффициентами испарения, чем нефти. Процессы дезактивации нефтепродуктов в почве проходят быстрее относительно нефтезагрязнений. Участки, загрязнённые нефтепродуктами, заселяются червями быстрее участков, загрязнённых нефтью. Выявлены адаптивные реакции популяции дождевых червей при хроническом влиянии нефтезагрязнений и нефтепродуктов: первый этап – частичная гибель и горизонтальная миграция из загрязнённой области, второй – миграция из приграничных районов, третий – постепенное заселение участков, пропорциональное почвообразовательным восстановительным процессам. Установлено, что у дождевых червей, подвергшихся влиянию нефти и нефтепродуктов, независимо от дозы загрязнителя, происходит снижение числа амебоцитов с нормальной формой ядер и

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широкое распространение почвенных беспозвоночных позволяет рассматривать их в качестве биоиндикаторов состояния почв в широком диапазоне воздействий естественных и антропогенных факторов. Развитие нефтедобывающей отрасли Западной Сибири привело к широкомасштабным загрязнениям почвенного покрова естественных биоценозов. Почвенные беспозвоночные, являясь составными компонентами почвенных экосистем, отражают негативные изменения при нефтезагрязнениях. Раковинные амёбы устойчивы к различного типа загрязнителям, относительно быстро размножаются, численность и видовой состав сообществ рассматриваются в качестве биоиндикаторов равновесного состояния почвенной зоосферы. Хроническое влияние нефтезагрязнений приводит к частичной элиминации неустойчивых видов тестаций в зависимости от концентрации нефти в почве. На основании проведённых исследований по хроническому влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб можно выделить некоторые общие зависимости в изменении структуры и численности элементов сообществ. В зависимости от длительности действия нефти рассматриваются четыре основные стадии развития адаптаций сообществ тестаций.

1. Стадия резистентности в первые шесть суток, в течение которых сохраняется исходный уровень численности амёб.

2. Стадия снижения численности и видового разнообразия сообществ, которая наблюдается в течение последующих восьми суток и осуществляется в колебательном режиме.

3. Депрессивная стадия цистирования и вымирания, при которой происходит подавление развития, размножения, значительное снижение численности и видового разнообразия простейших.

4. Восстановительная стадия характеризуется повышением численности и видового разнообразия тестаций пропорционально деградации нефтезагрязнений, происходит в колебательном режиме.

В результате проведённых исследований по влиянию нефтезагрязнений почв сухого луга на раковинных амёб установлено, что устойчивость амёб и их выживаемость существенно зависят от их морфологических особенностей: наличия двойной камеры в строении раковин. Виды двухкамерных амёб характеризуются повышенной относительно однокамерных тестаций выживаемостью и способностью к более быстрому восстановлению первоначальной численности. На основании проведённых исследований по хроническому влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб можно выде-

отведение земель под строительство специальных бассейнов-хранилищ.

Как показывают исследования, в зоне лесотундры, средней тайги отрицательное действие нефти проявляется относительно быстро: через три года педобионты практически отсутствуют (Артемьева, 1989). Данные, полученные на модельных площадках, показывают, что основная часть нефтезагрязнений концентрируется в опаде и верхнем 20-сантиметровом слое почвы, в зоне наибольшей активности микрофлоры и фауны. Ряд авторов отмечает значительное снижение содержания нефти в первый год после загрязнения. Так, в зоне средней тайги, по данным Н.П. Ильина и И.Г. Калачниковой (1982), через год после закладки опыта осталось 35% от внесенного углерода нефти, в южной тайге через 3 мес – 32, а через 15 мес – 24%, но снижение происходит не за счет собственно процесса деградации, а за счет рассеивания, механического переноса нефти в сопряженные элементы ландшафта. В зоне сухих субтропиков в течение первого года остаточная нефть составляет 50% от внесенной в почву, причем наибольшая скорость процесса деградации нефти наблюдается в весенне-летний период, при этом на фоне постепенного уменьшения содержания всех компонентов нефти, находящихся в почве, меняется их соотношение, и прежде всего углеводородной и смолисто-асфальтеновой частей. Скорость самоочищения почвы от нефти за счет физических и биологических процессов увеличивается с севера на юг. Результаты, полученные казанскими учеными на модельных площадках в пределах одной зоны – в лесостепи на суходольном и влажном лугу, показали, что при одной и той же нагрузке (24 л/м²) при более высоком уровне влажности уменьшение содержания остаточной нефти идет быстрее. Однако в зоне тундры и средней тайги процесс замедляется (Ахмедов и др., 1982). Интересен вопрос о сопряженности физико-химических, и микробиологических процессов деградации нефти в почве со скоростью формирования комплекса педобионтов. Несмотря на значительные изменения нефти в результате физико-химических процессов, ведущее место в биохимическом разложении нефти играют микроорганизмы (Калужин, 2005). Микробиологические процессы ведут к частичному окислению и минерализации. Почвенные животные, для которых нефть токсична, не принимают прямого активного участия в процессах биодеградации нефти за исключением простейших и нематод. Реакция почвенных простейших на загрязнение нефтью сходна с реакцией бактерий, усваивавших минеральный азот и азот органических соединений. Следовательно, при общем отрицательном действии на почву и ее биологическую активность почвенные простейшие как относительно толерант-

ная к загрязнению группа беспозвоночных наряду с отдельными группами микрофлоры могут принимать активное участие на первых стадиях деградации нефти в почве (Самосова и др., 1982).

Исследование микробиологических процессов на модельных площадках показало, что нефтяное загрязнение в разных природных зонах в первые дни после загрязнения ингибирует биологическую активность простейших, несмотря на то, что численность микрофлоры, особенно нефтеокисляющей, может быть достаточно высокой (Ахмедов и др., 1982; Исмаилов, 1983; Самосова и др., 1982; Ильин и др., 1982). При нефтяном загрязнении почвы происходят глубокие изменения в микрофлоре почвы, нарушаются соотношения различных групп, численность одних групп увеличивается, других – снижается, вырабатывается компенсационный механизм ауторегуляции биохимических процессов; снижение активности почвенных протеаз компенсируется увеличением численности аммонифицирующих организмов.

В меньшей степени, чем другие промышленные загрязнения, изучено загрязнение почвы нефтью и нефтепродуктами, являющимися одними из распространённых загрязнителей окружающей среды антропогенного происхождения. Нефть и нефтепродукты, попадающие в почву при ее добыче и транспортировке, оказывают влияние на различные типы экосистем. Особенно сильно продукты нефтедобычи влияют на почвы, часто вызывая необратимые изменения их свойств. При этом существенно меняется и режим функционирования ландшафта в целом (Артемьева, 1989). При загрязнении почв нефтью и нефтепродуктами не происходит механического нарушения ни верхнего гумусового горизонта, ни рельефа местности в целом. Почва, пропитанная нефтью, становится токсичной и на многие годы теряет плодородие. При этом значительные изменения происходят не только в химическом составе почв, но и в морфологии почвенного профиля. Свойства почвы как гетерогенной системы определяют характер фракционирования многокомпонентного нефтяного загрязнителя: частичное расслоение по удельному весу, вязкости, активности взаимодействия с почвенной массой и т.д. Почвы при этом играют роль хроматографической колонки, где происходит расслоение нефтяного потока, органические компоненты, задерживающиеся в верхних почвенных горизонтах, минерализованные воды, которые, будучи более тяжелыми и менее вязкими, быстрее проникают в нижние горизонты. Характер распределения нефтяных компонентов в почвах зависит от ряда факторов, основными из которых являются физические и физико-химические свойства конкретных почв, количество и состав поступившей нефти и нефтепродуктов и времени, прошедшего с мо-

2000 мг/кг, нефти – 5000 мг/кг. Показано, что приграничная зона миграции дождевых червей в условиях загрязнения почвы нефтепродуктами не превышает 1 м. Дождевые черви *Lumbricus rubellus* H. более устойчивы к загрязнению почвы нефтепродуктами, чем *Octolasion lacteum* O. Установлено, что у дождевых червей, подвергшихся влиянию нефти и нефтепродуктов, происходит снижение числа амебоцитов с нормальной формой ядер и увеличение числа амебоцитов с измененной формой ядер. Вероятно, полициклические и циклические ароматические углеводороды влияют на функционирование систем энергетического метаболизма, свободнорадикального и микросомального окисления, электролитного обмена (Шакиров, 2001). Параллельно с процессами, приводящими к патологиям клеток, развиваются и компенсаторные процессы: система репарации нарушений в молекулах ДНК и активного выявления и элиминации генетически поврежденных клеток.

нефти в почвах, её деградация происходит под влиянием трех основных взаимосвязанных факторов: микробиологического, физического и химического. Физические процессы ведут к испарению легких фракций, вымыванию и рассеиванию за пределы площади загрязнений части углеводородов, что может приводить к значительному уменьшению концентрации нефти, снижению токсичности, в отдельных случаях возобновлению роста травянистой растительности, заселению педобионтами (Пиковский, 1993). Ряд авторов отмечает снижение содержания нефти в первый год после загрязнений. В зоне средней тайги, по данным Н.П. Ильина, И.Г. Калачниковой (1982), через год после нефтезагрязнений осталось 35% углерода нефти, в южной тайге через 3 мес – 32%. Результаты исследований свидетельствуют о различной длительности отрицательного последствие нефтяного загрязнения на дождевых червях в зоне лесостепи, на пастбищах, в южной тайге и ельниках. В южной тайге при дозе внесения нефти 24 кг/м² численность дождевых червей начинает восстанавливаться через 1–2 года.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно считать, что выживаемость дождевых червей в почве, загрязненной нефтепродуктами, подчиняется кинетике неконкурентного ингибирования. Константа ингибирования (K_i) в лабораторных экспериментах на день стабилизации численности дождевых червей составила: для нефти – 29,8±1,4; бензина А-80 – 4±0,7; дизельного топлива – 4,9±1,1. При равных концентрациях бензин приводит к большей смертности дождевых червей, чем дизельное топливо и нефть. Выявлен комплекс поведенческих реакций, характерный при загрязнении почвы нефтепродуктами. Все животные по характеру поведенческих реакций разделяются на три группы. Поведенческие реакции остаются без изменений. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет в среднем для нефти 15%; бензина и дизельного топлива – 89%. Дождевые черви поднимаются до границы просачивания нефтепродуктов, начинают двигаться вдоль нее, проявляя ответную реакцию на загрязнение в поисках чистой почвы. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет в среднем 60% для нефти, 10% для бензина и дизельного топлива. Дождевые черви проходят слой почвы, загрязненный сырой нефтью, перпендикулярно границе просачивания и выходят на поверхность. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет в среднем 25% для нефти, 1% для бензина и дизельного топлива.

Остаточные концентрации нефти и нефтепродуктов в почве, при которых начинается восстановление плотности популяции дождевых червей, соответствуют для бензина 70 мг/кг, дизельного топлива –

мента загрязнения. В начале 80-х годов в нашей стране появляется довольно значительное количество работ по выявлению влияния загрязнения почвы нефтью и пластовыми водами на свойства почвы. В этих работах на основании пространственно-временных рядов экосистем, оказавшихся в сфере воздействия техногенных потоков различного химического состава, выявлены формы нарушения экосистем и показана степень их устойчивости после прекращения техногенного воздействия. Разработаны принципы диагностики техногенной трансформации почв, загрязненных нефтью и минеральными пластовыми и сточными водами, и методы определения устойчивых и канцерогенных углеводородов (Глазковская и др., 1983). На основании этих данных было проведено мелкомасштабное районирование по типам изменения природной среды при строительстве нефтепромыслов, добыче и транспортировке нефти. Районирование строилось по принципу выделения ландшафтно-геохимических систем разного уровня, представляющих собой единые области стока. В настоящее время достаточно полно изучено влияние нефти на трансформацию свойств почв, динамику и направление геохимических процессов в них (Пиковский, Солнцева, 1982), изменение морфологических свойств почв, изменение агрохимических свойств черноземных почв. Показано, что на нефтедобывающей территории присутствуют два вида загрязнения: региональное, связанное с рассеянием интегрального загрязнителя, и импактное, связанное с аварийной обстановкой. Сырая нефть, состоящая в различных соотношениях с пластовой водой, рассматривается как многокомпонентный загрязнитель. В составе почвенного воздуха преобладают легкие фракции нефти, снижается водопоглощательная и водоудерживающая способность почвы, повышается водопроницаемость, уменьшается содержание подвижных форм азота и фосфора, повышается содержание подвижных форм микроэлементов. Безусловно, изменения свойств почвы оказывают влияние на все биологические процессы, протекавшие в почве, в том числе на микрофлору и животное население (Гриценко и др., 1997).

Изменение почвенной фауны территорий, нарушенных при нефтедобыче, рассматривалось в исследованиях загрязненных территорий (Любвина и др., 1982; Алейникова и др., 1979; Самосова и др., 1979; Артемьева, 1989; Борисович, 1987; Орлов, 1984). Обзор зарубежных исследований по влиянию нефтяного загрязнения на свойства почвы, микрофлору, высшую растительность, а также возможные подходы к восстановлению почвы после разлива нефти представлены в работе Мак Джилла (McGill, 1977). Действие и последствие нефтяного загрязнения на почвенных животных определяются, прежде всего,

интенсивностью загрязнения. В работах, проведенных группой казанских учёных по изучению закономерностей изменения комплекса почвенных животных в естественных и культурных экосистемах под влиянием добычи нефти, был выявлен ряд зависимостей. Основное внимание из представителей мезофауны уделялось жуке-жужелицам и дождевым червям, а среди мелких членистоногих – ногохвосткам и панцирным клещам (Артемьева, 1989). В результате проведённых исследований установлено, что в облигатной зоне загрязнения крупные беспозвоночные исчезают полностью, численность мелких беспозвоночных снижается. При поверхностном загрязнении в результате выбросов из факельной свечи у отдельных групп наблюдается увеличение численности. Увеличение кратковременно, быстро сменяется депрессией, что особенно заметно при анализе сезонных изменений численности микроартропод (Артемьева, 1987). При более сильном загрязнении (6–10%), при прорыве нефтепровода в зоне пятна, как крупные, так и мелкие беспозвоночные исчезают практически полностью и испытывают значительное угнетение в пограничной зоне (Любвина и др., 1982). При аварийном разливе нефти у скважин крупные беспозвоночные на пашне исчезают полностью в первый год загрязнения, на пастбище их численность снижается в 4,5 раза по сравнению с контролем, а на второй год они встречаются единично. На пастбище вследствие хорошо развитой дернины скорость проникновения нефти в почву меньше, чем на пашне (Артемьева, 1989). Л.П. Молодова (1980) отмечает изменения агроценозов: гибель растительности, животных в облигатной зоне техногенного поля скважин.

Данные, полученные в модельных опытах с искусственным загрязнением почвы нефтью (24 л/м) в разных природных зонах, показали, что основная масса почвенных животных погибает в первые сутки после загрязнения. В полевом эксперименте с разной нагрузкой товарной нефти (6, 12, 24, 48 л/м), заложенном на влажном разнотравном лугу в лесостепи Высокого Заволжья, показано, что при концентрации 6 и 12 л/м через три дня после загрязнений численность мелких членистоногих снижается в 10 раз (Артемьева, 1989). Анализ вертикального перемещения беспозвоночных на загрязненных площадках показал, что снижение численности идет за счет элиминации педобионтов в верхнем 10-сантиметровом слое почвы, где наиболее высока концентрация нефти, что свидетельствует о прямом токсическом действии нефти. Следует отметить, что одна и та же концентрация нефти 24 л/м как на суходольном, так и на влажном лугу приводит к постепенному вымиранию дождевых червей. Аналогичные результаты получены при изучении сезонных и годовых изменений численности популяции доминирующего вида дождевых червей

67,7 до 71,7 мг/кг. Данный интервал в нормативном документе «Порядок определения размеров ущерба от загрязнения земель химическими веществами» (1993), классифицируется как допустимый уровень загрязнения почвы. Интервал остаточной концентрации бензина от 71,7 до 67,7 мг/кг – начало восстановления численности дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. Для вида *Octolasion lacteum* O. данный интервал находится в пределах 62,7–67,7 мг/кг.

На рис. 37 представлен типичный вид зависимости восстановления численности дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. и *Octolasion lacteum* O. в зависимости от остаточной концентрации нефтепродуктов.

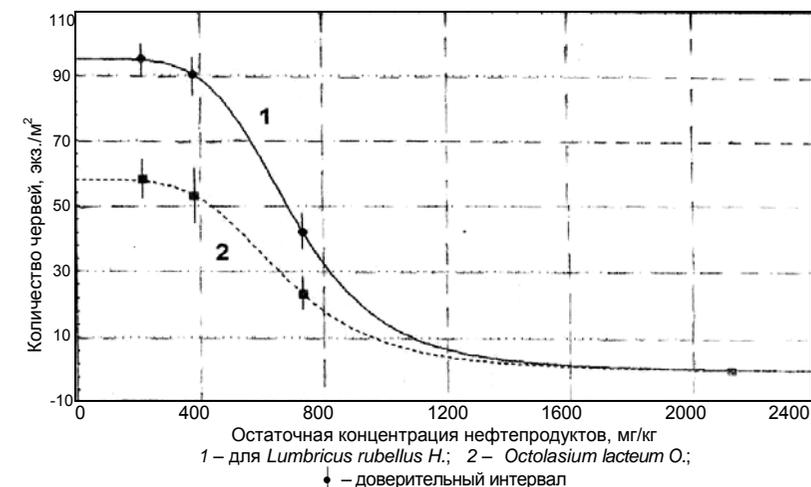


Рис. 37. Восстановление численности дождевых червей на загрязнённых нефтепродуктами участках

Аналогичные зависимости характерны и при других уровнях нефтезагрязнений. Изменяются показатели: коэффициент корреляции кинетической кривой с исходными данными (R), константа ингибирования (K_i), коэффициент нелинейности ингибирования (α). Основные показатели кинетических кривых ингибирования, представленных на рис. 37: для *Lumbricus rubellus* H. ($R=0,999$; $K_i=699,528\pm 69,9$; $\alpha=4,86$); для *Octolasion lacteum* O. ($R=0,999$; $K_i=665,93\pm 66,5$; $\alpha=4,34$). Восстановление численности дождевых червей на площадках, загрязнённых нефтью, начинается после того, как остаточная концентрация нефтепродуктов нефти снижается до 4876–5107 мг/кг почвы. Восстановление численности дождевых червей идет параллельно снижению остаточной концентрации нефтепродуктов. Изменение

ночных животных пропорционально концентрации вносимых веществ. Количество разлагающихся дождевых червей на участках с внесением дизельного топлива на 3-й день после загрязнений значительно меньше, чем на участках с внесением бензина. Таким образом, на основании проведенных исследований можно дифференцировать адаптивные реакции популяции дождевых червей при хроническом влиянии нефтезагрязнений и нефтепродуктов: первый этап – частичная гибель и горизонтальная миграция животных из загрязнённой области, второй – миграция из приграничных районов, третий этап – постепенное заселение беспозвоночными загрязнённых участков пропорционально почвообразовательным восстановительным процессам.

Данные, полученные группой казанских зоологов в полевых исследованиях с разной нагрузкой товарной нефти (6, 12, 24, 48 л/м²) на влажном лугу в лесостепи Высокого Заволжья, показали, что при минимальной нагрузке 6 и 12 л/м² основная масса крупных беспозвоночных погибает в первые дни после загрязнений (Артемьева, 1989). Снижение численности беспозвоночных животных происходило в результате гибели педобионтов в верхнем 10-сантиметровом слое почвы при наиболее высокой концентрации нефти (Кибардин и др., 1987). Проведя анализ горизонтального перемещения дождевых червей, мы пришли к выводу, что дождевые черви в первые дни после загрязнения погибают частично. Часть из них уходит на границу с загрязнением. На 3-й день после загрязнения нефтью количество червей на границе с загрязненными участками было максимальным при внесении 5 кг/м². При изучении влияния сильного загрязнения почвы нефтью на педобионтов, проводимом на территории нефтепромыслов Татарии в подзоне южной тайги, в дерново-подзолистых почвах, наблюдалось значительное угнетение дождевых червей в приграничной зоне. Наличие разлагающихся дождевых червей на 10-й день свидетельствует о том, что черви повторно мигрировали на площадки, загрязненные бензином и дизельным топливом. На площадках, загрязненных нефтью, разлагающихся червей не обнаружено.

Восстановление численности дождевых червей происходит за счет горизонтальной миграции червей с границы загрязнения. Скорость формирования беспозвоночной фауны почв при загрязнении бензином, дизельным топливом и нефтью в значительной степени определяется процессами деградации нефтепродуктов в почве (Пиковский, 1993). На 90-й день после внесения бензина на загрязненных площадках наблюдались дождевые черви. Восстановление численности дождевых червей на площадках, загрязненных бензином, начинается при остаточной концентрации нефтепродуктов в интервале от

Eisenia uralensis на участке пастбища, загрязненного в результате аварийного прорыва нефтепровода. Однократное нефтяное загрязнение в течение 5 лет привело к практически полному вымиранию популяции, что свидетельствует о длительном отрицательном последствии (Кибардин и др., 1987). Некоторые данные, полученные казанскими учеными в лабораторных опытах и полевом эксперименте, показывают, что нематоды, как и другие группы почвенных животных, испытывают значительное угнетение под действием нефти, несмотря на то, что численность их в пахотных почвах через 5 лет практически восстанавливается. Несколько медленнее она восстанавливается на пастбищных угодьях (Борисович, 1987; Орлов, 1974).

Длительность отрицательного последствия нефтяного загрязнения, в частности на дождевых червей, в зоне лесостепи, на пастбищах и в южной тайге, в ельнике, различна. Так, данные, полученные на экспериментальных площадках в южной тайге, говорят о том, что численность дождевых червей восстанавливается довольно быстро (через 1–2 года), но это происходит за счет доминирующего подстилочного вида *A. diplotetrotheca*, а не типично почвенных видов. На суходольном лугу в лесостепи Высокого Заволжья, где дождевые черви представлены типично почвенным видом *E. uralensis*, через 5 лет дождевые черви на загрязненных площадках отсутствуют. Токсическое действие нефти проявляется в зависимости от скорости проникновения ее в почву. В работах микробиологов (Самосова, Артемьева, 1978) показано, что реакция почвенных простейших на загрязнение нефтью сходна с реакцией бактерий, усваивающих минеральный азот и азот органических соединений. Вероятно, при общем отрицательном действии нефтезагрязнений на почву и ее биологическую активность почвенные простейшие как относительно толерантная к загрязнению группа беспозвоночных наряду с отдельными группами микрофлоры принимают активное участие при деградации нефти в почве (Карташев, Смолина, 2007).

Глава 2

ВЛИЯНИЕ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЙ НА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

2.1. Систематика раковинных амёб

Раковинные амёбы – представители одноклеточных эукариот (протисты), питающиеся фаготрофно, представляющие собой ползающую амёбу, заключенную в наружное скелетное образование – раковинку (Левушкин, 1994; Бубнова, 2007). Положение амёбоидных форм в системе организмов впервые определено в конце XIX в., когда была предложена первая система простейших (Bütschli, 1880–1889). В пределах класса *Sarcodina*, относящегося к типу *Protozoa*, выделили подкласс *Rhizopoda*, в который включили отряд *Amoeba* (голые амёбы) и *Testacea* (раковинные амёбы). Последний разделен на два подотряда: *Imperforata* и *Perforata*. В этой системе все амёбоидные формы помещены в класс *Sarcodina* типа *Protozoa*, относящийся к царству *Animalia*. Расширение ультраструктурных исследований простейших в 70-е годы XX в. привело к обнаружению большого разнообразия в строении их клетки, механизмах питания, особенностях размножения и жизненных циклах (Карпов, 2005). В результате стали появляться многоцарственные системы эукариот, в которых все одноклеточные формы объединялись в одно или несколько царств. В 1969 г. Р. Уиттекер (Whittaker, 1969) предложил делить всех эукариот на четыре царства: *Fungi*, *Animalia*, *Plantae* и *Protista*. Протисты отличаются от остальных эукариот тем, что не имеют настоящих тканей. Они представлены преимущественно одноклеточными особями, которые весьма разнообразны по строению, способам питания и обычно живут в воде. Следовательно, появилась большая и гетерогенная системная группа эукариот, в которую входят простейшие (подцарство *Protozoa* в царстве *Animalia*), водоросли (подцарство *Algae* в царстве *Plantae*) и зооспоровые грибы (подцарство *Mastigomycotina* в царстве *Fungi*). Необходимость создания царства *Protista* обусловлена тем, что простейшие, водоросли и зооспоровые грибы совсем не похожи на представителей других царств, но имеют общую черту – нетканевый уровень организации (Карпов, 1990).

В 1980 г. Комитетом по систематике (Levine et al., 1980) типу простейших (*Protozoa*) придан ранг подцарства, и раковинные амёбы стали относиться к типу *Sarcomastigophora*, выделяемому в рамках подцарства, которому свойствен общий план строения ядерного аппарата. Движение осуществляется псевдоподиями, жгутиками или

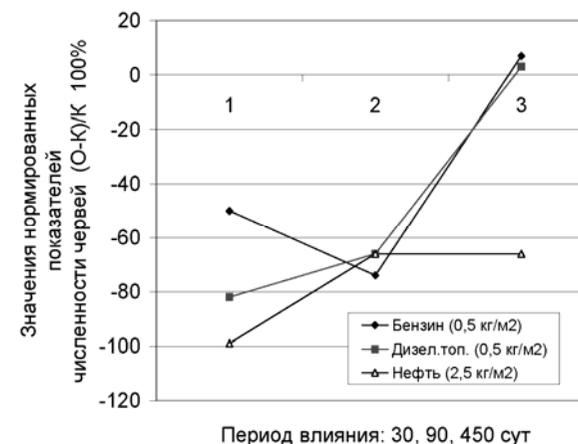


Рис. 35. Интенсивность заселения половозрелыми дождевыми червями загрязнённых участков

Длительное хроническое загрязнение почв нефтью и нефтепродуктами оказывает негативное влияние на дождевых червей в зависимости от интенсивности загрязнений. При загрязнении бензином в течение первых трёх суток количество разлагающихся червей при внесении 4 кг/м^2 составило 198 экземпляров, при внесении $0,5 \text{ кг/м}^2$ – 118 экземпляров. При загрязнении почвы дизельным топливом количество разлагающихся червей было максимальным при внесении 4 кг/м^2 и составило 153 экземпляра, минимальным – при внесении $0,5 \text{ кг/м}^2$ – 90 экземпляров (рис. 36).

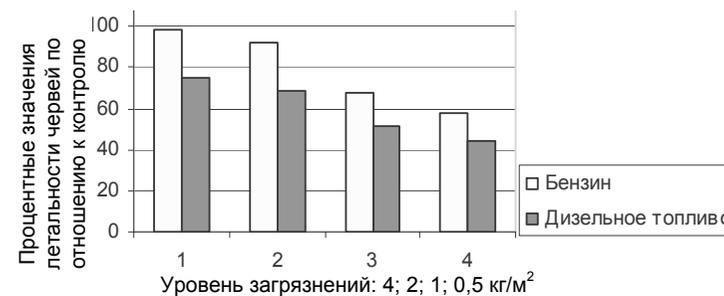


Рис. 36. Смертность дождевых червей при загрязнении почвы нефтепродуктами в течение трёх суток

На участках, загрязненных нефтью, разлагающихся дождевых червей не обнаружено. Следовательно, бензин и дизельное топливо приводят к более выраженному токсическому действию на беспозво-

Влияние нефтезагрязнений при относительно невысокой концентрации (рис. 33) приводит к активной миграции животных в первые десять дней. Последующее повышение численности дождевых червей в приграничных областях в 90–450-е сут связано с заселением загрязнённых участков. Увеличение концентрации нефтезагрязнений (рис. 34) приводит к сокращению периода активной миграции червей до трёх суток, что вероятно связано с гибелью части червей при действии нефти. Наблюдается и миграция животных с приграничных районов в течение 10–30 сут последействия. Повторное заселение участков происходит в 90–450-е сут после внесения нефти. Следует отметить, что в зависимости от уровня и вида загрязнений изменяются длительность активной миграции и численность мигрирующих червей, в то время как временные показатели повторного заселения приграничных участков варьируют незначительно.

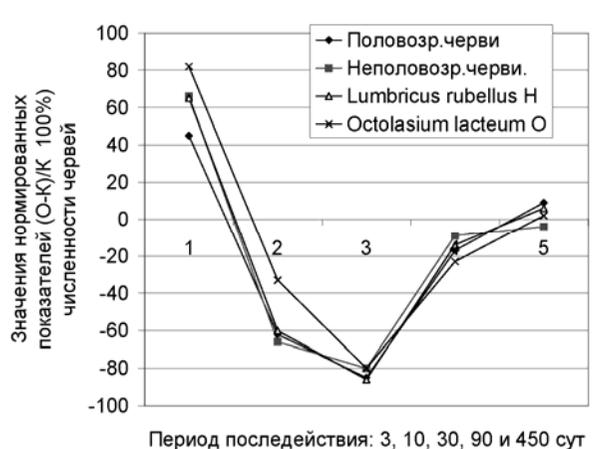


Рис. 34. Изменения численности дождевых червей при нефтезагрязнении (15 кг/м²) в приграничной области

Заселяемость дождевыми червями загрязнённых участков нефтью и нефтепродуктами представлена на рис. 35. Анализ данных свидетельствует о более активном заселении червями через 30 сут последействия площадок с бензиновым загрязнением и дизельным топливом, в которых нормализуется численность животных к 450-м сут наблюдения. Дезактивация нефти происходит замедленными темпами: на нефтезагрязнённых площадках животные появляются через 90 сут, численность их невысокая и сохраняется в последующий период наблюдений.

теми и другими органеллами на разных стадиях развития. Подтипу *Sarcodina* свойственны псевдоподии или внутренние токи цитоплазмы без оформленных локомоторных органелл. Могут присутствовать жгутики, но лишь на определенной стадии развития или временной фазы. Клетка голая или с раковинкой-экзоскелетом. Бесполое размножение осуществляется продольным делением, половое происходит на жгутиковой или реже амебодной стадии (Шарова, 1999). Применительно к тестациям предложенная классификация в большей степени соответствует построениям Дефляндра (Deflandre, 1953). Высшие таксоны простейших определяются природой псевдоподий, семейства – характером симметрии, планом строения, структурой поверхности раковинки, а роды и виды – морфологией (Беклемишев, 1994). Систематические принципы, учитывающие характер псевдоподий и строение раковинки, достаточно условны, так как у одного и того же вида можно наблюдать образование лобо- и филоподий. Раковинка же не является собственно живой частью организма, и составляющие ее элементы могут меняться в зависимости от наличия или отсутствия необходимого строительного материала (Корганова, 2004). Среди причин такого положения прежде всего надо выделить существование самой проблемы вида у простейших, который определяется как сложная многоступенчатая единица, состоящая из нескольких градаций разного происхождения и систематического значения (Догель, 1951). Особый интерес к этой проблеме определяют значительная индивидуальная изменчивость протистов, свойственная вообще агамным формам. Высокая политипичность является основой дивергенции, расщепления родов и образования комплексов подчиненных таксономических единиц, группирующихся вокруг нескольких центральных родов. Для раковинных амёб такими родами являются *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Plagiopyxis*, *Euglypha*, *Trinema*, внутривидовые таксоны определяют разнообразие локальных фаун. Наиболее показательны вариации размеров тестаций, достигающие почти 10-кратной величины, что приводит к выделению в популяциях размерных рас, подвидов или форм. Разнообразные формы появляются при вегетативном размножении под действием локальных условий и представляют собой случаи направленной индивидуальной изменчивости. Варианты изменчивости амёб ассоциируются с увеличением численности вида (Корганова, 2004).

К подтипу *Sarcodina* типа *Sarcomastigophora* отнесен класс *Rhizopoda* – корненожки, передвигающиеся с помощью псевдоподий, расположение которых неупорядочено. Жгутиковые стадии у ризопод отсутствуют, редки или кратковременны, кристы митохондрий различной формы. Ризоподы признаются искусственным и сборным

комплексом, объединяющим несколько подтипов внутри типа *Sarcodina* (Кусакин, Дроздов, 1994). Тем не менее комплекс часто оставляют в рамках надкласса (Хаусман, 1988; Levine et al., 1980), рассматривают как несколько подтипов внутри типа *Sarcodina* (Крылов и др., 1980) или придают отдельным группам ранг типов (Кусакин, Дроздов, 1994, 1998). Класс *Lobosea* (амебы «голые» и строящие однокамерную раковинку) характеризуется немногочисленными широкими лобозными псевдоподиями и трубчатыми кристами митохондрий. В класс входят раковинные амебы в качестве подкласса *Testacealobosia*, которые включают три отряда, выделяемых по критерию покровных структур. К ним относится основная масса тестаций: порядка 1000 пресноводных, бриофильных, почвенных и небольшое число морских интерстициальных видов. У представителей самого крупного отряда *Arcellinida* раковинка по большей части жесткая, агглютинированная или состоящая из гомогенного материала. Стенка агглютинированных раковинок состоит из частиц, скрепленных органическим цементом (матриксом). Частицы представляют собой строительные элементы экзогенного происхождения (ксеносомы – мельчайшие гранулы кварца), фагоцитируемые клеткой из окружающей среды. Возможно присутствие на раковинке ксеносом и идиосом – элементов, продуцируемых самой клеткой. Раковина может быть выполнена секретиромными клеткой протеинозными альвеолами и тогда имеет хитиноподобный облик. В отряд входит 13 наиболее массовых семейств раковинных амеб, содержащих 68 родов. *Cochliopodiidae* – мелкие морские и пресноводные организмы с гибкой раковинкой (текумом) – выделены в специальный отряд *Himastimenida* (Page, 1987). Раковинные амебы *Himastimenida* существенно отличаются от арцеллинид, часто рассматриваются как переходные между раковинными (*Testacealobosia*) и голыми (*Gymnamoebia*) амебами или относятся к последним. Тестации третьего отряда – *Trichosida*, представленные одним родом, обитают в прибрежных водах и эстуариях, отличаются многоядерностью и пластичной раковинкой. Многие детали строения и биологии остаются неизвестными.

В класс *Filosea* – амебы с несколькими тонкими удлинненными филозными псевдоподиями, кристы трубчатые включается подкласс *Testaceafilosia* – амебы с раковинками. Они содержат один отряд *Gromiida* с подотрядами *Gromiina* и *Euglyphina*, принципиально отличающимися по строению раковинок. Представители отряда обитают в пресных вод, почвах, мхах, а также интерстициалах побережий морей и океанов. В первом подотряде шесть семейств и 30 родов. Раковинка стабильная, органическая, секретированная, иногда с посторонними частицами. Раковинка *Euglyphina* построена из идиосом

Снижение уровня концентрации бензина и гибели дождевых червей на загрязнённых участках увеличивает период активной миграции до 10 сут (рис. 32). Заселение загрязнённой области происходит в 90–450 сут и сопровождается повышением численности животных в приграничных участках. Следовательно, в исследованном интервале концентраций бензина и дизельного топлива нормализация почвенных экосистем для дождевых червей происходит в течение одного летнего сезона.

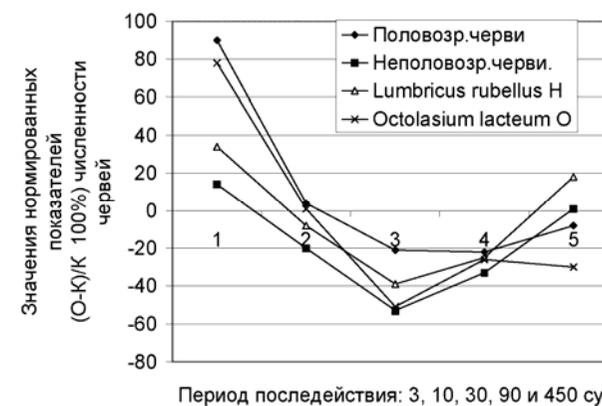


Рис. 32. Изменения численности дождевых червей при хроническом действии бензина (0,5 кг/м²) в приграничной области

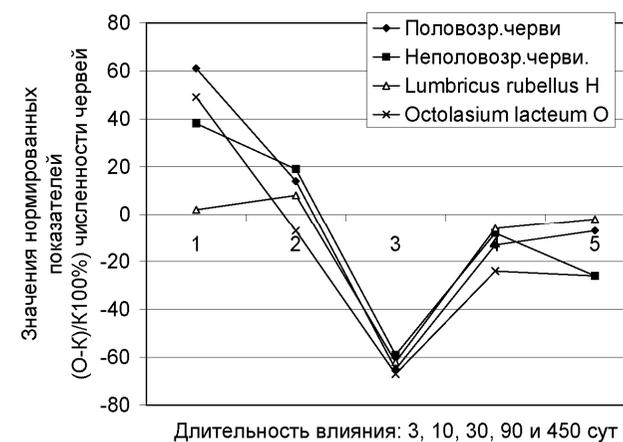


Рис. 33. Изменения численности дождевых червей при нефтезагрязнениях (2,5 кг/м²) в приграничной области

загрязненные нефтью. Следовательно, в течение года происходит естественный процесс восстановления почвы от влияния бензина и дизельного топлива и заселение их дождевыми червями. На площадках, загрязненных нефтью, на 15-й мес после внесения загрязнения, делящиеся клетки амебоцитов у червей составляют такое же количество, как и в контроле. Число одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра максимально при внесении нефти 2,5 кг/м² и составило 87%. На загрязненных участках у червей присутствуют двухъядерные клетки, кариолизис, наблюдается заметное снижение клеток с измененной формой ядра. Анализ полученных результатов по хроническому влиянию нефтезагрязнений на популяции дождевых червей в природной среде позволил выявить особенности их миграций в зависимости от вида, концентрации и длительности загрязнений.

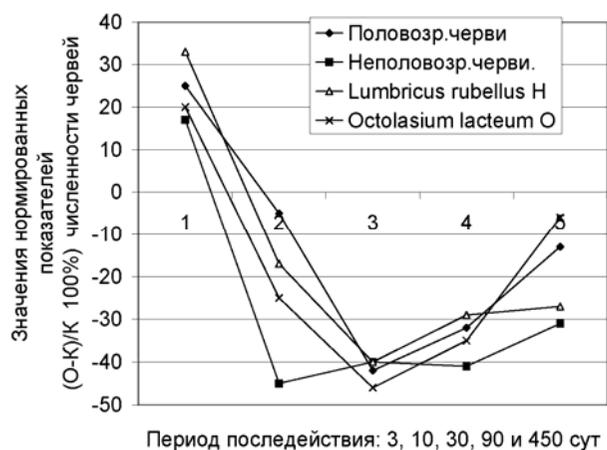


Рис. 31. Изменения численности дождевых червей на границе с загрязнённым бензином (4 кг/м²) участком

В связи с тем, что бензин и дизельное топливо оказывают аналогичное влияние на выживаемость дождевых червей, рассмотрим динамику изменения численности червей в пограничной области при высокой концентрации бензина (рис. 31). В первые трое суток после внесения в почву бензина наблюдается активная миграция червей в пограничную область. В 10–30-е сут численность червей снижается в связи с более широким их распределением по местности. В 90–450-е сут происходит заселение загрязнённых участков и нормализация численности половозрелых животных в приграничных областях.

кремниевой природы, часто расположенных в виде упорядоченных рядов на подстилающем органическом матриксе. Содержит четыре семейства, 19 родов, интерстициальные формы отсутствуют. Различия в статусе *Testacealobosia* и *Testaceafilosia* в разных системах заключаются в ранге этих таксонов, находящихся на уровне подкласса или поднятых до уровня класса. Общий объем группы раковинных амёб включает два класса, два подкласса, четыре отряда, два подотряда, 25 семейств, 120 родов и ряд форм *inserte sedis* (Корганова, 2004).

Иерархия, число семейств и включаемых в них родов тестаций весьма нестабильны. Большинство авторов первым среди лобозных тестаций указывают семейство *Arcellidae*, в начале списка могут находиться *Difflogiidae* либо до арцеллид помещают *Microcoryciidae*: в одних случаях, по-видимому, принимается во внимание простота строения, в других – возможные филогенетические отношения либо просто используется алфавитный порядок. Монаксонногетерополярные организмы с уплощенной брюшной поверхностью и центрально расположенным псевдостомом рассматриваются в рамках семейства *Trigonopyxidae* или *Cyclopyxidae*. Из хиалосфениид в отдельное семейство могут выделяться *Heleoperidae*. Крылов с соавт. (1980) предлагают установление новых отрядов тестаций: в пределах класса *Testacealobosia*: отряда *Difflogiida*, включающего организмы с агглютинированной раковинкой, а в пределах *Testaceafilosia* – отряда *Euglyphida* с раковинкой, сформированной из секретированных правильных кремнеземных пластинок. Начиная с 90-х годов XX в. стали развиваться представления о протистах как о переходной группе между прокариотами и остальными эукариотами. В пределах протистов, вероятно, происходило становление не только типов питания, но и всех клеточных систем, которыми в дальнейшем «пользуются» растения, животные и грибы (Карпов, 2005). Поэтому следующий этап развития системы организмов заключается в отказе от царства *Protista* и переходе к еще большему числу царств эукариот (Corliss, 1994).

В 2005 г. международная комиссия протистологов разработала систему эукариот, в основе которой лежит синтез морфологических и молекулярно-биологических признаков (Adl et al., 2005). Авторы предлагают классификацию без формальных рангов. Иерархичность системы отражается в разном количестве точек отступления от левого края таблицы. В этой системе выделяется шесть крупных группировок эукариот. Амебозои (*Amoebozoa*) включают преимущественно амебодные организмы. Опистхонты (*Opisthokonta*) включают те организмы, у которых только один направленный назад жгутик, как у

Распределение дождевых червей в зависимости от загрязнений
через 15 мес после внесения загрязнителей

Вид загрязнения	Начальная концентрация, кг/м ²	Местообитание	Кол-во половозрелых червей, экз./м ²	Кол-во неполовозрелых червей, экз./м ²	Кол-во червей <i>Lumbricus rubellus</i> H., экз./м ²	Кол-во червей <i>Octolasion lacteum</i> O., экз./м ²	
			Контроль	232±11,6	94±6,9	184±13,1	142±9,2
Бензин	4	Загрязнение	216±13,3	72±3,9	132±9,1	156±7,5	
		Граница	203±4,7	69±11,1	137±9,0	135±13,6	
		1 м от загр-я	212±10,3	95±8,4	218±8,0	89±9,4	
	2	Загрязнение	226±9,3	72±3,3	140±9,61	158±4,3	
		Граница	216±10,9	95±8,1	222±8,8	89±8,4	
		1 м от загр-я	216±12,3	70±3,8	132±9,7	154±13,5	
	1	Загрязнение	183±4,4	60±7,1	137±7,0	106±6,5	
		Граница	219±12,3	72±3,3	135±9,1	156±14,8	
		1 м от загр-я	242±11,6	94±6,9	184±13,1	152±9,2	
	0,5	Загрязнение	248±10,6	100±3,9	194±8,1	154±7,4	
		Граница	214±16,3	95±8,9	218±8,7	93±12,6	
		1 м от загр-я	212±14,3	95±9,4	218±8,7	89±9,3	
	Дизельное топливо (летнего типа)	4	Загрязнение	55±4,1	12±6,0	50±6,7	17±4,1
			Граница	228±6,0	86±8,8	191±12,1	123±4,1
			1 м от загр-я	237±12,0	80±8,8	195±9,8	122±6,0
2		Загрязнение	150±7,2	46±6,5	125±6,7	68±6,0	
		Граница	217±11,0	78±6,0	181±6,7	113±12,0	
		1 м от загр-я	209±10,1	68±9,4	169±12,4	108±13,8	
1		Загрязнение	200±11,0	68±9,4	167±12,0	102±16,6	
		Граница	203±4,7	71±11,1	139±9,0	135±13,6	
		1 м от загр-я	212±11,3	95±6,4	218±8,0	89±9,8	
0,5		Загрязнение	225±4,4	88±9,4	180±11,3	133±4,1	
		Граница	223±10,1	95±8,1	222±8,8	96±8,7	
		1 м от загр-я	227±6,0	80±8,3	185±12,1	122±4,0	
Нефть		15	Загрязнение	0	0	0	0
			Граница	248±8,6	90±3,6	194±8,6	144±11,4
			1 м от загр-я	222±14,3	85±9,4	208±8,7	99±9,3
	10	Загрязнение	0	0	0	0	
		Граница	216±11	72±6,0	175±6,7	112±12	
		1 м от загр-я	220±4,4	83±9,7	175±10,3	128±4,4	
	5	Загрязнение	75±4,0	22±6,6	70±6,8	27±4,9	
		Граница	219±10,9	95±8,1	222±8,8	92±8,4	
		1 м от загр-я	227±11	73±6	175±6,7	124±12	
	2,5	Загрязнение	79±4,8	25±3,6	70±6,8	34±4,4	
		Граница	216±11	68±9,4	179±12,0	105±16,6	
		1 м от загр-я	204±6,9	75±6,3	167±13,3	112±11,7	

Через 15 мес после загрязнений дождевые черви были обнаружены на площадках с загрязнениями: бензина – 4; 2; 1; 0,5 кг/м², дизельного топлива – 2; 1; 0,5 кг/м² и практически заселили участки,

сперматозоида или у зооспоры хитридиевых грибов. Все они исходно одножгутиковые, содержат пластинчатые кристы в митохондриях. В эту группу включены животные, грибы, воротничковые жгутиконосцы, мезомицетозои и нуклиарииды – единственная группа филозных амеб, которая относится к опистхоконтам. Ризарии (*Rhizaria*) – большая и весьма разнообразная в морфологическом отношении группировка, формируемая на основе молекулярно-филогенетических схем. Общей морфологической особенностью большинства этих организмов можно считать их способность формировать филоподии и ризоподии. Сюда относят радиолярий и близких к ним групп фораминифер, филозных амеб, церкомонад и др. Археplastиды (*Archeplastida*) – новая крупная группировка эукариот, которая включает глаукофитовые, красные и зеленые водоросли и высшие растения, т.е. фототрофные организмы с простыми пластидами, пластинчатыми кристами в митохондриях, наличием хлорофиллов *a* и *b*. Хромальвеолы (*Chromalveolata*) образованы двумя большими группами – страминоциды или гетероконты, включают водоросли, содержащие хлорофилл *c*, зооспоровые грибы, гетеротрофные простейшие; для них характерны трубчатые мастигонемы на переднем жгутике, спираль в переходной зоне жгутика, трубчатые кристы в митохондриях. Альвеоланты объединяют три большие и четко очерченные группы: инфузории, споровики, динофлагелляты; морфологически они сходны по наличию трубчатых крист в митохондриях, особым клеточным покровом – пелликулы, включающей расположенные под плазмолеммой альвеолы, а также по строению стрекательных органелл. Экскаваты (*Excavata*) – новая группировка протистов, в которую входят полимастигины, эвгленозои, гетеролобозные амебы, якобиды (Бубнова, 2007).

Многочисленные неясности в систематике раковинных амеб обусловлены неразработанностью четкой системы критериев выделения таксонов (Корганова, 2004). Зачастую одни и те же признаки используются для выделения таксонов разного уровня (виды, подвиды, формы). Несмотря на различные подходы к системе простейших раковинных амеб, ранее имеющие статус отряда *Testacida* (*Testacea*) в рамках класса *Rhizopoda* (Deflandre, 1953; Kudo, 1971), более не являются единым таксоном, а представляют собой гетерогенный полифилетический комплекс и могут рассматриваться как представители в основном двух подклассов – *Testacealobosia* и *Testaceafilosia*, выделяемых по характеру псевдоподий. Критерием выделения таксонов более низкого ранга служит строение раковинки.

внесении дизельного топлива 0,5 кг/м² к 90-м сут остаточная концентрация нефтепродуктов снижается в 10 раз по отношению к 3-му дню. Сравнение остаточных концентраций бензина и дизельного топлива при одинаковых дозах внесения, позволяет считать, что бензин испаряется быстрее дизельного топлива, в то время как концентрация нефти остаётся на относительно высоком уровне и замедляет процессы естественного восстановления почв.

Таблица 57

Остаточная концентрация нефтепродуктов

Вид загрязнений	Первоначальная концентрация, кг/м ²	Остаточная концентрация нефтепродуктов, мг/кг			
		3-и сут	10-е сут	30-е сут	90-е сут
Контроль		< 50	< 50	< 50	< 50
Бензин А-80	0,5	165±35,9	135,7±25,7	62,7±15,7	< 50
	1	220,8±54,2	150,9±39,1	71,7±19,1	< 50
	2	372±102	264±66	80,5±20,1	50,4±12,6
	4	415,2±130,4	342±98,4	92,2±23,1	67,7±16,9
Дизельное топливо (летнего типа)	0,5	2256±760	1820±350	402±150	218,0±54,5
	1	4270±1094	3426±769	875±240	384,3±96
	2	9656±2414	5736±1434	1725±431,5	734,8±167
	4	13777±3444	7891±1973	4356±989	2120,3±528,3
Нефть	2,5	10787±2697	7100±1775	5107±1277	2333±583,3
	5	19427±4857	13545±3386	10656±2914	4876±1219,2
	10	31640±7910	25456±6045	20404±5101	10175±2044,0
	15	51680±10604	42220±10555	38416±8604	14981,6±3745,4

Для сравнительного анализа в табл. 58 представлены данные нефтезагрязнений в районах нефтедобычи, где дождевые черви были обнаружены.

Таблица 58

Остаточная концентрация нефтепродуктов на площадках Советского и Стрежевского месторождения

Месторождение	Площадка	Остаточная концентрация нефтепродуктов по дням отбора, мг/м ²
Стрежевское	№ 1. Рекультивирована в 2003 г.	4800,8±1200,2
	№ 2. Рекультивирована в 2004 г.	44374,1±11093,5
Советское	№ 3. Рекультивирована в 1998 г.	60646,9±15161,7
	№ 4. Рекультивирована в 1999 г.	2680,0±670,0
	№ 5. Рекультивирована в 1999 г.	25269,4±6317,9

Последующие исследования состояния популяции дождевых червей, проведённые через 450 сут (табл. 59), позволили проследить интенсивность заселения загрязнённых участков.

2.2. Морфология раковинных амёб

Раковинные корненожки – амёбоидные организмы, строящие однокамерную раковинку с отверстием (устьем, или псевдостомом) для выхода псевдоподий, цитоплазматических образований, служащих для передвижения и захвата пищи (рис. 1). Тело амёбы, как правило, не заполняет полость раковины целиком, прикрепление амёбы к внутренней стенке раковинки осуществляется при помощи коротких цитоплазматических нитей – эпиподий (Гельцер, 1993).

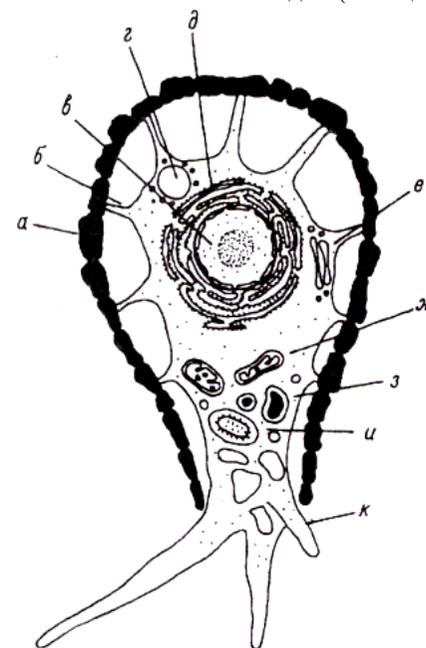


Рис. 1. Схема организации клетки раковинной амёбы: а – раковина; б – эпиподии; в – ядро; г – сократительная вакуоль; д – шероховатый ЭПР; е – диктиосома; жс – митохондрия; з – ксеносома в вакуоли; и – пищеварительная вакуоль; к – псевдоподии (Бейер и др., 2000)

Снаружи клетка покрыта плазмолеммой, в состав которой входит тонкий слой недифференцированного гликокаликса. В цитоплазме находятся ядро (ядра) и набор органелл, типичный для аэробных корненожек. Ядра раковинных амёб обычно везикулярного типа, с более или менее компактным ядрышком, реже – гранулярного типа. Митохондрии имеют тубулярные кристы, которые могут анастомозировать. Матрикс митохондрий представителей родов *Cryptodiffugia*,

Hyalosphenia, *Centropyxis* может быть электронно-плотным или электронно-светлым (*Lesquereusia*, *Netzelia*). У разных представителей одного и того же рода митохондрии могут иметь плотный или светлый матрикс, однако гетероморфизм митохондрий у раковинных амёб неизвестен (Бейер и др., 2000). Для тестаций характерно наличие в цитоплазме многочисленных диктиосом аппарата Гольджи. Он принимает участие в синтезе цементных везикул, содержимое которых скрепляет частицы, входящие в состав стенки раковины. У видов, имеющих секретированную раковину, аппарат Гольджи участвует в синтезе идиосом для ее построения. В клетке раковинных амёб обычно имеется 1 или 2 сократительные вакуоли; известны также виды, у которых их число достигает нескольких десятков. Вакуоли опорожняются либо в полость раковины, либо наружу. Шероховатая эндоплазматическая сеть (ШЭПС) у многих видов образует плотные скопления в цитоплазме, которые находятся около ядра, а иногда окружают его. У видов, которые синтезируют для построения стенки раковины кремниевые чешуйки, известна модификация ШЭПС – силикалема. В ее цистернах происходит синтез идиосом. Некоторые раковинные амёбы способны покрывать тонким слоем кремния фагоцитированные частицы, например бактерии. Впоследствии эти частицы встраиваются в стенку раковины.

Вокруг ядра находится плотное скопление ШЭПС. На периферии клетки располагаются диктиосомы, иногда – запасные идиосомы и сократительные вакуоли. Никаких других органелл и пищеварительных вакуолей нет. Ближе к устью, в оральной части цитоплазмы, располагаются все митохондрии, вакуоли, кристаллы, цементные везикулы и частицы, фагоцитированные клеткой для построения дочерней раковины. Псевдоподии начинают формироваться несколько глубже границы устья раковины, и поэтому ближайшая к нему часть цитоплазмы представляет собой сеть переплетающихся и анастомозирующих тяжей (Бейер и др., 2000).

Псевдоподии могут быть относительно широкими с закругленными концами – лобоподии, чисто эктоплазматическими или с участием экто- и эндоплазмы. Иногда лобоподии имеют форму ретикулолобоподий – эктоплазматических образований пальцевидной формы, разветвляющихся с образованием анастомозов. Другой тип псевдоподий – эктоплазматические, нитевидно удлиненные филоподии, не анастомозирующие при соприкосновении друг с другом. У очень небольшой группы тестаций псевдоподии в виде тонких нитевидных выростов образуют густую анастомозирующую сеть (ретикулоподии). Кроме того, у почвообитающих видов, имеющих плоскую вентральную сторону-подшву, отмечают своеобразную форму псевдо-

Таблица 55

Сезонная динамика численности дождевых червей

Даты	Кол-во коконов, экз./м ²	Общее кол-во живых червей, экз./м ²	Кол-во половозрелых червей, экз./м ²	Кол-во неполовозрелых червей, экз./м ²	Кол-во червей, <i>Lumbricus rubellus</i> H., экз./м ²	Кол-во червей, <i>Octolasion lacteum</i> O., экз./м ²
3-й (май)	392±16,3	303±13,1	147±13,1	57±6,5	118±11,8	85±8,4
10-й (май)	392±16,3	303±8,3	207±11,0	97±12,0	182±9,4	122±10,6
30-й (июнь)	468±11,8	370±11,3	262±6,0	108±8,0	218±11,8	152±6,0
60-й (июль)	503±9,7	405±8,4	288±11,8	117±6,5	235±8,4	170±7,2
90-й (август)	525±8,4	408±6,0	292±10,6	117±6,5	240±10,1	168±9,4
120-й (сентябрь)	438±11,8	337±13,1	243±11,0	93±6,5	205±4,4	132±12,8

В табл. 56 представлены данные по просачиваемости нефти и нефтепродуктов. Вертикальное движение нефтепродуктов происходит в течение 30 сут, интенсивно в первые 10 сут. Нефть просачивается глубже нефтепродуктов, меньше испаряется и оказывает длительное негативное хроническое влияние на почвенные биосистемы.

Таблица 56

Просачиваемость нефти и нефтепродуктов в зависимости от длительности действия

Вид загрязнений	Доза внесения, кг/м	Просачиваемость нефти и нефтепродуктов, см			
		3-и сут	10-е сут	30-е сут	90-е сут
Бензин	4	10,3±0,5	15,2±0,4	16,5±0,5	16,5±0,5
	2	7,7±0,5	11,3±0,7	12,3±0,7	12,3±0,7
	1	3,8±0,4	6,8±0,4	7,5±0,5	7,5±0,5
	0,5	1,3±0,5	1,9±0,5	2,8±0,4	2,8±0,4
Дизель	4	9,7±0,5	15,3±0,5	17,3±0,5	17,3±0,5
	2	7,3±0,5	10,5±0,5	12,5±0,5	12,5±0,5
	1	3,7±0,5	6,2±0,5	7,2±0,4	7,2±0,4
	0,5	1,2±0,4	2±0,5	2,5±0,5	2,5±0,5
Нефть	15	11,2±0,7	31±0,8	33,8±0,7	33,8±0,7
	10	5,5±0,5	13,7±0,7	16,2±0,7	16,2±0,7
	5	3,7±0,5	6,2±0,5	7,2±0,4	7,2±0,4
	2,5	2,3±0,5	3,8±0,4	3,8±0,4	3,8±0,4

В табл. 57 представлены данные по остаточной концентрации нефти и нефтепродуктов, которые свидетельствуют о том, что бензин обладает высоким процентом испаряемости. К 90-м сут отбора при внесении 0,5 и 1 кг/м² остаточная концентрация нефтепродуктов не отличается от контроля. При внесении бензина 4 кг/м² к 90-м сут остаточная концентрация нефтепродуктов уменьшается в 6 раз. При

минимально при внесении нефти 15,0 кг/м² и составило 24,5%. На загрязненных участках и границах с загрязнением у червей присутствуют двухядерные клетки. Число клеток с кариолизисом у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении 15 кг/м².

Таблица 54

Частота встречаемости амебоцитов у *Lumbricus rubellus* H. на участках, загрязненных нефтью в течение 90 сут

Концентрация нефти, кг/м ²	0		5		2,5 кг/м ²	
	Контроль	Граница загрязнений	нефть	Граница загрязнений	нефть	
Число клеток <i>L. Rubellus</i> , шт./100 клеток						
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	87,9±0,9	44,0±1,5	40,3±2,0	57,7±2,4	47,8±2,4	
Двухядерные амебоциты	0	2,2±0,4	2,2±0,5	2,1±0,4	2,2±0,4	
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	10,2±1,3	52,0±1,2	55,2±1,1	37,3±1,0	47,4±1,2	
Кариолизис	0	1,2±0,2	1,2±0,2	1,2±0,2	1,2±0,2	
Делящиеся клетки	2,8±0,4	0,7±0,2	1,1±0,3	1,5±0,3	1,1±0,3	

В организме червей на площадках, загрязненных нефтью и на границе с ними, число одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра у *Octolasmus lacteum* O. при внесении нефти 2,5 кг/м² составило 58,3%, минимально при внесении 15,0 кг/м² – 27%. Делящиеся клетки отмечаются в популяции амебоцитов на границе с загрязнением нефти. Наблюдается и одноядерные амебоциты с измененной формой ядра. У *Octolasmus lacteum* O. максимально число таких клеток на границе с внесением нефти 15 кг/м² и составило 66%, а минимальное при 2,5 кг/м² – 36,7%. Следовательно, фагоцитарная деятельность амебоцитов дождевых червей остаётся повышенной при заселении загрязнённых нефтепродуктами участков.

В табл. 55 представлены среднестатистические данные сезонной динамики численности дождевых червей на контрольных участках.

Представленные данные свидетельствуют о том, что соотношения численности между видами дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. и *Octolasmus lacteum* O. на протяжении всего весенне-осеннего сезона составляет 60 и 40%. Количество коконов пропорционально общему количеству дождевых червей и достигает максимальных значений в августе. Соотношения между количеством половозрелых и неполовозрелых дождевых червей в течение весенне-осеннего сезона составляет 70 и 30%.

подий – вентральный валик. Выступающая из псевдостома цитоплазма занимает поверхность подошвы и в большей или меньшей степени выходит за ее пределы (Гельцер и др., 1985). Размеры почвообитающих тестаций: от 15–20 до 120–170 мкм, в основном встречаются раковинки двух размерных категорий: 20–40 и 60–80 мкм. В соответствии с материалом, из которого они построены, различают раковинки трех типов. Чисто органические, однослойные (*Arcella*) имеют мелкоячеистую (альвеолярную) структуру и состоят из белка типа каротина. Раковинки второго типа (*Centropyxis* и др.) включают экзогенные минеральные частицы – ксеносомы, поглощаемые амемой вместе с пищевыми объектами из окружающей среды и выделяемые из цитоплазмы на поверхность. Ксеносомы представляют собой мельчайшие песчинки неправильной формы, иногда перемежающиеся частицами детрита, створками диатомовых водорослей. Характер экзогенных кроющих элементов раковинки в большей степени зависит от наличия строительного материала. Так, раковинки *Centropyxis aerophila*, покрытые ксеносомами, в почвах, при обитании в моховых кочках минеральных элементов не несут и покрыты целиком створками диатомовых водорослей. Они могут выстилать раковинку целиком или быть разбросанными по ее поверхности. К третьему типу относятся раковинки, покрытые минеральными элементами эндогенного происхождения – идиосомами (*Trinema*, *Euglypha* и др.). Это круглые, овальные, прямоугольные или неправильной формы прозрачные пластинки, состоящие из кремнезема и располагающиеся на поверхности раковинки часто в виде правильных рядов. Идиосомы, в отличие от ксеносом, образуются в эндоплазме амебы, где, по видимому, растворяются поглощенные кремнийсодержащие объекты, например панцири диатомей, других тестаций. Возможно также поглощение кремнезема в виде его соединений непосредственно из воды и почвенного раствора. Накопленный таким образом кремнезем выделяется затем в виде идиосом характерной для данного вида формы. Иногда на раковинке присутствуют ксеносомы и идиосомы (*Heleopera*). Те и другие элементы «вмонтированы» в слой органического цемента. В стенках раковинки откладывается окись железа, что способствует переводу растворимых закисных соединений железа в нерастворимую окисную форму (Гельцер и др., 1980).

Форма раковинки многообразна: дисковидная (*Arcella*), овальная, часто латерально сжатая (*Nebela*, *Euglypha*, *Corythion*), сферическая (*Bullinularia*), полусферическая (*Plagiopyxis*). Различают переднюю, приустьевую, часто сплюснутую часть раковинки, и заднюю, более или менее вздутую часть, «брюшко», в котором, собственно, и расположена цитоплазма. Кроме того, можно говорить об уплощен-

ной брюшной (вентральной) поверхности и выпуклой спинной (дорзальной). Приустьевая часть дорзальной поверхности может образовывать козырек (Корганова, 2003). Устье может быть различной величины и формы: большое (*Cyclopyxis arcelloides*), малое (*C. ambigua*); округлое (*Cyclopyxis*), щелевидное (*Plagiopyxis*) и располагаться терминально (*Nebela*, *Euglypha*) или эксцентрично (*Trinema*). Оно может быть окружено более крупными минеральными частицами, чем на остальной части раковинки (*Centropyxis plagiostoma*), либо более мелкими (*Cyclopyxis kahli*), либо приустьевыми идиосомами с одним или несколькими зубчиками (*Euglypha*).

Многообразие форм раковин, как и их варибельность внутри вида, обусловлено приспособительной функцией: раковинка является посредником между организмом и местом его обитания (Schönborn, 1966; Корганова, 2003).

2.3. Биология раковинных амёб

Сведения о биологии почвообитающих тестаций отрывочны и носят характер отдельных наблюдений. Отчасти это вызвано трудностью воспроизведения почвенных условий в культуре. В некоторых работах описываются амёбидные стадии и организмы с более тонкими раковинками, что позволяет предполагать наличие у тестаций сложного жизненного цикла. Наблюдались также явления, аналогичные линьки (Гельцер, 1985). Основной тип размножения – бесполой, осуществляемый путем деления надвое (монотомия). Амёбы с мягкой раковинкой делятся вдоль, с твердой – поперек продольной оси почкованием. В процессе размножения дочерняя клетка отделяется от материнской при достижении ими одинаковых размеров и образовании новой раковинки (рис. 2). До формирования перетяжки вновь сформировавшееся ядро переходит в дочернюю клетку. Продолжительность процесса деления различна. Он может длиться 60 мин или всего 10–15 мин, в зависимости от вида. Однослойная органическая раковинка отделяется у молодых особей от цитоплазмы целиком (*Arcella*), пропитывается солями железа и кремниевой кислотой. Амёбы с ксеносомами и идиосомами также выделяют вначале органическую основу, служащую цементирующим веществом для кроющих элементов. Элементы покрытия раковинки накапливаются в цитоплазме материнской клетки еще до начала деления и после образования плазменной почки выстилают ее поверхность.

У раковинных амёб, строящих агглютинированные раковины, делению предшествует период активного поглощения ксеносом. В начале деления из устья материнской раковины выпячивается участок цито-

Увеличивается количество и делящихся амёбоцитов через 30 и 90 сут после внесения загрязнений. Среди амёбоцитов червей на загрязнённых площадках присутствуют двухъядерные клетки и кариолизис. Более часто встречаются одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра. На площадках, загрязненных дизельным топливом, на 90-й день после внесения загрязнений в популяции амёбоцитов червей обнаружены делящиеся клетки. У *Lumbricus rubellus* Н. при исходной концентрации дизельного топлива 2,0 кг/м² количество делящихся клеток составило 2,8%. При сравнении площадок, загрязненных дизельным топливом, с контролем наблюдается уменьшение числа амёбоцитов с нормальными формами ядер у червей на площадках с загрязнением. Число одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* Н. максимально при внесении 0,5 кг/м² и составило 54%, минимально – при внесении 2,0 кг/м² и составило 41%. На загрязненных участках у червей присутствуют такие патологии клеток, как двухъядерные клетки и кариолизис.

Таблица 53

Частота встречаемости амёбоцитов у *Lumbricus rubellus* Н. на границе и участках, загрязненных дизельным топливом, через 90 сут после внесения загрязнений

Концентрация дизельного топлива, кг/м ²	0		1		0,5	
	Контроль	Граница загрязнений	Диз. топливо	Граница загрязнений	Диз. топливо	Диз. топливо
Число клеток, шт./100 клеток						
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	87,9±0,9	53,4±2,3	46,0±2,4	60,1±0,7	54,3±2,4	
Двухъядерные амёбоциты	0	3,1±0,5	2,6±0,6	3,1±0,5	2,0±0,4	
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	10,2±1,3	40,8±1,2	49,6±1,2	32,9±1,0	41,9±1,0	
Кариолизис	0	0,7±0,2	0,7±0,2	0,7±0,2	0,7±0,2	
Делящиеся клетки	2,8±0,4	2,0±0,3	1,1±0,2	3,2±0,2	1,1±0,2	

В организме червей на площадках, загрязненных дизельным топливом, число одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра у *Octolasmus lacteum* О. при внесении 0,5 кг/м и составило 54%.

На площадках, загрязненных нефтью в течение 90 суток, в амёбитах червей обнаружены делящиеся клетки. При сравнении площадок, загрязненных нефтью, границ с загрязнением и контролем наблюдается снижение количества амёбоцитов с нормальными формами ядер. Число одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра максимально при внесении нефти 2,5 кг/м и составило 57,7%,

Таблица 51

Частота встречаемости амебоцитов у *Lumbricus rubellus* Н. в приграничных и загрязненных бензином участках через 90 сут после внесения загрязнений

Доза внесения, кг/м ²	0			5,0		2,5	
Локализация	Контроль	Граница загрязнений	Бензин	Граница загрязнений	Площадка, загрязн. бензином		
Описание	Число клеток, шт./100 клеток						
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	87,9±0,9	44,0±1,5	40,3±2,0	57,7±2,4	47,8±2,4		
Двухядерные амебоциты	0	2,2±0,4	2,2±0,5	2,1±0,4	2,2±0,4		
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	10,2±1,3	52,0±1,2	55,2±1,1	37,3±1,0	47,4±1,2		
Кариолизис	0	1,2±0,2	1,2±0,2	1,2±0,2	1,2±0,2		
Делящиеся клетки	2,8±0,4	0,7±0,2	1,1±0,3	1,5±0,3	1,1±0,3		

На площадках, загрязненных бензином, через 90 сут после внесения загрязнений у амебоцитов червей обнаружены делящиеся клетки. При сравнении данных с участков, загрязненных бензином, наблюдается снижение амебоцитов с нормальными формами ядер в организме червей. У червей на площадках, загрязненных бензином, число одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* Н. при внесении 0,5 кг/м составило 46,3%, при внесении 2,0 кг/м – 36,1%.

Таблица 52

Частота встречаемости амебоцитов у *Lumbricus rubellus* Н. на границе и участках, загрязненных бензином, через 90 сут

Доза внесения, кг/м ²	0		1,0		0,5 кг/м ²		
Локализация	Контроль	Граница загрязнений	Площадка, загрязн. бензином	Граница загрязнений	Площадка, загрязн. бензином		
Описание	Число клеток, шт./100 клеток						
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	87,9±0,9	44,8±2,0	44,9±1,1	45,2±2,7	46,3±1,4		
Двухядерные амебоциты	0	1,9±0,5	2,1±0,5	2,3±0,5	2,3±0,7		
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	10,2±1,3	52,1±1,5	51,9±1,4	50,9±1,0	49,4±1,3		
Кариолизис	0	0,8±0,2	0,8±0,2	0,8±0,2	1,2±0,2		
Делящиеся клетки	2,8±0,4	0,3±0,2	0,3±0,2	0,8±0,2	0,8±0,2		

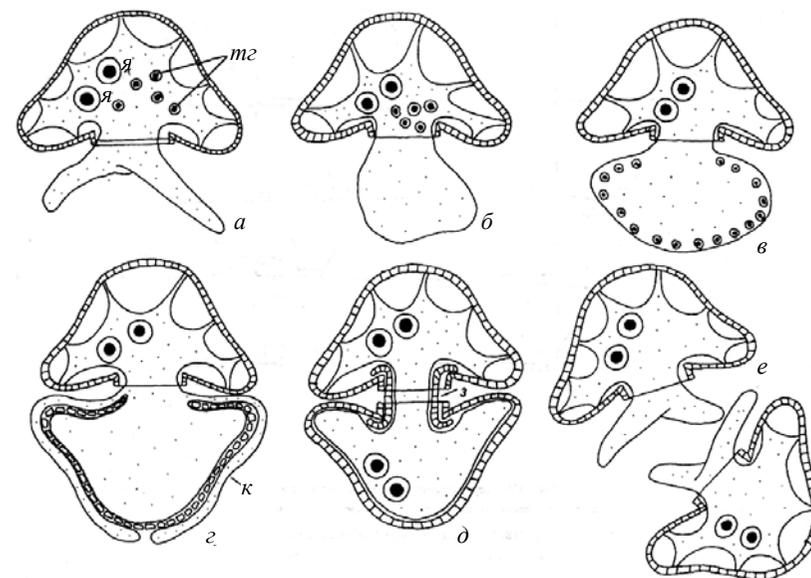


Рис. 2. Схема морфогенеза *Arcella* spp. (Бейер и др., 2000): а – клетка, готовая к делению; б, в – формирование выроста цитоплазмы и перемещение текагенных гранул; г – образование цитоплазматического купола (к) и начальное формирование раковины; д – материнская и дочерняя раковины, скрепленные замком (з) в области устья; е – клетки после деления, тг – текагенные гранулы, я – ядра

Распределение дождевых червей в зависимости от степени загрязнения на 90-е сут последствия

Вид загрязнения	Доза внесения, кг/м ²	Местообитание	Общее кол-во живых червей, экз./м ²	Кол-во половозрелых червей, экз./м ²	Кол-во неполовозрелых червей, экз./м ²	Кол-во червей, <i>Lumbricus rubellus</i> H., экз./м ²	Кол-во червей, <i>Octolasion lacteum</i> O., экз./м ²
			Контроль	408±6,0	292±10,6	117±6,5	240±10,1
Бензин	4	Загрязнение	23±4,1	23±4,1	0	23±4,1	0
		Граница	272±9,4	203±11,0	68±9,4	167±12,0	105±16,0
		1 м от загр-я	407±6,5	292±10,6	115±8,4	238±8,0	168±9,4
	2	Загрязнение	35±8,4	35±8,4	0	30±5,1	5±6,7
		Граница	278±8,0	210±10,1	68±9,4	170±12,4	108±13,0
		1 м от загр-я	408±6,0	293±9,7	115±8,4	240±7,2	168±9,4
	1	Загрязнение	45±8,4	37±8,3	13±4,0	37±4,1	12,5±7,7
		Граница	288±9,4	217±11,0	72±6,0	175 ±6,7	113±12,0
		1 м от загр-я	408±6,0	290±10,1	118±6,0	237 ±6,5	172±6,0
	0,5	Загрязнение	107±9,7	75±8,4	32±6,0	75±9,8	32±6,0
		Граница	303±12,0	225±4,4	78±9,4	180±11,3	123±4,1
		1 м от загр-я	407±4,1	290±7,2	117±4,1	240±7,2	167±4,1
Дизельное топливо	4	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	272±9,4	203±11,0	68±9,4	167±12,0	105±16,0
		1 м от загр-я	402±6,0	288±8,8	113±9,7	237±8,3	165±8,4
	2	Загрязнение	65±8,4	53±4,1	12±6,0	42±6,0	23±4,1
		Граница	273±9,7	208±13,8	65±8,4	157±8,3	117±11,0
		1 м от загр-я	400±7,2	287±6,5	113±9,7	235±6,7	165±8,4
	1	Загрязнение	143±11,0	102±6,0	42±6,0	90±7,2	53±6,5
		Граница	303±12,0	225±4,4	78±9,4	180±11,3	123±4,1
		1 м от загр-я	407±4,1	290±7,2	117±4,1	240±7,2	167±4,1
	0,5	Загрязнение	153±9,7	110±7,2	43±6,5	95±6,7	58±6,0
		Граница	308±11,8	228±6,0	80±8,8	185±12,1	123±4,1
		1 м от загр-я	407±4,1	290±7,2	117±4,1	240±7,2	167±4,1
Нефть	15	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	338±6,0	243±6,5	95±4,4	208±6,0	130±8,8
		1 м от загр-я	407±4,1	290±7,2	117±4,1	240±7,2	167±4,1
	10	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	337±13,1	247±12,0	90±8,8	215±9,8	122±6,0
		1 м от загр-я	403±6,5	288±8,0	115±4,4	240±7,2	163±4,1
	5	Загрязнение	78±9,4	57±4,1	22±6,0	55±6,7	23±4,1
		Граница	352±6,0	255±4,4	97±4,1	225±6,7	127±4,1
		1 м от загр-я	403±6,5	288±8,0	115±4,4	240±7,2	163±4,1
	2,5	Загрязнение	145±8,4	103±8,3	42±6,0	90±5,1	55±4,4
		Граница	352±6,0	255±4,4	97±4,1	225±6,7	127±4,1
		1 м от загр-я	403±6,5	288±8,0	115±4,4	240±7,2	163±4,1

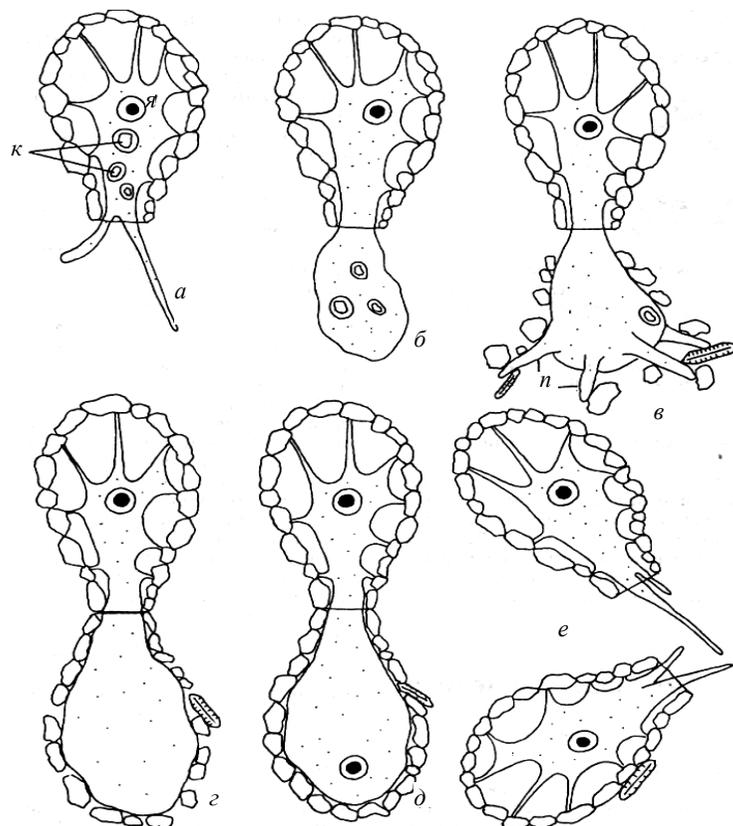


Рис. 3. Схема морфогенеза *Diffugia* spp. (Бейер и др., 2000): а – клетка, готовая к делению; б – образование цитоплазматического выроста; в, з – начальные этапы формирования дочерней раковины; д – завершение формирования дочерней раковины, элиподии еще не образовались; е – клетки после деления; к – ксеносомы; п – псевдоподии, агглютинирующие экзогенный материал; я – ядро

Достоверных сведений о существовании полового процесса у тестаций нет; имеются лишь случайные и разрозненные наблюдения на этот счет (Гельцер, 1985). Продолжительность жизни раковинных амёб значительно выше, чем у других групп простейших, – в среднем 6–11 дней. В зависимости от влажности она может колебаться от одного дня до нескольких недель. Деление отдельных быстро размножающихся представителей семейства *Euglyphidae* происходит через 1,6–3,5 дня, причем число поколений может зависеть от типа почвы. Есть данные о существовании 10–12 поколений раковинных амёб в

Таблица 49

Результаты полевых исследований на 90-е сут после внесения загрязнений

Вид загрязнений	Концентрация, кг/м ²	Местообитание	Кол-во коконов червей, экз./м ²	Общее кол-во живых червей, экз./м ²
		Контроль	525±8,4	408±6,0
Бензин	4	Загрязнение	0	23±4,1
		Граница	473±12,0	272±9,4
		1 м от загр-я	522±9,4	407±6,5
	2	Загрязнение	0	35±8,4
		Граница	478±9,4	278±8,0
		1 м от загр-я	528±6,0	408±6,0
	1	Загрязнение	0	45±8,4
		Граница	483±8,3	288±9,4
		1 м от загр-я	530±5,1	408±6,0
	0,5	Загрязнение	0	107±9,7
		Граница	483±8,3	303±12
		1 м от загр-я	527±4,1	407±4,1
Дизельное топливо (летнего типа)	4	Загрязнение	0	0
		Граница	473±12,0	272±9,4
		1 м от загр-я	522±9,4	402±6
	2	Загрязнение	0	65±8,4
		Граница	468±13,8	273±9,7
		1 м от загр-я	513±9,7	400±7,2
	1	Загрязнение	0	143±11
		Граница	483±8,3	303±12
		1 м от загр-я	527±4,1	407±4,1
	0,5	Загрязнение	0	153±9,7
		Граница	483±8,3	308±11,8
		1 м от загр-я	527±4,1	407±4,1
Нефть	15	Загрязнение	0	0
		Граница	322±10,6	338±6
		1 м от загр-я	527±4,1	407±4,1
	10	Загрязнение	0	0
		Граница	327±9,7	337±13,1
		1 м от загр-я	527±4,1	403±6,5
	5	Загрязнение	0	78±9,4
		Граница	342±9,7	352±6
		1 м от загр-я	527±4,1	403±6,5
	2.5	Загрязнение	0	145±8,4
		Граница	347±9,7	352±6
		1 м от загр-я	527±4,1	403±6,5

год. Наблюдений над сезонной динамикой недостаточно, зарегистрированы лишь весенние всплески численности. Плотность тестаций в объеме почвы за год колеблется значительно. Длительность сохранения раковин в почве зависит от вида корненожек и конкретных условий. В хвойных лесах они могут разрушаться в течение одного года. В лабораторных опытах распад неповрежденных пустых раковин *Euglyphidae* происходит довольно быстро: от нескольких дней до трех месяцев. В то же время нахождение раковин в субфоссильных отложениях болот говорит о возможности их сохранения в анаэробных условиях в течение длительного времени (Гельцер, 1980).

Тип питания раковинных амёб – голозойный. Основой пищи служат бактерии, диатомовые и нитчатые водоросли, другие тестаций и простейшие (Криволуцкий, 1969). В отличие от голых форм простейших, раковинные амёбы питаются непосредственно остатками разлагающихся организмов. Некоторые из них (*Nebela*, *Diffflugia*) поедают мелких членистоногих (Yeatus, 1995). Принимая во внимание наибольшую численность раковинных амёб в почвах с весьма бедным бактериальным населением, можно предполагать, что их пищевыми объектами являются аскомицеты, грибы, а возможно, и растворенные в воде питательные вещества. У некоторых видов псевдоподии наблюдаются исключительно редко (*Plagiopyxis callida*, *Trigonopyxis arcuala*). Поэтому питание может осуществляться диффузно из окружающей среды. Псевдостом часто бывает плотно закупорен «пучком» детрита, поэтому допускается возможность питания без введения пищевых объектов внутрь цитоплазмы. Такой способ питания описан для *Diffflugia rubescens*: корненожка прокалывает оболочку водоросли (*Closterium*) и «высасывает» ее содержимое (Гельцер, 1985). Естественными врагами раковинных амёб являются хищные грибы *Loopagaceae*. Их поедают также обитающие в почве олигохеты, тихоходки, крупные инфузории, голые амёбы, нематоды. Возможно, потребляют *Testacea* также микофаги (*Enchytraeidae* и *Oribatidae*) (Бобров, 2005). В вакуолях тестаций имеются частицы гумуса. Ряд амёб хорошо развивается на стерильных пробах, что говорит о возможности их питания разложившимся опадом. Учитывая особенно высокую численность в почвах с грубым гумусом, можно предполагать их участие в гумификации трудно разложимых растительных остатков в лесных почвах.

При неблагоприятных условиях в частности иссушении почвы, раковинные амёбы инцистируются (рис. 4), цитоплазма обезвоживается, сжимается и окружается защитными оболочками. Псевдостом закупоривается пробочкой (слизистым секретом). Округлая циста помещается в брюшной части раковинки. При исследовании сухих

образцов почвы часто наблюдают инцистировавшихся амёб, либо находящихся в состоянии так называемой предцисты. При этом раковинки перекрываются временной защитной диафрагмой, которая образуется всего за несколько минут. Защищенное диафрагмой простейшее переносит длительное (до 3 месяцев) иссушение среды без больших затрат энергии, необходимой для образования собственно цисты. Перекрывания псевдостома раковинки в качестве быстрой реакции на колебания уровня влажности, характерные для почвенной среды обитания, свойственны многим *Euglyphidae*. У ряда видов тесстаций наблюдается образование уплотненной защитной пелликулы вокруг цитоплазмы (стадия капсулы), не препятствующей, однако, формированию псевдоподий (Корганова, 1997).

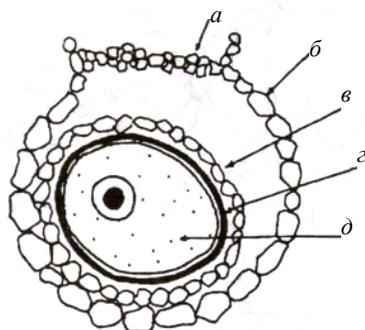


Рис. 4. Схема цисты раковинной амёбы (Бейер и др., 2000):

а – агглютинированная «пробка», закрывающая устье раковины; *б* – раковинка; *в* – агглютинированная дополнительная стенка цисты; *з* – секретированная стенка цисты; *д* – цитоплазма клетки

Экцистирование – возвращение амёбы в трофически активное состояние – происходит при влажности, превышающей необходимый уровень для активного существования других представителей почвенной микрофауны.

Основные факторы, определяющие состав сообществ раковинных амёб: водный режим среды, рН, содержание минеральных веществ и кислорода, температура, освещенность, наличие строительного материала для формирования раковинки и наличие источника питания (микро- и альгофлоры) (Neal, 1964; Chardez, 1961; Денисенков, 2000; Заварзин, 2004). Условия водного режима в значительной степени регулируют обилие и структуру населения раковинных амёб: уровень влажности отражается на численности видов, а также на их соотношении и характере доминирования (Bonnet, 1973; Mitchell,

загрязнения нефтью отмечено при концентрации 2,5 кг/м² и составило 347 экземпляров (66%). Общее количество живых червей на границе составляет 352 экземпляров (86,3%).

Представленные данные свидетельствуют об увеличении количества коконов на границах с участками загрязнений. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 м от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в общем количестве живых червей не наблюдается. Сравнивая границы участков, загрязненных бензином, дизельным топливом и нефтью, с контролем, наблюдаем уменьшение общего количества живых червей на границах с загрязнениями при всех концентрациях. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 м от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в количестве половозрелых и неполовозрелых червей не наблюдается.

Таблица 48

Частота встречаемости амёбоцитов у *Lumbricus rubellus* H. на участках с нефтью через 30 сут после внесения загрязнений

Концентрация нефти, кг/м ²	0	15	10	5	2,5
Местообитание	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
	Число клеток – шт./100 клеток				
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	85,7±1,9	21,6±1,2	22,4±1,4	28,4±1,3	30,0±1,7
Двухядерные амёбоциты	0	1±0,5	2±0,6	1±0,5	1±0,4
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	11±0,5	72,8±1,0	70,8±1,2	68,7±1,3	67,1±1,2
Кариолизис	0	3,7±0,5	4,0±0,3	1,3±0,2	1,2±0,2
Делящиеся клетки	2,8±0,3	0	0,7±0,2	0	0

На 90-й день дождевые черви были обнаружены на площадках, загрязненных бензином: 4, 2, 1, 0,5 кг/м², дизельным топливом: 2,1, 0,5 кг/м², нефтью: 2,5 и 5 кг/м². Приведенные в табл. 50 данные по количеству червей на участках с загрязнениями позволяют считать, что дождевые черви начинают заселять участки, загрязненные нефтью. На всех участках, загрязненных бензином, были обнаружены дождевые черви, численность которых обратно пропорциональна уровням концентрации загрязнений.

ными дизельным топливом, число одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. максимально при дозе 0,5 кг/м², минимально – при внесении 4 кг/м. У *Octolasion lacteum* O. количество одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра максимально при внесении 1 кг/м, минимально – при внесении 4 кг/м. В организме животных встречаются амебоциты двухъядерные и с лизирующими ядрами. Увеличивается число одноядерных амебоцитов с измененной формой ядра. Число таких клеток у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении 2 кг/м² и минимально при внесении 0,5 кг/м².

В организме червей в приграничном районе, загрязненном нефтью, число одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении нефти 2,5 кг/м и составило 30% и минимально при внесении 15,0 кг/м – 22%.

Анализ среднестатистических результатов, представленных в табл. 47, позволяет заметить увеличение числа одноядерных амебоцитов с измененной формой ядра. Данные, полученные при учете коконов дождевых червей на 90-й день после внесения загрязнений, представлены в табл. 49. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на границе с участком загрязнения бензином, дизельным топливом, отмечаются изменения в количестве коконов. Увеличивается и общее количество живых червей на загрязнённых участках.

Таблица 47

Частота встречаемости амебоцитов у *Octolasion lacteum* O. на участках с дизельным топливом через 30 сут после внесения загрязнений

Концентрация диз. топлива, кг/м ²	0		4		2	
	Контроль	Граница	Граница	Загрязнение	Число клеток, шт./100 клеток	
Местообитание						
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	85,9±2,0	29,7±1,1	37,4±0,8	31,3±0,9		
Двухъядерные амебоциты	0	1,7±0,2	1,7±0,4	1,2±0,2		
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	11,2±0,8	66,7±1,6	59,5±1,2	65,6±0,9		
Карелизис	0	1,9±0,3	1,4±0,3	1,9±0,3		
Делящиеся клетки	2,9±0,3	0	0	0		

При сравнении численности дождевых червей, находящихся на контрольном участке, с приграничными площадками, загрязненными нефтью, наблюдаются изменения в количестве коконов дождевых червей. Максимальное количество коконов на границе с участком

2004). Раковинные амебы эксцистируются и переходят в более активное состояние при более высоком уровне влажности, чем другие представители животного населения почв, например нематоды и коловратки, причем время реактивации зависит от продолжительности предшествовавшего периода сухости (Бобров, 1999). Влияние других экологических факторов на население тестаций оценивается противоречиво. В грубогумусированных лесных почвах отмечается связь структуры сообществ и динамики популяций с кислотностью, отношением углерода к азоту (рН, C/N) и другими показателями. Регистрируется зависимость тестаций от температуры почвы, осадков, испарений, имеет значение не только уровень влажности, но и происхождение влаги. При анализе группировок амёб в почвах с различными значениями рН выделяются виды эврионные (*Plagiopyxis declivis*), стеноионные ацидофильные (*Copythion dubium*) и стеноионные базофильные (*Geopyxella sylvicola*, *C. halophila*). Раковинные амебы могут поселяться в субстратах, где кислотность сильно отличается от почвы, в частности, во мхах, покрывающих стволы деревьев (Booth, 2002). Из других свойств, влияющих на состав населения тестаций, следует отметить содержание углекислого кальция. Почвы, богатые кальцием, характеризуются специфической фауной тестаций. Условия засоленных почв переносит лишь малое число видов раковинных амёб: *Centropyxis halophila*, *Plagiopyxis minuta*. Внесение удобрений вызывало изменение структуры населения, главным образом, выпадение «моховой» группы, обработка почв инсектицидами приводила к снижению числа видов и численности экземпляров. Дерновый процесс, стимулирующий бактериальную активность и рост численности других групп простейших, тормозит развитие фауны тестаций. Свойства гумуса влияют на состав и распространение раковинных амёб. Тип гумуса характеризуется главным образом различиями в степени и скорости минерализации органических остатков, т.е. соотношением углерода и азота (C/N). Своеобразие того или иного местообитания в большой степени определяется своеобразием подстилки, зависящей от характера растительности. В горизонтах, где подстилка химически изменена, различия сглаживаются, и фаунистические комплексы более выровнены. Лесная подстилка – особый компонент биогеоценоза, играющий важную роль в почвообразовательном процессе, поэтому в почвенно-зоологических исследованиях необходим тщательный анализ ее населения, который может дать дополнительные сведения о течении гумусообразовательного процесса (Гельцер, 1993).

Наиболее богата тестациями фауна в отношении количественных показателей и видового разнообразия у болотных почв и в хвойных лесах (Денисенков, 2000). В этом отношении показателен анализ

данных, полученных для подзолистых почв Московской области, сформированных под ельниками и лиственными лесами. Большим видовым разнообразием (55 видов) и концентрацией раковин (более 100 тыс. в 1 г абсолютно сухого субстрата) отличались кислые почвы ельников по сравнению со значительно более бедным липняком (26 видов, около 10 тыс. экз.). С глубиной по профилю почвы условия обитания для тестаций ухудшаются: увеличивается плотность и уменьшается пористость почвы, в связи с чем изменяется ее водно-воздушный режим. Вследствие этого происходит закономерное изменение фауны тестаций, что проявляется в обеднении не только видового состава и численности, но и комплекса экоморфотипов в генетических горизонтах (Mitchell et al., 2004, 2000; Nguyen-Viet et al., 2004). Вертикальное распределение раковинных амёб обусловлено содержанием гумуса, развитостью аккумулятивных горизонтов, качеством и количеством органического вещества, поступающего в почву с растительным опадом (Mitchell et al., 2004). Оптимальный уровень обитания: граница между горизонтами A_0 и A_1 , где тестаций в несколько раз больше, чем в поверхностном слое опада. В пределах горизонтов A_1 и A_2 фауна раковинных амёб заметно беднее как по обилию, так и по видовому разнообразию, чем в верхней части профиля. Стратификация раковинных амёб в горизонтах почв зависит не только от распределения гумуса, но и от величины почвенных пор, толщины водных пленок, способности противостоять высыханию и наличия строительного материала. Закономерности вертикального распределения простейших тесно связаны с типом почвы и могут служить более чутким индикатором их свойств, чем видовое разнообразие (Kishaba, Mitchell, 2005). Лесная подстилка, отличающаяся мелкими полостями между слежавшимися элементами опада, служит местом обитания клиновидных или уплощенных мелких (20–45) мкм форм раковин. Комплексы тестаций здесь носят смешанный характер, преобладает экологически неспецифическая фауна, состоящая из представителей моховой, болотной, отчасти водной и почвенной групп (*Trinema*, *Nebela* и др.). В гумусовом горизонте преобладают популяции собственно почвенных видов: типичные геобионты (*Plagiopyxis*), обладающие более крупной (60–80) мкм раковиной сферической или полусферической формы, вписывающейся в неправильные пространства между почвенными частицами (Корганова, 2003).

Раковинных амёб относят к группам почвенной фауны, активно участвующим в трансформации органического вещества, в особенности в таежных почвах. Экспериментально показано, что ряд форм разрушает лигнин и целлюлозу (Schonborn, 1965), являясь первич-

Значительно увеличивается число одноядерных амёбоцитов с измененной формой ядра. Число таких клеток у *Lumbricus rubellus* H. было максимальным при внесении 4 кг/м² и составило 68%, а у *Octolasmus lacteum* O. – 68,9%.

Таблица 45

Частота встречаемости амёбоцитов у *Lumbricus rubellus* H. при действии дизельного топлива 4 и 2 кг/м² через 30 сут после внесения загрязнений

Концентрация дизельного топлива, кг/м ²	0		4		2	
	Контроль	Граница	Граница	Загрязнение	Граница	Загрязнение
Местообитание	Число клеток, шт./100 клеток					
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	85,7±1,9	30,0±1,7	38,8±1,6	25,9±0,9		
Двухядерные амёбоциты	0	1,1±0,2	1,9±0,4	1,1±0,2		
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	11,5±0,5	66,8±1,5	57,8±1,7	70,5±1,0		
Кариолизис	0	2,1±0,3	1,9±0,3	2,5±0,4		
Делящиеся клетки	2,8±0,3	0	0	0		

Таблица 46

Частота встречаемости амёбоцитов у *Lumbricus rubellus* H. на участках, загрязненных дизельным топливом, через 30 суток после внесения загрязнений

Концентрация дизельного топлива, кг/м ²	0		1		0,5	
	Контроль	Граница	Загрязнение	Граница	Загрязнение	Загрязнение
Местообитание	Число клеток, шт./100 клеток					
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	85,7±1,9	38,5±1,4	30,7±2,1	38,9±1,1	36,1±0,9	
Двухядерные амёбоциты	0	1,4±0,5	2,0±0,4	2,1±0,6	1,7±0,7	
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	11,5±0,5	59,3±1,2	65,5±1,5	58,4±1,4	61,4±1,2	
Кариолизис	0	0,9±0,2	1,8±0,2	0,6±0,2	0,7±0,2	
Делящиеся клетки	2,8±0,2	0	0	0	0	

При сравнении амёбоцитов червей, встречаемых на границе участка, загрязненного дизельным топливом, с контролем наблюдается снижение числа амёбоцитов с нормальными формами клеточных ядер. У животных в приграничных районах с площадками, загрязнен-

клеток. При сравнении амебоцитов червей, находящихся на границах загрязненных бензином участков, с контролем наблюдается снижение числа амебоцитов с нормальными формами клеточных ядер.

Таблица 43

Частота встречаемости амебоцитов у *Lumbricus rubellus* H. через 30 сут после внесения бензина

Концентрация бензина, кг/м ²	0	4	2	1	0,5	
Местообитание	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница	Загрязнение
	Число клеток <i>L. Rubellus</i> , шт./100 клеток					
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	85,7±1,9	29,2±2,1	36,4±1,2	44,1±1,3	42,9±2,4	43,2±1,1
Двухядерные амебоциты	0	1,4±0,5	1,8±0,4	2,6±0,6	2,1±0,5	1,7±0,4
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	11,5±0,5	68,2±1,4	60,5±1,2	52,1±1,1	54,2±1,3	53,9±1,2
Кариолизис	0	1,2±0,2	1,3±0,5	1,2±0,4	0,8±0,2	1,2±0,2
Делящиеся клетки	2,8±0,3	0	0	0	0	0

Таблица 44

Частота встречаемости амебоцитов у *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными бензином, через 30 сут после внесения загрязнений

Концентрация бензина, кг/м ²	0	4	2	1	0,5	
Местообитание	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница	Загрязнение
	Число клеток <i>O. lacteum</i> , шт./100 клеток					
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	85,9±2,0	28,6±1,3	38,6±1,1	43,6±2,0	44,3±1,1	43,8±0,9
Двухядерные амебоциты	0	1,7±0,5	2,0±0,5	2,9±0,5	2,2±0,6	2,1±0,5
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	11,2±0,8	68,9±1,6	58,4±1,8	52,6±1,0	52,7±1,0	52,9±1,0
Кариолизис	0	0,8±0,2	1,0±0,3	0,9±0,2	0,8±0,2	1,2±0,3
Делящиеся клетки	2,9±0,3	0	0	0	0	0

ными деструкторами растительного опада. В цикле биогенного кремнезема, в котором роль животных в целом весьма невелика, тестации синтезируют диоксид кремния, необходимый для построения раковинок (Рахлеева, 2005). Одним из главных направлений почвенной протистологии является подтверждение и развитие положения о том, что простейшие выделяют биологически активные вещества (Николюк, 1980). Рядом исследований установлено, что в зонах корневых систем растений происходит активное накопление простейших, где их количество в десятки и сотни раз больше, чем в окружающей среде (Gellert, 1958). Основная причина значительного накопления простейших в ризосфере растений – повышенное сосредоточение различных бактерий, которыми простейшие питаются (Красильников, 1958). Простейшие, находясь с бактериями в едином сообществе, не влияют негативно на их жизнедеятельность (Заварзин, 2004). Биологически активные вещества, обнаруживаемые в совместных культурах азотобактеров и амёб, относятся к соединениям индольной природы. В большинстве случаев продуцируется гетероауксин. Эти вещества оказывают избирательное ростостимулирующее действие на всхожесть семян. Выделение в культурах амёб и азотобактеров набора ростостимулирующих индольных веществ свидетельствует о том, что почвенные микроорганизмы обладают широкими возможностями для продуцирования биологически активных веществ, которые могут меняться в зависимости от окружающих условий среды. Продукты обмена простейших положительно влияют на прорастание семян хлопчатника. Геллерт (Gellert, 1958) приводит данные о положительном действии простейших при внесении их в почву с семенами на рост и развитие кукурузы и овса. Установлено, что совместное добавление микроорганизмов, почвенные простейших с микроводорослями ускоряет рост, развитие и повышает урожайность хлопчатника (Николюк, 1965; Нипо, 1926).

Антифунгидные вещества, выделяемые активными формами почвенных простейших, в незначительном количестве подавляют рост и развитие фитопатогенных грибов, вызывающих заболевания растений. Нарушения в росте и развитии сопровождаются у грибов изменениями в окислительно-восстановительных процессах. Грибы в свою очередь, выделяя ряд токсических соединений, вызывают у амёб повышение или понижение активности ферментов дыхания в зависимости от штамма. Характер вызываемых патогенными организмами изменений в нормальном дыхании зависит от многих факторов. Активирование дыхания наблюдается при поражении инфекцией, в случае успешной борьбы хозяина с паразитом может завершаться полным подавлением инфекции и гибелью возбудителя. Ве-

роятно, грибы продуцируют токсины, приводящие к изменениям в метаболизме простейших, но не настолько существенным, чтобы предотвратить выделение протистами веществ, подавляющих развитие гриба (Николюк и др., 1980).

Таким образом, раковинные амебы, являясь неперенными компонентами почвенных биоценозов, играют важную роль в почвенной биодинамике. Относительно крупные размеры, доступность для непосредственного микроскопического наблюдения, легкость культивирования простейших позволяют использовать их как тест-модель при изучении токсических свойств различных веществ (Беккер, 1963; Гельцер и др., 1980).

Необходимость передвижения в узких межпочвенных промежутках (порах, капиллярах), «прерывистость» распределения влаги и разнообразие физических форм, непостоянство степени увлажнения определяют своеобразие почвы как среды обитания простейших (Kishaba, Mitchell, 2005). Начальным этапом формирования комплекса почвообитающих тестаций, по-видимому, было постепенное освоение водными группами прибрежной растительности (фауна перифитона) и проникновение их во влажный моховой покров под кронами деревьев (Догель, 1951; Гиляров, 1955; Schönborn, 1968). Биотопы, в которых обитают раковинные амебы, Шенборн (1971) расположил в виде последовательного ряда: водная растительность, сфагновые и листостебельные мхи, донные отложения водоемов и гумусовый горизонт почвы. Экологический ряд характеризуется более жесткими условиями обитания, которым удовлетворяют все меньшее количество жизненных форм. Чем более жесткие требования предъявляет среда, тем отчетливее становятся адаптации к ней, выраженные в гумусовом горизонте, где основным фактором является количество доступной влаги. Адаптации касаются морфологии раковинки: приобретение двусторонней симметрии и дифференцировка преддверия, изолирующего устье (псевдостом) от внешней среды (Гельцер, 1993). Главные тенденции адаптивных преобразований у корненожек, освоивших почвенную среду обитания, касаются морфологии раковинки и связаны с обеспечением передвижения и защиты от высыхания. В простейшем случае (*Cochilopodium*) раковинка представляет собой, в сущности, тонкую пластичную оболочку, способную деформироваться. Раковинка *Arcella* также однослойна и состоит из органического вещества белковой природы. Однако она уже «жесткая» и имеет все характерные черты настоящей раковинки. Раковинки с покрытием из минеральных частиц в водной среде практически однослойны и представляют собой органическое цементирующее вещество (*Centropyxix aculeata*) с разбросанными на нем отдельными ксеносомами. В

Продолжение табл. 42

1	2	3	4	5	6	7	8
Нефть	15	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	73±9,7	50±7,2	23±4,1	43±6,5	30±5,1
		1 м от загр-я	377±9,7	267±9,7	110±7,2	225±8,4	153±9,4
	10	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	80±8,8	53±6,5	27±4,1	50±5,1	30±5,1
		1 м от загр-я	368±11,8	260±5,1	108±8,0	222±9,4	147±9,7
	5	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	102±9,4	73±6,5	32±8,0	65±4,4	37±6,5
		1 м от загр-я	365±8,4	260±5,1	105±6,7	220±7,2	145±9,8
	2,5	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	133±9,7	92±6,0	42±6,0	83±8,3	50±7,2
		1 м от загр-я	365±8,4	260±5,1	105±6,7	220±7,2	145±9,8

Необходимо отметить, что максимальное количество червей *Lumbricus rubellus* H. обнаружено на границе при внесении дизельного топлива 0,5 кг/м² и составило 142 экземпляра (65,1%), минимальное на границе при внесении нефти 15 кг/м² и составило 43 экземпляра (19,7%). Максимальное количество червей *Octolasion lacteum* O. обнаружено на границе при внесении дизельного топлива 0,5 кг/м² и составило 88 экземпляров (57,9%). На 30-й день на площадках, загрязненных бензином 0,5 кг/м² и дизельным топливом 2, 1, 0,5 кг/м², обнаружены дождевые черви двух видов. Максимальное количество червей *Lumbricus rubellus* H. обнаружено на площадке при внесении бензина 0,5 кг/м² и составило 120 экземпляров (55%), минимальное на площадке при внесении дизельного топлива 2 кг/м – 28 экземпляров (12,8%). Максимальное количество червей *Octolasion lacteum* O. обнаружено на площадке при внесении бензина 0,5 кг/м² и составило 48 червей (31,5%), минимальное – на площадке при внесении дизельного топлива 2 кг/м² и составило 17 червей (11,1%). Следовательно, при относительно невысоких концентрациях бензина и дизельного топлива наблюдается снижение токсичности нефтепродуктов и вторичное заселение загрязнённых участков беспозвоночными животными. Площадки с нефтезагрязнениями заселяются беспозвоночными значительно позже.

В табл. 43–48 представлены данные частоты встречаемости амебозитов у дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. и *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными бензином, через 30 сут после внесения загрязнений. В контрольной группе червей отсутствуют двухъядерные клетки и кариолизис. На границе с участками, загрязненными бензином, в 30-е сут после внесения загрязнений исследуемых концентраций у червей не обнаружено делящихся

На границе с участком, загрязненным дизельным топливом, общее количество живых червей максимально при внесении 0,5 кг/м² минимально – при внесении 4 кг/м². На границе с участком, загрязненным нефтью, общее количество живых червей максимально при внесении 2,5 кг/м², минимально – при внесении 15 кг/м². Приведенные в табл. 42 данные позволяют заметить, что на границе с участками загрязнений снижается численность дождевых червей, что свидетельствует о миграции дождевых червей в течение определённого периода времени.

Таблица 42

Распределение дождевых червей в течение 30 сут после внесения нефтезагрязнений

Тип загрязнений.	Доза внесения, кг/м ²	Местообитание	Кол-во живых червей, экз./м ²	Кол-во половозрелых червей, экз./м ²	Кол-во неполовозрелых червей, экз./м ²	Кол-во червей, <i>Lumbricus rubellus</i> H., экз./м ²	Кол-во червей, <i>Octolasion lacteum</i> O., экз./м ²
			Контроль	370±11,3	262±6,0	108±8,0	218±11,7
1	2	3	4	5	6	7	8
Бензин	4	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	213±9,7	148±6,0	65±6,7	132±9,4	82±9,4
		1 м от загр-я	373±8,3	265±4,4	108±8,0	222±9,4	152±6,0
	2	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	202±6,0	143 ±4,1	58±6,0	128±9,4	73±4,1
		1 м от загр-я	372±6,0	262±6,0	110±7,2	222 ±8,0	150 ±7,2
	1	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	198±9,4	140±5,1	58±6,0	125±11,0	73±4,1
		1 м от загр-я	363±9,7	258±9,0	105±10,0	220±7,2	143±8,3
	0,5	Загрязнение	168±11,8	130±11,3	38±6,0	120±7,2	48±9,4
		Граница	208±9,4	148±8,0	60±5,1	132±8,0	75±4,4
		1 м от загр-я	365±8,4	258±6,0	107±8,3	222±8,0	143±8,3
Дизельное топливо	4	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	203±8,3	143±4,1	60±7,2	125±6,7	78±9,4
		1 м от загр-я	373±8,3	265±4,4	108±8,0	222±9,4	152±6,0
	2	Загрязнение	45±8,4	32±6,0	13±4,1	28±6,0	17±4,1
		Граница	212±9,4	150±7,2	62±8,0	132±8,0	80±10,1
		1 м от загр-я	375±8,4	265±4,4	110±7,2	223±9,7	152±6,0
	1	Загрязнение	60±7,2	43±6,5	18±3,3	40±5,1	20±5,1
		Граница	220±11,3	158±10,6	62±8,0	138±9,4	82±11,8
		1 м от загр-я	382±6,0	272±7,2	110±7,2	228±9,4	153±6,5
	0,5	Загрязнение	62±6,0	45±4,4	18±3,3	42±3,3	20±5,1
		Граница	230±7,2	165±6,7	65±6,7	142±9,4	88±9,4
		1 м от загр-я	382±6,0	272±9,4	110±7,2	228±9,4	153±6,5

донных отложениях и в почве у амёб плотно сцементированные ксеносомы представляют сплошной прочный покров. Покрывающие раковинки идиосомы также плотно прилегают друг к другу, образуя миниатюрный панцирь (*Tracheleuglypha*, *Euglypha* и др.) (Бейер и др., 2000). Наличие в почве системы мелких полостей привело к значительному уменьшению размеров почвообитающих простейших по сравнению с обитателями водной среды. Средние размеры почвообитающих форм – порядка 60 мкм. Морфология раковинки зависит от свойств биотопа, от запаса влаги. Раковинки почвообитающих тестаций отличаются простотой формы: внешние выступы (иглы, шипы), способствующие парению в воде или фиксации на растительности, отсутствуют или развиты слабо. Наибольшую роль в заселении раковинными амебами минеральных слоев почвы сыграло приобретение округлой формы и уплощенной вентральной поверхности.

Наибольшие различия между комплексами раковинных амёб из водной и почвенной среды обитания связаны с расположением и строением устьев. В почвах преобладают формы с тенденцией к уменьшению устья и изоляции его от внешней среды, что уменьшает опасность высыхания простейшего. Специализация почвенных форм, заключающаяся в изоляции устья и создании буферного пространства между организмом и атмосферой, далее идет по пути развития плагиостомии («косоротия») и криптостомии («открыторотия»). У плагиостомных форм (*Centropuxidae*, *Euglyphidae*) устье сдвинуто по вентральной поверхности к ее краю, что приводит к образованию переднего и заднего концов раковинки (билатеральная симметрия). Передний конец, несущий устье, уплощается; в заднем, большего объема «брюшко», помещается основная масса цитоплазмы. Подобная тенденция или едва намечена, или достаточно развита за счет углубления устья и образования приустьевой воронки, при этом спинная сторона раковинки может окружать устье валиком в виде более или менее выраженного козырька (плагиостомия с козырьком), прикрывая его от засорения и уменьшая испарение. Крипостомия создается за счет «перекрытия» щелевидного устья, расположенного на более или менее углубленной брюшной поверхности, нависающим козырьком (рис. 5).

На основании описанных особенностей строения предложена классификация морфологических типов и установлена взаимосвязь между морфологией раковинки и свойствами биотопа (Bonnet, 1975).

Трахелостомный тип. Раковинки с дугообразным устьем; состоят из двух частей – «шейки» и «брюшка», причем ось шейки смещена по отношению к оси брюшка, что наряду с боковым уплощением раковинки создает двустороннюю симметрию. Шейка отделена от основ-

ной части раковинки диафрагмой или перемычкой и играет роль преддверия (*Leariereusia*).

Арцелловидный тип. Раковинка уплощенно-дисковидной (апланатной) формы, псевдостом расположен центрально; наблюдается радиальная симметрия (*Arcella*).

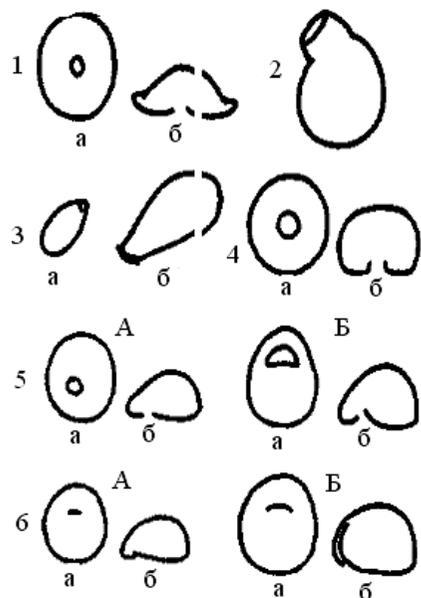


Рис. 5. Схема морфотипов раковинок (Гельцер, 1993): 1 – апланатизм (а – план, б – профиль); 2 – трахелостомия; 3 – акростомия (а – без латерального сжатия, б – с латеральным сжатием); 4 – центростомия с уплощенной вентральной поверхностью (а – план, б – профиль); 5: А – плагиостомия простая, Б – с козырьком (а – план, б – профиль); 6: А – криптостомия простая, Б – с козырьком (а – план, б – профиль)

Акростомный тип. Раковинка с терминально расположенным устьем при осевой симметрии; возможно латеральное сжатие (*Diffugia*, *Nebela*, *Euglypha* и др.).

Циклостомный тип. Сферические или полусферические формы с уплощенной центральной поверхностью («подошвой») и центрально расположенным устьем; симметрия осевая (*Phryganella*, *Cyclopyxis* и др.).

Плагиостомный тип: а) простой – расположен эксцентрично на вентральной стороне, полость раковинки не разделена на брюшко и козырек (*Centropyxis plagiostoma*, *Geopyxella sylvicola*); б) с козырьком – псевдостом более или менее прикрыт выступом дорзальной стенки. За счет углубления брюшной стороны полость раковинки разделена на брюшко и козырек (*Centropyxis aerophila*, *C. sylvatica*). Билатеральная симметрия.

Криптостомный тип: а) простой – щелевидный, эксцентрично расположенный на вентральной подошве псевдостом прикрыт высту-

Количество коконов и дождевых червей через 30 сут после внесения загрязнений

Вид загрязнения	Концентрация, кг/м ²	Местообитание	Общее кол-во живых червей, экз./м ²	
			Кол-во коконов, экз./м ²	Общее кол-во живых червей, экз./м ²
Бензин	4	Контроль	468±11,8	370±11,3
		Загрязнение	0	0
		Граница	463±6,5	213±9,7
	2	1 м от загр-я	472±9,4	373±8,3
		Загрязнение	0	0
		Граница	458±9,4	202±6,0
	1	1 м от загр-я	473±8,3	372±6,0
		Загрязнение	0	0
		Граница	457±13,1	198±9,4
	0,5	1 м от загр-я	468±6,0	363±9,7
		Загрязнение	0	168±11,8
		Граница	460±11,2	208±9,4
Дизельное топливо (летнего типа)	4	1 м от загр-я	468±6,0	365±8,4
		Загрязнение	0	0
		Граница	450±14,3	203±8,3
	2	1 м от загр-я	472±15,5	373±8,3
		Загрязнение	0	231±10,3
		Граница	450±14,3	212±9,4
	1	1 м от загр-я	472±11,8	375±8,4
		Загрязнение	0	60±7,2
		Граница	450±14,3	220±11,3
	0,5	1 м от загр-я	473±14,0	382±6,0
		Загрязнение	0	62±6,0
		Граница	450±14,3	230±7,2
Нефть	15	1 м от загр-я	473 ±14,0	382 ±6,0
		Загрязнение	0	0
		Граница	52±10,6	73±9,7
	10	1 м от загр-я	465±8,4	377±9,7
		Загрязнение	0	0
		Граница	55±8,4	80±8,8
	5	1 м от загр-я	465±8,4	368±11,8
		Загрязнение	0	0
		Граница	68±11,8	102±9,4
	2,5	1 м от загр-я	468±6,0	365±8,4
		Загрязнение	0	0
		Граница	75±8,4	133±9,7
	1 м от загр-я	468±6,0	365±8,4	

Таблица 40

Частота встречаемости амебоцитов у *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными нефтью, через 10 сут после внесения загрязнений

Концентрация нефти, кг/м ²	0	15	10	5	2,5
Местообитание	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
	Число клеток <i>O. lacteum</i> х±mт, шт./100 клеток				
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	85,1±2,3	24,2±1,3	28,9±1	30,7±1,8	39,8±1,5
Двухядерные амебоциты	0	2,7±0,6	1,9 ±0,4	3,1±0,6	1,9±0,3
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	11,9±0,8	72,3±1,3	67,4±1,0	64,1±1,3	56,1±0,9
Кареолизис	0	0,8±0,4	1,8±0,4	2,0±0,5	2,1±0,3
Делящиеся клетки	2,4±0,5	0	0	0	0

Результаты полевых исследований численности дождевых червей в течение 30 сут после внесения нефтезагрязнений представлены в табл. 41 и 42.

Максимальное количество коконов обнаружено на границе с участком загрязнения бензином, минимальное – на границе с участками загрязнения дизельным топливом. На участках, загрязненных бензином, дизельным топливом и нефтью, коконов не обнаружено. Вероятно, коконы на 30-й день после внесения загрязнителей полностью разложились, новые коконы не откладывались. При сравнении контрольного участка и находящихся на удалении 1 м от загрязненных бензином, дизельным топливом, нефтью, существенных различий в количестве коконов не отмечено. При сравнении контрольных участков и находящихся на границе с загрязнением нефтью наблюдаются существенные различия в количестве коконов. Максимальное количество коконов на границе с участками, загрязненными нефтью, при концентрации 2,5 кг/м составило 75 экземпляров. Общее количество живых червей на границе при внесении данной дозы составляет 133 экземпляра (табл. 41).

Анализ среднестатистических данных численности червей контрольных участков и находящихся на удалении 1 м от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом не выявил существенных различий в общем количестве живых червей. На границе с участками, загрязненными бензином, общее количество живых червей максимально при внесении 4 кг/м², минимально – при внесении 1 кг/м².

пом дорзальной стенки. Полость раковинки не разделена (*Plagiopyxis minuta*, *P. penardi*); б) с козырьком, эксцентричный щелевидный псевдостом углублен внутрь раковинки и скрыт козырьком. Полость, соединяющая его с внешней средой, узкая. Раковинка разделена на брюшко и козырек (*Plagiopyxis callida*, *Paracentropyxis mimetica*). Билатеральная симметрия.

Кроме указанных выше адаптаций, также следует отметить и другие морфологические адаптации: форма, размер раковинки, расположение, строение и размер псевдостома, внешние выступы (иглы, шипы), наличие плоской вентральной подошвы, образование временной оболочки (цисты) (Корганова, 1977, 2003). Для успешного заселения почвы водные животные должны обладать следующими физиологическими свойствами: толерантность к изменению pH, простота размножения и нетребовательность к пище (Stout, 1963). Раковинные амёбы, обладая комплексом адаптаций к экстремальным условиям обитания, освоили почвенную среду обитания практически повсеместно и при благоприятных условиях хорошо представлены как в видовом, так и в количественном отношении.

Загрязнение почвы нефтью и нефтепродуктами является одним из наиболее распространенных загрязнителей окружающей среды антропогенного происхождения. Поступление нефти в почву вызывает увеличение содержания органического углерода и битуминозных веществ. В составе почвенного воздуха преобладают легкие фракции нефти, снижается водопоглодительная и водоудерживающая способность почвы, повышается водопроницаемость, уменьшается содержание подвижных форм азота и фосфора, повышается содержание подвижных форм микроэлементов (Карташев, 2007). Сведения о взаимодействии простейших с нефтью и ее производными ограничены. Установлено, что простейшие относительно более устойчивы к загрязнению почвы нефтью, по сравнению с другими группами беспозвоночных. Инфузории, жгутиконосцы и голые амёбы постоянно присутствуют в загрязненной нефтью почве и характеризуются разнообразным видовым составом. В первый год загрязнений наблюдается значительное увеличение обилия простейших. Лабораторные опыты с различными концентрациями нефти: 1, 5, 10, 20% от веса почвы показали, что простейшие могут выдерживать 20% загрязнения (Борисович, 1987; Артемьева, Штина, 1985). А. Rogerson и J. Berger (1980) пришли к выводу, что частично разложившаяся сырая нефть не оказывает существенного влияния на скорость роста инфузорий и амёб, отмечается лишь слабо выраженная тенденция к увеличению их размеров.

2.4. Устойчивость раковинных амёб к нефтезагрязнениям

Объектом исследования являлись сообщества раковинных амёб. От «голых» амёб тестации отличаются наличием жесткой раковинки – своего рода экзоскелета. Раковинка, построенная из экзогенного или эндогенного материала, выполняет защитную функцию, играет роль буфера между клеткой и средой. Строение раковинок, используемое для дифференциации видов, родов, семейств, весьма разнообразно. Признаки их наглядно демонстрируют специфику жизненной схемы, выражающуюся в доминировании в тех или иных средах определенных экоморф. Такими признаками являются форма раковинки, характер кроющих элементов, расположение и строение наружного отверстия (устья, или псевдостома) и другие элементы морфологии. Комплексные характеристики и функциональная нагрузка раковинок выделяют тестаций из прочих групп простейших как удобный объект эколого-морфологических исследований. В работе рассматривается влияние нефти на раковинных амёб, относящихся к 14 родам: *Arcella*, *Centropyxis*, *Plagiopyxis*, *Heleopera*, *Nebela*, *Euglypha*, *Trinema*, *Cyclopyxis*, *Assulina*, *Corytion*, *Trigonopyxis*, *Placocista*, *Amphitrema*, *Phryganella*.

В условиях лаборатории исследовалась устойчивость сообществ раковинных амёб в зависимости от концентрации нефти. В опытах использовалась товарная нефть Лугинецкого месторождения. Анализируемые пробы представляли собой образцы почвы (10 см), которые использовались для анализа раковинных амёб и измерения почвенной влажности. Количественный учет тестаций производился прямым микроскопированием водной почвенной суспензии в чашках Петри в определенном количестве полей зрения (Гельцер и др., 1985). Каплю суспензии, нанесенную на предметное стекло, просматривали в 6 повторностях. При необходимости раковинки при помощи пипетки отсаживали на предметное стекло, помещали в каплю глицерина и исследовали под микроскопом. При количественном подсчете учитывались все попадающиеся раковинки, число которых пересчитывали на 1 г абсолютно сухой почвы. Влажность определяли весовым методом (Агрохимические методы..., 1965). Определение раковинных амёб проводилось по стандартным методикам (Гельцер и др., 1985, 1995; Мазей, Цыганов, 2006; Deflandre, 1928, 1929, 1936; Decloitre, 1962, 1976, 1977, 1978, 1979, 1981; Bartoš, 1954; Ogden, Hedley, 1980; Charman et al., 2000; Бейер и др., 2000; Лепинис и др., 1973). В работе принята система зукариот, предложенная международным комитетом

организме на границе с загрязнением. У червей на границе с участком, загрязненным нефтью, число одноядерных амёбозитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении нефти 2,5 кг/м² и составило 39%.

Таблица 38

Частота встречаемости амёбозитов у *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными дизельным топливом, на 10-е сут после внесения загрязнений

Концентрация диз. топлива, кг/м ²	0	4	2	1	0,5
Местообитания	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
	Число клеток <i>O. lacteum</i> $x \pm mt$, шт./100 клеток				
Одноядерные амёбозиты с нормальной формой ядра	85,1±2,3	32,6±1,5	44,8±1,1	44,5±1,9	49,8±1,0
Двухядерные амёбозиты	0	3,1 ±0,6	2,6 ±0,5	2,5 ±0,4	2,0 ±0,5
Одноядерные амёбозиты с измененной формой ядра	11,9±0,8	61,4±1,5	51,0±1,0	52,7±1,2	46,9±1,1
Кариолизис	0	2,9±0,5	1,8±0,3	0,8±0,2	1,3±0,4
Делящиеся клетки	2,4 ±0,5	0	0	0	0

У *Octolasion lacteum* O. число одноядерных амёбозитов с нормальной формой ядра максимально при внесении нефти с концентрацией 2,5 кг/м², минимально – при внесении нефти 10 кг/м². Значительно увеличивается число одноядерных амёбозитов с измененной формой ядра.

Таблица 39

Частота встречаемости амёбозитов у *Lumbricus rubellus* H. на границе с участками, загрязненными нефтью, через 10 сут

Концентрация нефти, кг/м ²	0	15	10	5	2,5
Местообитания	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
	Число клеток <i>L. rubellus</i> $x \pm mt$, шт./100 клеток				
Одноядерные амёбозиты с нормальной формой ядра	85,3±3,2	24,3±1,1	27,1±1,9	28±1,6	39±1,7
Двухядерные амёбозиты	0	2,5±0,5	2 ±0,4	2,9±0,6	1,7±0,5
Одноядерные амёбозиты с измененной формой ядра	12,3±0,7	72,6±1,4	69,2±1,4	67,7±1,5	57,3±0,9
Кариолизис	0	0,9±0,3	1,7±0,2	1,4±0,4	2±0,4
Делящиеся клетки	2,4±0,3	0	0	0	0

дерные клетки, клетки с микроядрами (табл. 37). При сравнении границы участка, загрязненного дизельным топливом, с контролем наблюдается уменьшение числа амебоцитов с нормальными формами ядер у червей на границе с загрязнением. У червей на границе с участком, загрязненным дизельным топливом, число одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении 0,5 кг/м² и составило 50%, минимально при внесении 4,0 кг/м – 32,8%. У *Octolasion lacteum* O. одноядерных амебоцитов с нормальной формой ядра максимально при внесении 0,5 кг/м и составило 49,8%, минимально – при внесении 4,0 кг/м – 32,6%. Сравнивая данные по одноядерным амебоцитам с нормальной формой ядра между бензином и дизельным топливом, можно заметить, что дизельное топливо оказывает меньшее влияние на фагоцитарную систему червей, чем бензин. Делящихся клеток среди амебоцитов червей на границах не обнаружено. Наряду с этим значительно увеличивается число одноядерных амебоцитов с измененной формой ядра. Число таких клеток у *Lumbricus rubellus* H. было максимальным при внесении 4,0 кг/м и составило 62,4 клетки, минимальным – при внесении 0,5 кг/м² и составило 47,3% (табл. 37)

Таблица 37

Частота встречаемости амебоцитов у *Lumbricus rubellus* H. на границе с участками, загрязненными дизельным топливом, на 10-е сут после внесения загрязнений

Концентрация диз. топлива, кг/м ²	0	4	2	1	0,5
Местообитания	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
	Число клеток <i>L. rubellus</i> $x \pm mt$, шт./100 клеток				
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	85,3±3,2	32,8±3,1	43±1,3	43,2±1,6	50±1,6
Двухядерные амебоциты	0	3,1±0,6	3,4±0,7	3,4±0,6	1,7±0,5
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	12,3±0,7	62,4±1,7	52,2±1,5	52,8±0,8	47,3±1,1
Кариолизис	0	1,8±0,4	1,4±0,3	0,5±0,3	1,0±0,5
Делящиеся клетки	2,4 ±0,3	0	0	0	0

У *Octolasion lacteum* O. число одноядерных амебоцитов с измененной формой ядра максимально при внесении 0,5 кг/м дизельного топлива и составило 49,8% (табл. 38). Вероятно, амебоциты данного типа выполняют основную фагоцитарную функцию при нефтезагрязнениях. На границе с участками, загрязненными нефтью, на 10-й день после внесения загрязнения у червей отсутствуют делящиеся клетки. Происходит уменьшение амебоцитов с нормальными формами ядер в

(Adl et al., 2005). Для изучения деградации нефти в почве отобрано 75 проб почвы для определения содержания остаточной концентрации нефти на экспериментальных участках и 12 проб – в полевых условиях. Остаточную концентрацию нефти определяли весовым методом (Орлова, Васильевская, 1994). В оценке степени загрязнения почв нефтепродуктами использовались градации, представленные в нормативном документе «Порядок определения размеров ущерба от загрязнения земель химическими веществами» (1993).

Для оценки влияния нефти на раковинных амёб в лабораторных условиях использовали кюветы (материал – пластмасса, размеры: длина – 0,5; высота – 0,15; ширина – 0,2 м). В лабораторные кюветы помещалась смешанная проба гумусового слоя (A_1 , 0–20 см) серых лесных почв зернисто-комковатой структуры влажностью 30% по три килограмма почвы в каждой кювете. Данный тип почв широко распространен в Западной Сибири (Непряхин, 1977). В каждом опыте использовалось по 5 кювет. Опыты проводились при комнатной температуре. Эксперимент состоял из пяти опытов с дозами внесения нефти 10, 20, 30 50, 100 г/кг почвы при параллельном контроле. Эксперименты проводились в течение 30 сут с каждой концентрацией. Пробы почв для анализа брали в поверхностном горизонте на глубине 0–10 см. В лабораторных и полевых исследованиях использовалась товарная нефть Лугинецкого месторождения. Месторождение Лугинецкое относится к палеозойскому типу нефтей и залегает в пределах Пудинского мегавала, характеризующегося высокой степенью извлечения всех типов низкомолекулярных сильных оснований (Герасимова и др., 2003).

По содержанию серы нефть относится к малосернистой с содержанием до 0,5% (табл. 1) (Бардик, Леффлер, 2001). По плотности используемая нефть относится к классу легких нефтей (0,80–0,84 г/см³) при наиболее распространенных величинах 0,82–0,90 г/см³ (Акопова и др., 1997). Низкая плотность нефти обусловлена преобладанием метановых углеводородов, низким содержанием смолисто-асфальтеновых компонентов, во фракционном отношении – высоким содержанием бензиновых и керосиновых фракций (Аксенов и др., 1983). Нефть и нефтепродукты относятся к 3-му классу опасности (средняя токсичность). Токсичность нефти объясняется присутствием летучих органических углеводородов (толуол, ксилол, бензол), нафталина и ряда других фракций нефти. Толуол (ПДК – 0,5 мг/г) и нафталин (ПДК – 0,04 мг/г) относятся к 3-му классу опасности (средняя токсичность). В составе нефти также содержатся метан и пропан, которые окисляются соответствующими видами микроорганизмов, представителями граммотрицательных бактерий (Лозановская и др., 1998).

Таблица 1

Основные физико-химические свойства нефти

Показатели	Значения	Методы испытаний
Плотность нефти при 20 °С	823,5 кг/м ³	ГОСТ 3900–85
Давление насыщенных паров	43,3 кПа	ГОСТ 1756–2000
Содержание серы общей	0,3%	ГОСТ 1437–75
Массовая доля воды	0,14%	ГОСТ 2477–65
Содержание механических примесей	0,009%	ГОСТ 6370–83
Массовая доля парафина	2,8%	ГОСТ 11851–85
Массовая доля сероводорода	Менее 2,0 ppm	ГОСТ Р 50802–96
Содержание органических хлоридов	Менее 1,0 ppm	ГОСТ Р 52247–2004

Результаты лабораторных исследований по влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб, представлены в табл. 2 и позволяют заметить изменение численности раковинных амёб при внесении товарной нефти (10, 20, 30 г/кг почвы). На численность тестаций оказывают влияние невысокие концентрации (10 г/кг) внесения поллютанта.

Таблица 2

Изменение численности раковинных амёб в зависимости от концентрации нефти в почве

Дата	Доза внесения, г/кг			
	10	20	30	0
13.XII	27,1±3,56	34±1,1	43,2±3,5	40,2±8,07
15.XII	25,4±1,3	24,7±1,3	31,9±2,5	43,5±6,2
17.XII	25,5±2,5	24,6±0,9	29,4±2,8	43,9±7,2
19.XII	22,1±2,7	24,9±0,7	29,1±1,9	41,4±9,2
21.XII	20,3±3,6	22,3±2,07	20,9±1,3	39,9±4,1
23.XII	15,2±2,2	15,6±1,6	17,6±1,4	37,6±5,07
25.XII	13,9±0,9	13,7±0,4	16,4±2,5	35,3±4,7
27.XII	11±0,9	11,6±0,9	12,3±0,7	28,6±4,1
29.XII	9,4±1,2	10,5±0,7	10,7±0,5	26,1±3,7
02.I	9,4±2,9	8,3±0,6	8,4±0,6	22±6,08
05.I	5,8±0,9	6,07±0,6	6,1±0,6	14,8±7,9
08.I	3,3±0,7	3,8±0,6	3,9±0,5	17,6±4,8
11.I	1,5±0,5	1,6±0,4	1,8±0,4	14,8±3,5

Примечание. $x \pm mt$ (тыс. экз./г) – среднее с доверительным интервалом, при $t > 0,95$.

Анализ представленных данных позволяет заметить, что наибольшее влияние на сообщество раковинных амёб оказывают нефте-

Таблица 3 6

Частота встречаемости амёбоцитов у *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными бензином, на 10-й день

Концентрация бензина, кг/м ²	0	4,0	2,0	1,0	0,5
Локализация	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
Описание	Число клеток <i>O. lacteum</i> $x \pm mt$, шт./100 клеток				
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	85,1±2,3	31,2±2,0	33,9±2,6	41,9±2,4	45,2±1,9
Двухядерные амёбоциты	0	3,3±0,6	1,8±0,5	0,7±0,2	1,5±0,4
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	11,9±0,8	64,6±1,5	62,6±2,2	55,8±1,7	51,8±1,3
Кариолизис	0	0,9±0,3	1,7±0,8	1,6±0,4	1,5±0,5
Делящиеся клетки	2,4±0,5	0	0	0	0

В организме контрольной группы червей встречаются в минимальном количестве двухядерные амёбоциты, кариолизированные, одноядерные с измененной формой ядра (12,3%) у *Lumbricus rubellus* H., *Octolasion lacteum* O. Основное количество в контроле представлено одноядерными амёбоцитами с нормальной формой ядра – 85,3%. *Lumbricus rubellus* H., *Octolasion lacteum* O. Количество делящихся клеток составляют 2,4% у обоих видов. На границе с участками загрязненных бензином на 10-й день после внесения загрязнений исследуемых концентраций у червей не обнаружено делящихся клеток. При сравнении границы участка, загрязненного бензином с контролем, наблюдается достоверная зависимость уменьшения числа амёбоцитов с нормальными формами ядер у червей на границе с загрязнением. В организме червей на границе с участком, загрязненным бензином, число одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении 0,5 кг/м и составило 44,5 клетки, минимально при внесении 2,0 кг/м. У *Octolasion lacteum* O. Количество одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра максимально при внесении 0,5 кг/м и составило 45%, минимально при внесении 0,5 кг/м и составило 31,2%. Появляются амёбоциты двухядерные, с лизирующими ядрами. Значительно увеличивается число одноядерных амёбоцитов с измененной формой ядра. Число таких клеток у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении 4,0 кг/м² и составило 70%, у *Octolasion lacteum* O. – 64,6%.

На границе с участками, загрязненными дизельным топливом, на 10-й день после внесения загрязнения у червей отсутствуют безъядер-

Продолжение табл. 34

1	2	3	4	5	6	7	8
Нефть	15,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	190±12,4	128±9,4	62±6,0	112±9,4	78±9,4
		1 м от загр-я	312±9,4	213±11,0	98±12,0	183±9,7	128±9,4
	10,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	170±7,2	113±9,7	57±4,1	100±5,1	70±5,1
		1 м от загр-я	325±11,0	223±15,7	102±6,0	192±6,0	133±12,0
	5,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	310±7,2	232±9,4	78±10,6	197±11,0	113±9,7
		1 м от загр-я	325±11,0	223±16,0	102±6,0	192±6,0	133±12,0
	2,5	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	325±11,0	223±15,7	102±6,0	192±6,0	133±12,0
		1 м от загр-я	318±12,0	220±14,3	98±9,4	190±7,2	128±10,6

При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 м от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в количестве половозрелых и неполовозрелых червей не наблюдается. Данные по максимальному и минимальному количеству половозрелых дождевых червей на границе с загрязненными участками соответствуют общему количеству живых червей и составляют 215 и 190 на границе с участком, загрязненным бензином при дозах внесения 0,5 и 2,0 кг/м² соответственно; 200 и 185 – на границе с участком, загрязненным дизельным топливом при дозах внесения 2 и 0,5 кг/м²; 223 и 113 – на границе с участком, загрязненным нефтью при внесении 2,5 и 10 кг/м².

В табл. 35, 36 представлены данные частоты встречаемости амeboцитов с кариопатологией у дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. и *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными бензином, через 10 сут после внесения загрязнений.

Таблица 35

Частота встречаемости амeboцитов у *Lumbricus rubellus* H. на границе с участками загрязненными бензином на 10-е сутки после внесения загрязнений

Концентрация, кг/м ²	0	4,0	2,0	1,0	0,5
Локализация	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
Описание	Число клеток <i>L. rubellus</i> x±mt, шт./100 клеток				
Одноядерные амeboциты с нормальной формой ядра	85,3±3,2	26,4±1,4	38,4±2,0	42,8±2,9	44,5±2,9
Двухядерные амeboциты	0	1,9±0,5	1,9±0,5	0,8±0,2	1,5±0,4
Одноядерные амeboциты с измененной формой ядра	12,3±0,7	70,1±1,6	56,5±1,5	55,7±1,5	52,5±1,1
Кариолизис	0	0,7±0,3	3,2±1,3	0,7±0,3	1,5±0,5
Делящиеся клетки	2,4±0,3	0	0	0	0

загрязнения с концентрацией 30 г/кг. При нефтезагрязнениях почвы нефтью с концентрацией 10 г/кг происходит постепенное снижение численности раковинных амebo до 1,5 тыс. экз./г на 30-е сут, что значительно меньше по сравнению с незагрязненной почвой 14,8 тыс. экз./г. При загрязнении 20 и 30 г/кг наблюдается снижение численности на 4-е сут на 10–12 тыс. экз/г и 1,6–1,8 тыс. экз./г на 30-е сут. Наблюдаемое снижение численности обусловлено негативным влиянием нефти на сообщества раковинных амebo. В контрольной кювете на 4-е сут наблюдается увеличение численности раковинных амebo до 43,9 тыс. экз./г с последующим снижением численности до 14,8 тыс. экз./г. Уменьшение численности раковинных амebo в лабораторных кюветах после внесения нефти обусловлено и изменением влажности. Установлено, что влажность загрязненных слоев значительно ниже, чем в «чистой» почве (Никитина, Голодяев, 2003). Загрязненная нефтепродуктами светло-серая лесная почва не способна принимать воду и проводить ее вниз по почвенному профилю (Ситдииков, Волокитин, 2004).

В работах с варьированием условий увлажнения от воздушно-сухого состояния до полного обводнения, показано увеличение доли живых организмов с ростом гидроморфизма почвы (Яковлев, 1981). Раковинные амebo эксцистируются и переходят в активное состояние при более высокой влажности, чем другие представители животного населения почв, например нематоды и коловратки. Наиболее оптимальными для физиологической активности раковинных амebo являются условия капиллярного увлажнения (Алексеев, 1982). Анализ данных, представленных в табл. 2, позволяет выделить три стадии изменения сообщества раковинных амebo при разных концентрациях нефтезагрязнений.

1. Стадия резистентности в течение первых шести суток.
2. Стадия уменьшения численности и снижения видового разнообразия, которая наблюдается в течение последующих восьми суток.
3. Депрессивная стадия вымирания, при которой происходит практически полное подавление роста и развития простейших.
4. Восстановительная стадия характеризуется повышением численности и видового разнообразия тестаций пропорционально деградации нефтезагрязнений.

Аналогичные зоны были выделены Д.Г. Звягинцевым с соавт. (1986) для микробного сообщества при разных дозах нефтяного поллютанта по типу доза–эффект.

1. Зона гомеостаза микробной системы почвы, в которой все показатели стабильны и неотличимы от контроля.

2. Зона стресса характеризуется перераспределением популяций по степени доминирования, т.е. появлением первых нарушений, в микробном сообществе.

3. В зоне резистентности происходят резкое снижение видового разнообразия и смена состава сообщества.

4. В зоне депрессии наблюдается практически полное подавление роста и развития микроорганизмов.

Углеводороды нефти, загрязняющие почву, изменяют не только численность, но и видовой состав. В табл. 3–5 представлено изменение видового разнообразия раковинных амёб в загрязненной почве нефтью при концентрациях 10, 20, 30 г/кг и незагрязненной почве на 1, 2 и 3-й стадиях изменения сообществ раковинных амёб. Анализ данных, представленных в табл. 3, позволяет заметить снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб на первой стадии при концентрации нефти 30 г/кг. Уменьшение видового разнообразия происходит за счет исчезновения наиболее чувствительных видов: *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При концентрации нефти 10 и 20 г/кг почвы количество видов составляет 18 видов, что соответствует количеству видов в контроле.

Анализ данных, представленных в табл. 4, позволяет выявить снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб на второй стадии приспособляемости при концентрации нефти 20 и 30 г/кг почвы. Так, при концентрации 20 г/кг исчезают *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Nebela tubulosa*, *Euglypha ciliate*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При увеличении концентрации нефти до 30 г/кг к ранее перечисленным видам добавляются *Centropyxis elongate*, *Cyclopyxis kahli*, *Plagiopyxis penardi*, *Corytion dubium*.

Проведя сравнительный анализ данных, представленных в табл. 3–5, можно считать, что увеличение концентрации нефтезагрязнений оказывает существенное влияние на видовое разнообразие сообщества раковинных амёб. Исключительная ограниченность видового и экологического разнообразия – общая особенность нефтезагрязненных почв, что обусловлено депрессией углеводов и продуктами их разложения автотрофной ассимиляции, ингибированием функциональной активности почвенных животных (Никитина, Голодяев, 2003).

При сравнении данных, представленных в табл. 3–5, можно отметить, что в загрязненной почве при концентрации 10 и 20 г/кг в конце эксперимента преобладали раковинные амёбы родов *Euglypha* и *Plagiopyxis*, при концентрации 30 г/кг – *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*. Следовательно, можно считать, что раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* наиболее устойчивые, а

участком, загрязненным нефтью, общее количество живых червей максимально при внесении 2,5 кг/м² и составило 325 экземпляров (107,3%), при внесении 10,0 кг/м² – 170 экземпляров (56,1%). Представленные результаты свидетельствуют о снижении численности животных на границе с участками, загрязненными нефтепродуктами.

Таблица 3 4

Распределение дождевых червей в зависимости от загрязнения через 10 суток после внесения загрязнителей

Вид загрязнений	Концентрация, кг/м ²	Местообитание	Общее кол-во живых червей, экз./м ²	Кол-во половозрелых червей, экз./м ²	Кол-во неполовозрелых червей, экз./м ²	Кол-во червей, <i>Lumbricus rubellus</i> H., экз./м ²	Кол-во червей, <i>Octolasion lacteum</i> O. x±mt ₂ экз./м ²
Бензин	4,0	3	4	5	6	7	8
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	247±10,0	195±6,7	52±9,4	150±14,3	93±8,3
	2,0	1 м от загр-я	287±10,0	195±15,0	92±12,0	177±9,7	110±11,3
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	240±11,3	190±9,0	50±10,1	147±15,7	93±8,3
	1,0	1 м от загр-я	303±8,3	212±12,0	92±10,6	183±6,5	120 ±7,2
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	292±9,4	215±6,7	76±6,5	168±6,0	123±6,5
	0,5	1 м от загр-я	308±9,4	217±16,0	92±11,0	188±6,0	120±7,2
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	292±9,4	215 ±6,7	77±6,5	168 ±6,0	123 ±6,5
Дизельное топливо	4,0	1 м от загр-я	308±9,4	217±16,0	92±10,6	188±6,0	120±7,2
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	258±6,0	188 ±8,0	70±5,1	158±8,0	100±5,1
	2,0	1 м от загр-я	303±15,0	205±16,6	98±6,0	182±9,4	122±12,0
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	263±8,3	200±7,2	63±8,3	157±8,3	107±6,5
	1,0	1 м от загр-я	292±9,4	202±6,0	90±10,1	177±13,1	113±4,1
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	248±9,4	193±4,1	55±6,7	152±6,0	97±6,5
	0,5	1 м от загр-я	302±12,0	207±10,0	95±8,4	182±11,0	120±10,1
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	240±7,2	185±6,7	55±6,7	148±6,0	92±3,3
		1 м от загр-я	312±9,4	213±11,0	98±6,0	185±6,7	127±13,1

участке, на границе загрязнения, на удалении 1 м от загрязнения и контрольном участке. Данные, полученные при учете коконов на границах с загрязнениями на 10-й день после внесения загрязнений, представлены в табл. 34. Максимальное количество коконов обнаружено на границе с участком загрязнения нефтью 2,5 кг/м и составило 388 экземпляров, минимальное – на границе с участком загрязнения дизельным топливом 0,5 кг/м и составило 318 экземпляров (81,1%). На участках, загрязненных бензином, дизельным топливом и нефтью, наблюдается значительное уменьшение количества коконов по сравнению с загрязненными участками через 3 сут.

Таблица 33

Количество разлагающихся червей на участках с внесением нефти и нефтепродуктов различной концентрации через 10 сут

Вид загрязнения	Доза внесения, кг/м ²	Локализация	Кол-во разлагающихся червей, экз./м ²	Общее кол-во живых червей, экз./м ²
			Контроль	0
Бензин	4,0	Загрязнение	143±13,1	0
	2,0	Загрязнение	143±11,0	0
	1,0	Загрязнение	138±12,8	0
	0,5	Загрязнение	133±10,0	0
Дизельное топливо	4,0	Загрязнение	152±9,4	0
	2,0	Загрязнение	137±11,0	0
	1,0	Загрязнение	113±9,7	0
	0,5	Загрязнение	103±8,3	0
Нефть	15,0	Загрязнение	0	0
	10,0	Загрязнение	0	0
	5,0	Загрязнение	0	0
	2,5	Загрязнение	0	0

При сравнении границ участков, загрязненных бензином и дизельным топливом, с контролем наблюдается уменьшение общего количества живых червей на границе с загрязнением бензина (4,0; 2,0 кг/м²), дизельного топлива (4,0; 2,0; 1,0; 0,5 кг/м²) и нефтью (15, 10 кг/м²). На границе с участком, загрязненным бензином, общее количество живых червей максимально при внесении 1,0 и 0,5 кг/м и составило 292 экземпляра (96,4%), минимальное – при внесении 2,0 кг/м и составило 240 экземпляров (79,2%). На границе с участком, загрязненным дизельным топливом, общее количество живых червей максимально при внесении 2,0 кг/м и составило 263 экземпляра (86,8%), при внесении 0,5 кг/м – 240 экземпляров (79,2% от количества живых дождевых червей на контрольном участке). На границе с

раковинные амебы родов *Corytion*, *Trinema*, *Arcella* менее устойчивы к нефтезагрязнению. Устойчивость трех основных родов (*Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*) обусловлена двукамерностью строения раковинки. Формирование внутренней камеры усиливает изоляцию цитоплазмы относительно внешней среды.

Таблица 3

Изменение видового состава раковинных амеб при нефтезагрязнениях на стадии резистентности простейших

Виды раковинных амеб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i> Penard, 1890	+	+		+	Уд*
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Плк*
<i>C. elongata</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Ц*
<i>C. kahli</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i> Thomas, 1955	+	+	+	+	Крк*
<i>P. penardi</i> Thomas, 1955	+	+	+	+	Крк
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	Акс*
<i>H. sylvatica</i> Penard, 1902	+	+		+	Акс
<i>Nebela collaris</i> Leidy, 1876	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i> Penard, 1890	+	+	+	+	Акс
<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i> Leidy, 1878	+	+	+	+	Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	+	+		+	Акс
<i>Trinema lineare</i> v. <i>minuskula</i> Chardez, 1971	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez, 1958	+	+	+	+	Плк
<i>T. complanatum</i> Penard, 1890	+	+		+	Плк
<i>Corytion dubium</i> Taraneck, 1881	+	+	+	+	Плк

Примечание. * Уд – уплощенно-дисковидный морфотип; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центrostомный; Крк – криптостомный с козырьком; Акс – акростомный сжатый.

В серых лесных почвах, взятых для проведения исследования, было обнаружено 18 видов и вариантов раковинных амеб, относящихся к 10 родам и 6 семействам. Основную массу обнаруженных видов раковинных амеб в серых лесных почвах составляют представители семейств *Centropyxidae*, *Euglyphidae* и *Trinematidae*. Эти семейства насчитывают 2-4 вида. Остальные семейства имеют 1-2 вида в своем составе. Раковинки обнаруженных видов относятся к 5 морфологическим типам, что говорит об их значительном разнообразии. Больше 80% составляют акростомные (Акс) и плагиостомные (Плк) формы. Необходимо также отметить, что внесение различных концентраций нефти характеризуется общими изменениями в морфологической

структуре раковинных амёб в виде почернения раковинки, изменения ее формы. Таким образом, в результате проведенных нами лабораторных экспериментов было установлено, что нефть оказывает отрицательное действие на раковинных амёб. Во-первых, обволакивая организм, нефть препятствует протеканию естественных физиологических процессов, происходящих в клетках. Во-вторых, проникая в почвенные горизонты, нефть снижает количество кислорода и изменяет влажность, которые необходимы для физиологической активности тестаций. В-третьих, изменяет структуру сообществ раковинных амёб в виде снижения видового разнообразия и численности простейших.

Т а б л и ц а 4

Изменение видового состава раковинных амёб при нефтезагрязнении на второй стадии адаптации сообществ

Виды раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i> Penard, 1890	+			+	Уд*
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Плк*
<i>C. elongata</i> Deflandre, 1929	+	+		+	Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Ц*
<i>C. kahli</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i> Thomas, 1955	+	+	+	+	Крк*
<i>P. penardi</i> Thomas, 1955	+	+	+	+	Крк
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	Акс*
<i>H. sylvatica</i> Penard, 1902	+			+	Акс
<i>Nebela collaris</i> Leidy, 1876	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i> Penard, 1890	+	+		+	Акс
<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i> Leidy, 1878	+	+		+	Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	+			+	Акс
<i>Trinema lineare v. minuscula</i> Chardez, 1971	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez, 1958	+	+	+	+	Плк
<i>T. complanatum</i> Penard, 1890	+			+	Плк
<i>Corytion dubium</i> Taranek, 1881	+	+	+	+	Плк

Примечание: Обозначения см. в табл. 3.

Сравнительный анализ данных, полученных в лабораторных опытах с загрязнением почвы нефтью с дозой внесения 10, 20 и 30 г/кг почвы, выявил, что наибольшее изменение численности раковинных амёб наблюдается после внесения нефти. Представленные на рис. 6 данные показывают, что на изменение численности тестаций оказывают влияние даже малые дозы (10 г/кг) внесения поллютанта.

Т а б л и ц а 3 2

Частота встречаемости амёбоцитов у *Octolasmus lacteum* О. на границе с участками, загрязненными нефтью, на 3-и сут после внесения загрязнений

Концентрация нефти, кг/м ²	0	15	10	5	2,5
	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
Число клеток <i>O. lacteum</i> , шт./100 клеток					
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	84,2±3,6	27,8±1,7	26,2±2,2	36,2±2,0	37,6±1,9
Двухядерные амёбоциты	0	3,1±1,7	2,7±0,6	2,9±0,6	0,7±0,3
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	12,6±0,8	67,6±1,7	69,9±2,5	58,0±1,7	59,0±1,8
Кареолизис	0	1,4±0,3	1,2±0,4	2,3±0,5	2,7±0,4
Делящиеся клетки	3,2 ±0,7	0	0	0,6±0,2	0

При проведении полевых работ через десять суток после внесения нефти и нефтепродуктов – бензина А-80 и дизельного топлива – в почве, на всех участках, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, живых дождевых червей не обнаружено. На участках загрязненных нефтепродуктами – бензином А-80 и дизельным топливом были обнаружены разлагающиеся черви (табл. 33). При загрязнении бензином количество разлагающихся червей было максимальным при внесении 4 кг/м² и составило 143 экземпляра, минимальным – при внесении 0,5 кг/м² и составило 133 экземпляра.

При загрязнении почвы дизельным топливом количество разлагающихся червей было максимальным при внесении 4 кг/м² и составило 152 экземпляра (50,2%), минимальным – при внесении 0,5 кг/м² – 103 экземпляра (34% от количества живых дождевых червей на контрольном участке). Как показали лабораторные исследования, на 4-й день дождевые черви разлагаются полностью. Наличие разлагающихся дождевых червей через десять суток свидетельствует о том, что черви мигрировали на площадки, загрязненные бензином и дизельным топливом. Вероятно, токсическое и наркотическое влияние нефтепродуктов приводит к нарушениям запаховой ориентации животных, что сказывается на их негативной миграции и гибели. Во всех случаях нефтезагрязнений не отмечалось аналогичных эффектов. Дождевые черви частично заселили площадки, загрязненные бензином и дизельным топливом. На площадках, загрязненных нефтью, разлагающихся червей не обнаружено (см. табл. 33). Количественный учет коконов дождевых червей проводился на загрязненном

Таблица 30

Частота встречаемости амебоцитов у *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными дизельным топливом, на 3-и сут после внесения загрязнения

Концентрация дизельного топлива, кг/м ²	0	4,0	2,0	1,0	0,5
	Локализация	Граница	Граница	Граница	Граница
Число клеток <i>O. lacteum</i> , шт./100 клеток					
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	84,2±3,6	16,1±2,5	15,2±1,0	25,2±2,3	29,5±3,3
Дядерные амебоциты	0	1,4±0,6	1,5±0,5	2,8±1,0	4,0±1,0
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	12,6±0,8	80,7±1,9	81,2±1,5	69,6±1,3	65,7±1,8
Кариолизис	0	1,5±0,6	1,2±0,7	2,4±1,8	0,8±0,4
Делящиеся клетки	3,2±0,7	0,3±0,2	0,6±0,2	0	0

Таблица 31

Частота встречаемости амебоцитов у *Lumbricus rubellus* H. на границе с участками, загрязненными нефтью, через 3 сут после внесения загрязнений

Концентрация нефти, кг/м ²	0	15,0	10,0	5,0	2,5
	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
Число клеток <i>L. rubellus</i> х±mт, шт./100 клеток					
Одноядерные амебоциты с нормальной формой ядра	84,4±2,3	28,1±1,3	24,3±2,5	30,2±2,8	36,4±1,7
Двухядерные амебоциты	0	2,8±0,6	2,5±0,5	2,0±0,5	2,1±0,4
Одноядерные амебоциты с измененной формой ядра	13,2±0,5	67,6±2,2	73,2±2,2	61,8±1,8	58,9±1,5
Кариолизис	0	1,5±0,3	0	5,4±0,7	2,5±0,3
Делящиеся клетки	2,4±0,3	0	0	0,6±0,2	0

Уменьшается количество делящихся клеток у червей на границах с концентрациями 15, 10, 0,5 кг/м². Наряду с этим значительно увеличивается число одноядерных амебоцитов с измененной формой ядра. Число таких клеток у *Lumbricus rubellus* H. было максимальным при внесении нефти 10,0 кг/м² и составило 73%, минимальным – при внесении нефти 2,5 кг/м² (табл. 31). Аналогичные изменения наблюдались и у *Octolasion lacteum* O. (табл. 32).

Таблица 5

Изменение видового состава раковинных амёб при нефтезагрязнениях на депрессивной стадии адаптации сообществ

Виды раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i> Penard, 1890	+			+	Уд*
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Плк*
<i>C. elongata</i> Deflandre, 1929	+	+		+	Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	Ц*
<i>C. kahli</i> Deflandre, 1929	+	+		+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i> Thomas, 1955	+	+	+	+	Крк*
<i>P. penardi</i> Thomas, 1955	+	+		+	Крк
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	Акс*
<i>H. sylvatica</i> Penard, 1902	+			+	Акс
<i>Nebela collaris</i> Leidy, 1876	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i> Penard, 1890	+			+	Акс
<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i> Leidy, 1878	+			+	Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	+			+	Акс
<i>Trinema lineare v. minuscula</i> Chardez, 1971	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez, 1958	+	+	+	+	Плк
<i>T. complanatum</i> Penard, 1890	+			+	Плк
<i>Corytion dubium</i> Taranek, 1881	+	+		+	Плк

Примечание: Обозначения см. в табл. 3.

Анализируя данные, представленные на рис. 6, следует заметить, что увеличение концентрации нефтезагрязнения коррелирует с уменьшением численности раковинных амёб. Наибольшая гибель тестаций наблюдается в первые трое суток, что свидетельствует о прямом токсическом действии нефти, особенно легких фракций.

Влияние нефти заключается в изменении свойств почвы и в химической токсичности. Ароматические углеводороды, находясь в почвах, оказывают наркотическое и токсическое действие на живые организмы (Соколов, 1970). Так, легкая фракция нефти мигрирует по почвенному профилю, расширяя ареал первоначального загрязнения. Твёрдый парафин, содержащийся в нефти, трудно разрушается, плохо окисляется на воздухе и способен надолго запечатать поры почвенного покрова, лишив почву свободного влаго- и воздухообмена. Особых органелл дыхания у простейших нет, и они поглощают кислород через клеточную мембрану (Шарова, 2000). Преобладающее большинство свободноживущих протистов – аэробы, имеющие митохондрии, распространены в широком диапазоне вариаций содержания кислорода в морях, пресноводных и почвенных биотопах

(Бейер и др., 2000). У многих протистов, обитающих в анаэробных условиях, обнаружены особые органеллы энергетического метаболизма – гидрогеносомы. Гидрогеносомы содержат ферменты, окисляющие пировиноградную кислоту с образованием АТФ. В этих реакциях, где конечным акцептором электронов служат протоны, образуется молекулярный водород (Müller, 1980; Заварзин и др., 1992). Благодаря наличию специальных органелл – гидрогеносом, раковинные амёбы заселяют субстраты с самым разнообразным режимом аэрации.

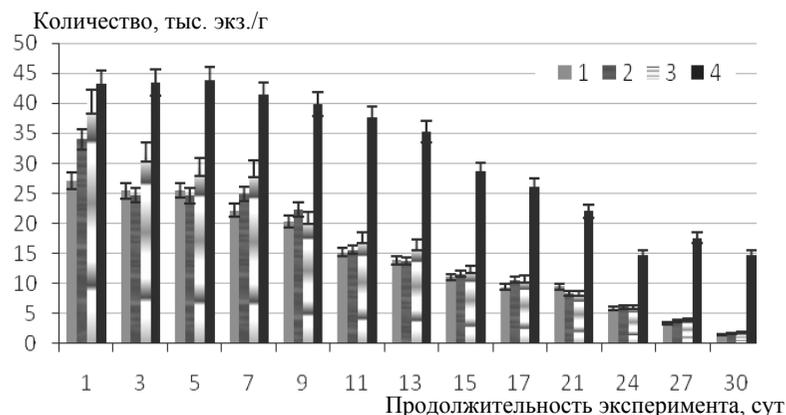


Рис. 6. Изменение численности раковинных амёб в зависимости от дозы внесения нефти: 1 – при концентрации 10 г нефти на 1 кг почвы; 2 – 20 г нефти на 1 кг почвы; 3 – 30 г нефти на 1 кг почвы; 4 – контроль

Исследованиями Н.П. Солнцевой и Е.М. Никифоровой (1985) установлены основные особенности трансформации почв при нефтяном загрязнении. Пропитывание нефтью почвы приводит к активным изменениям в химическом составе, свойствах и структуре почв. Прежде всего, это сказывается на гумусовом горизонте: количество углерода в нем увеличивается, битуминозное вещество значительно ухудшает свойство почвы. Просачиваясь сверху, смолисто-асфальтовые компоненты нефти сорбируются в основном верхнем горизонте. При этом уменьшается воздушное пространство почвы (Солнцева и др., 1985). В литературе отсутствуют сведения о влиянии кислородного режима на раковинных амёб, основанные на непосредственных наблюдениях, за исключением указания Боннэ на высокую устойчивость тестаций к низкому парциальному давлению кислорода у представителей Plagiopruхidae (Bonnet, 1964). В лабораторных опытах

меньше аналогичных клеток в контроле, что свидетельствует об активации фагоцитарной деятельности организма животных.

Таблица 29
Частота встречаемости амёбоцитов у *Lumbricus rubellus* H. на границе с участками, загрязненными дизельным топливом, на 3-и сут после внесения загрязнений

Концентрация дизельного топлива, кг/м ²	0	4,0	2,0	1,0	0,5
	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
Число клеток <i>L. rubellus</i> , шт./100 клеток					
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	84,4±2,3	29,2±2,1	31,2±1,0	36,0±1,8	53,0±3,7
Двухядерные амёбоциты	0	1,8±0,5	2,6 ±0,6	1,5±0,6	1,9±0,5
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	13,2±0,5	67,7±1,3	64,5±1,2	59,7±1,2	45,1±1,4
Кареолизис	0	0,8±0,4	1,7 ±0,2	1,7±0,4	0
Делящиеся клетки	2,4±0,3	0,4±0,2	0	1, ±0,2	0

У *Octolashim lacteum* O. количество одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра при внесении 0,5 кг/м² составило 54%, при внесении 4,0 кг/м² – 30%. Сравнивая данные по одноядерным амёбоцитам с нормальной формой ядра между бензином и дизельным топливом, можно заметить, что дизельное топливо оказывает менее выраженную активацию фагоцитарных реакций червей, чем бензин. Увеличивается число амёбоцитов двухядерных, с лизирующими ядрами, снижается численность клеток на стадии деления, увеличивается число одноядерных амёбоцитов с измененной формой ядра. Число таких клеток у *Lumbricus rubellus* H. было максимальным при внесении 2,0 кг/м² и составило 70,9%, минимальным – при внесении 0,5 кг/м² и составило 47,6% (см. табл. 30).

На границе с участками, загрязненными нефтью, на 3-е сут после внесения загрязнения у червей не обнаружено клеток с кариолизисом, как и на границах с участками, загрязненными бензином и дизельным топливом. Анализ червей на границе участка, загрязненного нефтью, и контрольных животных выявил достоверную зависимость снижения количества амёбоцитов с нормальными формами ядер. У червей на границе с участком, загрязненным нефтью, число одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. при внесении нефти 2,5 кг/м² составило 36 клеток (42,8%), при внесении 10,0 кг/м² – 24 клетки (28,5%). У *Octolashim lacteum* O. количество одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра при внесении 2,5 кг/м² составило 37%, при внесении нефти 10,0 кг/м² – 26%.

14,3 клетки (16,9%). У *Octolasion lacteum* O. одноядерных амебозитов с нормальной формой ядра максимальное при внесении 0,5 кг/м² и составило 29,5 клетки на 100 клеток (35%), минимальное при внесении 2,0 кг/м² и составило 15,2 клетки на 100 клеток (18%). На опытных участках у дождевых червей появляются амебозиты двуядерные, с лизирующими ядрами. Уменьшается количество делящихся клеток, увеличивается число одноядерных амебозитов с измененной формой ядра. Число таких клеток в у *Lumbricus rubellus* H. составляло при внесении 4,0 кг/м² 81%, при внесении 0,5 кг/м² – 65% (Козлов, Антонова, 2003).

Таблица 28

Частота встречаемости амебозитов у *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными бензином, на 3-й день после внесения загрязнений

Концентрация бензина, кг/м ²	0	4,0	2,0	1,0	0,5
	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
Число клеток <i>O. lacteum</i> , шт./100 клеток					
Одноядерные амебозиты с нормальной формой ядра	84,2±3,6	16,1 ±2,5	15,2±1,0	25,2±2,3	29,5±3,3
Двуядерные амебозиты	0	1,4±0,6	1,5±0,5	2,8±1,0	4,0±1,0
Одноядерные амебозиты с измененной формой ядра	12,6±0,8	80,7±1,9	81,2±1,5	69,6±1,3	65,7±1,8
Кариолизис	0	1,5±0,6	1,2±0,7	2,4±1,8	0,8±0,4
Делящиеся клетки	3,2±0,7	0,3±0,2	0,6±0,2	0	0

В табл. 29 и 30 представлены данные сравнительного анализа частоты встречаемости амебозитов у дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. и *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными дизельным топливом, на 3-й день после внесения загрязнения. Анализ полученных данных свидетельствует о снижении количества делящихся клеток у *Octolasion lacteum* O. при внесении нефтепродуктов и дизельного топлива.

При сравнении границы участка, загрязненного дизельным топливом, с контролем наблюдается уменьшение числа амебозитов с нормальными формами ядер у червей на границе с загрязнением. В организме червей на границе с участком, загрязненным дизельным топливом, число одноядерных амебозитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении 0,5 кг/м² и составило 53 клетки, в 1,5 раза меньше этих же клеток в контроле, минимально – при внесении 4,0 кг/м² и составило 29 клеток, в 2,9 раз

показано, что естественной реакцией на длительное кислородное голодание у раковинных амев является инцистирование (Charret, 1964).

Анализ данных, полученных в лабораторных условиях, позволил выделить три стадии адаптации сообщества раковинных амев в зависимости от длительности периода влияния при разных дозах нефтяного поллютанта.

1. Стадия резистентности.

2. Стадия уменьшения численности и снижения видового разнообразия.

3. Депрессивная стадия вымирания простейших.

В первой стадии адаптации сообществ раковинных амев снижение видового разнообразия происходит при концентрации нефти 30 г/кг за счет исчезновения следующих видов: *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При концентрации нефти 10 и 20 г/кг почвы количество видов составляет 18 видов, что соответствует количеству видов в контроле. Во второй стадии адаптации при концентрации нефти 20 г/кг снижение видового разнообразия сообщества раковинных амев происходит за счет исчезновения *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При увеличении концентрации до 30 г/кг к элиминирующим видам добавляются *Centropyxis elongate*, *Nebela tubulosa*, *Euglypha ciliata*. При концентрации нефти 10 г/кг почвы число видов не изменяется. Снижение видового разнообразия сообщества раковинных амев на третьей стадии адаптации наблюдается при концентрации нефти 20 и 30 г/кг почвы. Так, при концентрации 20 г/кг элиминируются виды: *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Nebela tubulosa*, *Euglypha ciliate*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При увеличении концентрации до 30 г/кг вымирают и *Centropyxis elongate*, *Cyclopyxis kahli*, *Plagiopyxis penardi*, *Corytion dubium*. При концентрации нефти 10 г/кг почвы количество видов не изменяется.

Таким образом, в результате проведенных лабораторных экспериментов установлено, что нефть оказывает отрицательное действие на раковинных амев. Во-первых, обволакивая организм, нефть, препятствует протеканию естественных физиологических процессов, происходящих в клетках. Во-вторых, проникая в почвенные горизонты, нефть снижает количество кислорода и изменяет влажность, которые необходимы для физиологической активности тестаций. В-третьих, нефть изменяет структуру сообществ раковинных амев в виде снижения видового разнообразия и численности.

2.5. Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб суходольного луга

Исследования проводились в Томском районе Томской области в подтаежной зоне Западной Сибири. В производственных условиях трудно установить концентрацию и точное время загрязнения, экспериментальные данные, полученные в лабораторных условиях, не воспроизводят природную среду. Проведены специальные исследования по влиянию нефтезагрязнений в естественных условиях. Для оценки влияния различных доз нефти на раковинных амёб в естественном биоценозе заложены по единой методике модельные площадки по 1 м² с дозированным одноразовым внесением нефти (10, 20, 50, 100, 200 г/кг). Каждый вариант опыта представлен в 3-кратной повторности. Всего заложено 18 модельных площадок, в том числе 15 – с внесением загрязнителя и 3 – контрольные. В качестве контрольных площадок использовались незагрязнённые участки.

Отбор проб осуществляли еженедельно в период с 25.06 по 30.09 в пяти точках на каждом участке суходольного луга и на участках влажного луга. Пробы брали в поверхностном горизонте на глубине 0–10 см. Отбор проб осуществляли случайным образом; 15 и 20 июня были взяты пробы для оценки численности раковинных амёб до внесения поллютанта. Нефть вносили 25.06 на участки суходольного и влажного луга. В связи с отсутствием в доступных публикациях данных по весенне-летне-осенней динамике численности раковинных амёб проведён анализ полученных результатов в контексте сезонной изменчивости. Среднестатистические данные, представленные на рис. 7 и 8, свидетельствуют о том, что максимальная численность тестаций наблюдается в августе и сентябре, что связано с активизацией процессов гумусообразования, поступления осадков и растворенных веществ, количеством, качеством опада и его разложением. Гумификация опада происходит медленно, перемешивания органического и неорганического вещества не происходит, аккумуляция преобладает над минерализацией, поэтому на поверхности накапливается подстилка из полуразложившихся грубоволокнистых растительных масс. В этих условиях тестации преодолевают конкуренцию со стороны других групп простейших и образуют популяции за счет бактериальной флоры на активно разлагающемся листовом опаде (Гельцер, 1993). Изучению сезонной динамики структуры сообществ сфагнобионтных раковинных амёб посвящена всего одна работа (Neal, 1964). На примере трех наиболее массовых видов в сфагновых биотопах центральной и южной части Великобритании (*Amphitrema*

ждевых червей, подвергшихся влиянию нефти и нефтепродуктов, наблюдалось снижение числа амёбоцитов с нормальной формой ядер и увеличение числа амёбоцитов с измененной формой ядер. Все наблюдаемые амёбоциты были разделены на 5 групп: одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра, двуядерные амёбоциты, одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра, кареолизис и делящиеся клетки. В табл. 27 и 28 представлены частоты встречаемости амёбоцитов у дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. и *Octolasion lacteum* O. на границе с участками, загрязненными бензином на 3-й день после внесения загрязнения. В организме контрольной группы червей отсутствуют патологии ядра: двуядерные амёбоциты, кареолизис. Невысоким процентом представлены одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра и составляют 13,2; 12,6 на 100 клеток червей *Lumbricus rubellus* H., *Octolasion lacteum* O. соответственно. Основное количество в контроле представлено одноядерными амёбоцитами с нормальной формой ядра и составляет 84,4 и 84,2 на 100 клеток у *Lumbricus rubellus* H., *Octolasion lacteum* O. соответственно. Количество делящихся клеток составляет 2,4 и 3,2 на 100 клеток у *Lumbricus rubellus* H., *Octolasion lacteum* O. соответственно.

Таблица 27

Частота встречаемости амёбоцитов у *Lumbricus rubellus* H. на границе с участками загрязненными бензином через трое суток после внесения загрязнений

Концентрация бензина, кг/м ²	0	4,0	2,0	1,0	0,5
	Контроль	Граница	Граница	Граница	Граница
Число клеток <i>L. Rubellus</i> , шт./100 клеток					
Одноядерные амёбоциты с нормальной формой ядра	84,4±2,3	14,3±1,5	13,9±0,8	29,4±2,6	31,4±2,6
Двуядерные амёбоциты	0	2,6±1,0	0,8±0,5	0,5±0,2	2,8±0,8
Одноядерные амёбоциты с измененной формой ядра	13,2±1,2	81,0±2,5	75,2±1,7	69,3±2,5	65,1±1,7
Кареолизис	0	1,8±1,0	8,2±1,2	0,8±0,2	0,6±0,2
Делящиеся клетки	2,4±0,3	0,3±0,2	1,0±0,3	0	0

При сравнении червей с приграничного участка, загрязненного бензином, с контролем наблюдается уменьшение числа амёбоцитов с нормальными формами ядер. Число одноядерных амёбоцитов с нормальной формой ядра у *Lumbricus rubellus* H. максимально при внесении 0,5 кг/м² и составило 31,4 клетки (37% от количества этих же клеток в контроле), минимально – при внесении 2,0 кг/м² и составило

Продолжение табл. 26

1	2	3	4	5	6	7	8
Дизельное топливо (летнего типа)	4,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	313±9,7	250±7,2	63±9,7	180±8,8	133±6,5
		1 м от загр-я	200±11,3	147±9,7	53±12,0	115±8,4	85±12,1
	2,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	273±9,7	208±13,8	65±8,4	157±8,3	117±11,0
		1 м от загр-я	207±16,0	153±6,5	53±9,7	117±6,5	90±15,2
	1,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	330±14,3	250±17,0	77±12,0	193±23,0	133±15,0
		1 м от загр-я	200±11,3	147±9,7	53±12,0	115±8,4	85±12,1
	0,5	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	342±10,6	255±11,0	83±17,3	195±11,0	143±9,7
		1 м от загр-я	203±13,1	148±11,8	57±11,0	117±10,0	87±12,0
Нефть	15,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	338±6,0	243±6,5	95±4,4	208±6,0	130±8,8
		1 м от загр-я	200±11,3	145±11,0	55±6,7	117±11,0	83±7,0
	10,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	320±11,3	238±9,4	82±11,0	207±4,1	113±10,0
		1 м от загр-я	203±13,1	138±14,0	65±8,4	115±13,1	88±3,3
	5,0	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	303±13,1	225±19,4	78±14,0	195±13,1	108±6,0
		1 м от загр-я	203±13,1	140±13,4	63±8,3	113±12,0	90±5,1
	2,5	Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	327±14,0	238±9,4	88±12,0	200±13,4	127±17,3
		1 м от загр-я	215±8,4	152±8,0	65±8,4	127±4,1	88±8,0

При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 м от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в количестве половозрелых и неполовозрелых червей не обнаружено. В приграничном районе с загрязненными участками значительно увеличивается общее количество червей. Данные по максимальному и минимальному количеству половозрелых дождевых червей на границе с загрязненными участками соответствуют общему количеству живых червей и составляют 228 и 198 на границе с участком, загрязненным бензином при концентрации 0,5 и 2,0 кг/м соответственно. На границе с участком, загрязненным дизельным топливом 0,5 и 2,0 кг/м², количество живых червей составило 255 и 208 соответственно. На границе с участком загрязненным нефтью с концентрацией 15 и 5,0 кг/м, численность червей составляет 243 и 225.

На участках проведения полигонных работ выявлено два вида дождевых червей: *Lumbricus rubellus* H., *Octolasion lacteum* O. У до-

flavum, *Hyalosphenia papilio*, *Nebela tinctoria sensu lato*) Хил проследил изменения численности и активности тестаций в течение года. Наибольшая численность наблюдалась в летний период. Зимой численность корненожек уменьшается, что автор связывает с понижением температуры.

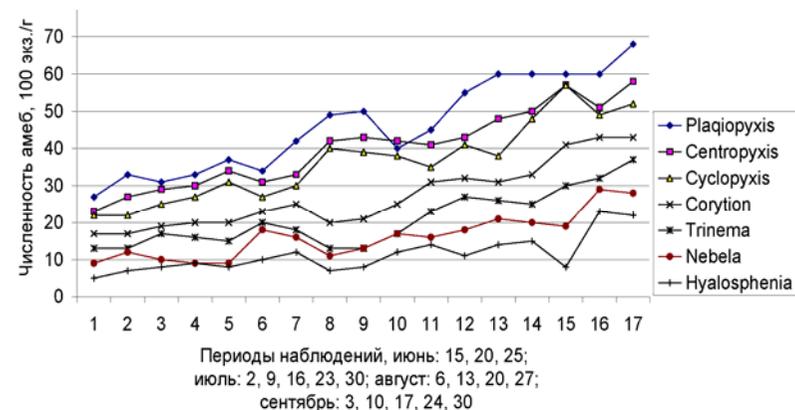


Рис. 7. Сезонная динамика сообщества раковинных амёб в почвах суходольного луга

В наших исследованиях на примере сообществ раковинных амёб суходольного луга показано, что в течение летне-осеннего периода трёхлетних наблюдений происходят изменения структуры сообщества (см. рис. 7). Сообщество в зависимости от численности популяций расслаивается по родам. Вероятно, наблюдаемая дифференциация пропорциональна доступному ресурсу питания. Расслоение наиболее выражено в осенний период. Двухкамерные амёбы *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* доминируют над численностью однокамерных. Сезонная динамика носит явно выраженный колебательный характер. Колебания численности двухкамерных и однокамерных амёб находятся в противофазе, что указывает на конкурентные трофические взаимоотношения между двумя группами простейших в сообществе.

Анализ среднестатистических данных сезонной динамики численности раковинных амёб сообществ влажного луга (см. рис. 8) выявил равномерное увеличение численности исследуемых родов в осенний период. Наблюдается расслоение численности сообществ по родам. Численность родов двухкамерных амёб доминирует над численностью родов однокамерных амёб в течение всего периода наблюдения. У однокамерных амёб наблюдаются изменения доминантности родов в условиях влажного луга по отношению к условиям

сухого луга. Численность рода *Hyalosphenia* доминирует в сезонных показателях влажного луга, структура родов двухкамерных амёб остаётся без изменений. Сезонные колебания не выражены, динамики носят монотонный характер относительно сезонных динамик численности сообществ суходольного луга. Следовательно, биотопические условия среды, в частности влажность, оказывают существенное влияние на колебания численности, структуру сообществ и изменяют соотношения доминантных и рецессивных групп.

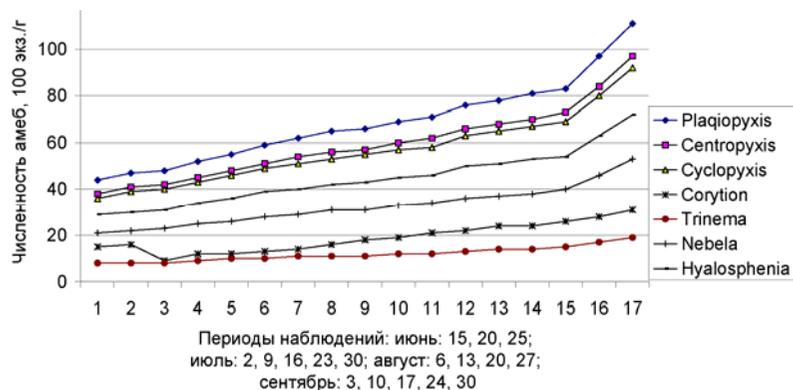


Рис. 8. Сезонная динамика сообществ раковинных амёб в почвах влажного луга

Исследования по хроническому влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб проводились в биотопах суходольного влажного луга. Среднестатистические изменения общей численности тестаций в почвах суходольного луга представлены на рис. 9 и 10.

Анализ полученных результатов свидетельствует о снижении общей численности амёб в зависимости от концентрации внесенной нефти. Наиболее выраженные изменения наблюдаются в диапазоне концентраций 50–200 г/кг. В первую неделю после внесения нефти происходит значительная элиминация тестаций, что, вероятно, связано с шоковой реакцией сообщества амёб на новый негативный фактор. Снижение численности к 48-м суткам нефтезагрязнений происходит на фоне сезонного подъёма количества особей на контрольном участке и, возможно, определяется адаптивными изменениями в структуре сообществ. Необходимо отметить, что после переходного периода 41–48-м суткам происходит восстановление сезонной динамики численности раковинных амёб, но на более низком уровне.

Представленные среднестатистические результаты исследований свидетельствуют о недостоверном изменении численности коконов вне зоны нефтезагрязнений. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 м, от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в общем количестве живых червей не выявлено. На границе с участком, загрязненным бензином, общее количество живых червей при внесении 0,5 кг/м составило 293 экземпляра (144,3%), минимальное – при внесении 2,0 кг/м и составило 262 экземпляра (129,1% от количества живых дождевых червей на контрольном участке). Аналогичные результаты были получены на границе с участком, загрязненным дизельным топливом: общее количество живых червей при внесении 0,5 кг/м составило 342 экземпляра (168,5%), минимальное – при внесении 2,0 кг/м и составило 273 экземпляра (134,5%). На границе с участком, загрязненным нефтью общее количество живых червей при внесении 15 кг/м² составило 338 экземпляров (166,5%), минимальное – при внесении 5,0 кг/м² и составило 303 экземпляра (149,3%). Представленные в табл. 26 данные позволяют заметить, что дождевые черви, подвергшиеся воздействию загрязнителей в первые трое суток, уходят к границе с загрязнением, и их общее количество превышает количество червей в контроле.

Таблица 26

Распределение дождевых червей в зависимости от типа загрязнений через 3 сут

Вид загрязнений	Концентрация, кг/м ²	Местообитание	Общее кол-во живых червей, экз./м ²	Кол-во половозрелых червей, экз./м ²	Кол-во неполовозрелых червей, экз./м ²	Кол-во червей, <i>Lumbricus rubellus</i> H., экз./м	Кол-во червей, <i>Octolasion lac-teum</i> O ₂ , экз./м ²
Бензин	4,0	Контроль	203±13,1	147±13,1	57±6,5	118±11,8	85±8,4
		4	5	6	7	8	9
		Загрязнение	0	0	0	0	0
	2,0	Граница	272±9,4	203±10,9	68±9,3	163±13,1	105±16,6
		1 м от загр-я	200±11,3	147±9,7	53±12,0	115±8,4	85±12,1
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	262±6,0	198±9,4	63±8,3	153±14,9	108±13,8
	1,0	1 м от загр-я	210±16,0	153±6,5	57±11,0	115±8,4	95±18,1
		Загрязнение	0	0	0	0	0
		Граница	283±13,1	222±18,5	62±6,1	158±6,1	125±16,6
	0,5	1 м от загр-я	200±13	147±9,7	53±12,1	115±8,4	85±12,1
		Загрязнение	0	0	0	0	0
Граница		293±6,5	228±13,8	65±11,0	158±6,0	135±11,0	
	1 м от загр-я	207±14,0	150±10,1	57±13,1	118±9,4	88±13,0	

Таблица 25

**Количество коконов дождевых червей через трое суток
после загрязнений нефтепродуктами**

Вид загрязнений	Доза концентрации, кг/м ²	Тип участка	Кол-во коконов, экз./м ²	Общее кол-во живых червей, экз./м ²
			Контроль	203±13,1
Бензин	4,0	Загрязнение	427±17,3	0
		Граница	373±12,0	272±9,4
		1 м от загр-я	428±13,8	200±11,3
	2,0	Загрязнение	437±11,0	0
		Граница	475±16,6	262±6,0
		1 м от загр-я	428±6,0	210±16,0
	1,0	Загрязнение	353 ±9,7	0
		Граница	430±14,3	283±13,1
		1 м от загр-я	360±18,2	200±11,3
	0,5	Загрязнение	345±8,4	0
		Граница	430±14,3	293±6,5
		1 м от загр-я	360±18,2	207±14,0
Дизельное топливо летнего типа	4,0	Загрязнение	348±7,9	0
		Граница	380±18,2	313±9,7
		1 м от загр-я	340±7,2	200±11,3
	2,0	Загрязнение	345±14,1	0
		Граница	367±9,7	273±9,7
		1 м от загр-я	323±6,5	207±16,0
	1,0	Загрязнение	345±11,0	0
		Граница	327±14,0	330±14,3
		1 м от загр-я	322±15,0	200±11,3
	0,5	Загрязнение	350±10,1	0
		Граница	303±13,1	342±10,6
		1 м от загр-я	333±6,5	203±13,1
Нефть	15,0	Загрязнение	333±6,5	0
		Граница	352±10,6	338 ±6,0
		1 м от загр-я	353±9,7	200±11,3
	10,0	Загрязнение	283±16,5	0
		Граница	327±10,0	320±11,3
		1 м от загр-я	328±9,4	203±13,1
	5,0	Загрязнение	258±9,4	0
		Граница	338±6,0	303±13,1
		1 м от загр-я	320±11,3	203±13,1
	2,5	Загрязнение	337±8,3	0
		Граница	290±20,2	327±14,0
		1 м от загр-я	322±6,0	215±8,4

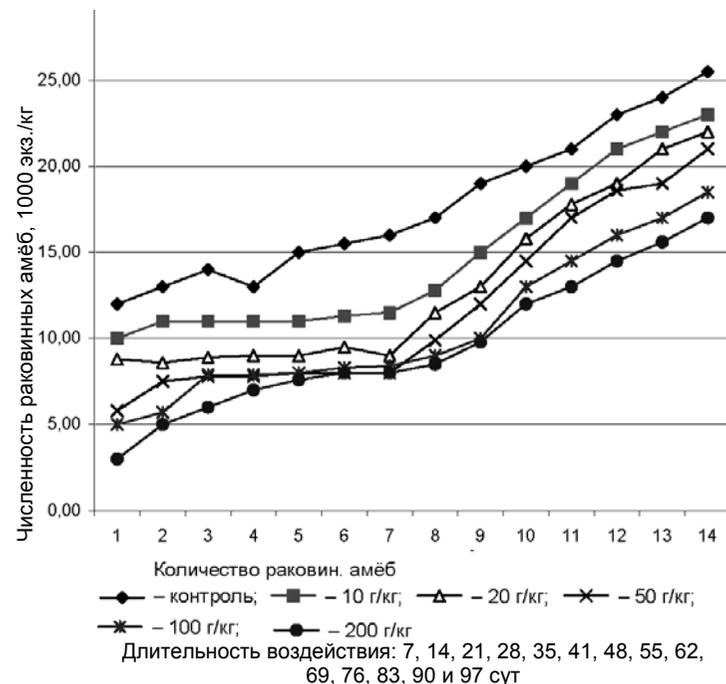


Рис. 9. Динамика общей численности раковинных амёб при нефтезагрязнениях в почвах суходольного луга

Рассматривая восстановительный период летне-осеннего сезона следующего года (см. рис. 10), необходимо отметить хорошую синхронизацию сезонных динамик общей численности амёб на опытных и контрольных участках. Общая численность амёб на нефтезагрязнённых участках с первоначальной концентрацией нефти 10 и 20 г/кг превышает контрольный уровень, что свидетельствует о повышенной микробиологической активности на нефтезагрязнённых участках. При уровне первоначальной концентрации нефти, равной 50 г/кг, количество тестаций не отличается от контрольных значений численности. Снижение динамической численности тестаций характерно при 100 и 200 г/кг нефти на опытных участках. По данным Н.П. Ильина и Г.И. Калачниковой (1982), в зоне средней тайги через год после закладки опыта осталось 35% от внесенного углерода нефти, в южной тайге через 3 мес – 32%, а через 15 мес – 24%, снижение происходит не за счет собственно процесса деградации, а за счет рассеивания, механического переноса нефти в сопряженные элементы ландшафта (табл. 6).

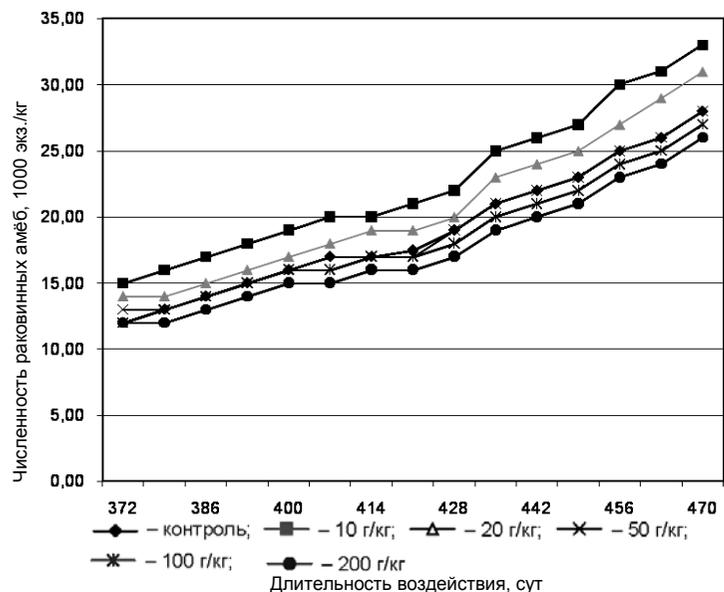


Рис. 10. Динамика восстановления общей численности раковинных амёб на нефтезагрязнённых участках суходольного луга

Таблица 6
Остаточная концентрация нефти на экспериментальных участках в почвах суходольного луга

Вносимая доза, кг/м ²	Остаточная концентрация нефти, г/кг			
	5-й день	30-й день	60-й день	90-й день
1	4,27±1,09	0,87±0,24	0,62±0,16	0,38±0,09
2,5	10,78±2,69	5,1±1,27	3,72±0,93	2,33±0,58
5	19,42±4,85	10,65±2,91	7,76±2,06	4,87±1,21
10	31,64±7,91	20,4±5,1	12,89±3,57	10,17±2,04
15	51,68±10,6	38,41±8,6	26,69±6,17	14,98±3,74

При сравнительном анализе контрольного участка и участков, загрязнённых нефтью концентрацией 10 и 20 г/кг через год после загрязнения, наблюдается увеличение численности раковинных амёб по сравнению с контролем. Увеличение численности раковинных амёб в восстановительный период объясняется стимулирующим воздействием нефти в низких концентрациях на углеводородоокисляющие микроорганизмы. Нефть является энергетическим субстратом для большой группы органотрофных микроорганизмов, служащих источником пищи для почвенных беспозвоночных (Исмаилов, 1983; Ильин и др., 1982).

ство разлагающихся червей при внесении 4,0 кг/м² составило 153 экземпляров (75,4% от количества живых дождевых червей на контрольном участке), при концентрации 0,5 кг/м – 90 экземпляров (44,3%). На участках, загрязнённых нефтью, разлагающихся дождевых червей не обнаружено, что свидетельствует об успешной миграции их из зон загрязнения. Наблюдается пропорциональная зависимость между концентрацией вносимых нефтепродуктов и смертностью дождевых червей на загрязнённых участках в первые дни после внесения нефтепродуктов.

Таблица 24

Количество разлагающихся червей на участках с внесением нефти и нефтепродуктов различной концентрации через 3 сут

Вид загрязнения	Концентрация, кг/м ²	Местообитание	Количество разлагающихся червей, экз./м ²	Общее количество живых червей, экз./м ²
			Контроль	203±13,1
Бензин	4,0	Загрязнение	198±17,8	0
	2,0	Загрязнение	187±14,0	0
	1,0	Загрязнение	138±13,0	0
	0,5	Загрязнение	118±13,0	0
Дизельное топливо (летнего типа)	4,0	Загрязнение	153±9,7	0
	2,0	Загрязнение	137±11,0	0
	1,0	Загрязнение	103±8,3	0
Нефть	0,5	Загрязнение	90±10,1	0
	15,0	Загрязнение	0	0
	10,0	Загрязнение	0	0
	5,0	Загрязнение	0	0
	2,5	Загрязнение	0	0

Количество коконов дождевых червей подсчитывалось на загрязнённом участке, на границе загрязнения, на удалении одного метра от загрязнения и контрольном участке. Данные, полученные при учете коконов на 3-й день после внесения загрязнений, представлены в табл. 25. Максимальное количество коконов обнаружено на границе с участком загрязнения бензином 2,0 кг/м и составило 475 экземпляров (121,2%), минимальное – на границе с участком загрязнения бензином 4,0 кг/м и составило 173 экземпляров (44,1%). На границах с участками, загрязнёнными бензином с концентрацией 2,0; 1,0; 0,5 кг/м, дизельным топливом: 4,0; 2,0 кг/м², нефтью 5,0 кг/м², наблюдается увеличение количества коконов по сравнению с загрязнённым и участком, находящимся на удалении 1 м. При сравнении участков загрязнённых бензином и дизельным топливом, с участками, находящимися на удалении 1 м, существенных различий в количестве коконов не наблюдается.

Мазки изготавливались из внутренней жидкости дождевых червей, отобранных на загрязненном участке, на границе загрязнения и контрольном участке. На каждом участке отбиралось по 5 червей каждого вида. Морфологическое описание почвенного профиля почв контрольных и опытных участков представлено в табл. 23.

Таблица 23

Физико-химические и агрохимические свойства гумусового горизонта аллювиальной дерновой среднесуглинистой среднегумусной почвы

Показатели	Значения	Методика анализа
Горизонт	А	Влажность почвы выполнена
Влажность, %	30,67	Весовым методом (Агрохимические методы..., 1965)
Плотность сложения, г/см ³	1,10	Методом режущего кольца (Агрохимические методы..., 1965)
Гумус, %	4,31	По Тюрину (Аринушкина, 1970)
pH _{H2O}	5,7	Потенциометрическим методом (Аринушкина, 1970)
pH _{KCl}	4,8	Потенциометрическим методом (Аринушкина, 1970)
Гидролитическая кислотность, мг-экв./100 г почвы	8,85	По Каппену (Аринушкина, 1970)
Сумма обменных оснований, мг-экв./100 г почвы	18,55	По Каппену – Гильковцу (Аринушкина, 1970)
Степень насыщенности основаниями, %	67,7	Расчетным методом (Аринушкина, 1970)
Азот аммиачный, мг/100 г почвы	1,96	Методом Несслера (Аринушкина, 1970)
Фосфор подвижный, мг/100 г почвы	9,47	По А.Т. Кирсанову (Аринушкина, 1970)

В результате исследований через трое суток после внесения нефти и нефтепродуктов – бензина А-80 и дизельного топлива – в почву, на всех участках, загрязненных нефтью и нефтепродуктами не наблюдалось живых дождевых червей. На участках, загрязненных бензином А-80 и дизельным топливом, обнаружены разлагающиеся черви (табл. 24).

При загрязнении бензином количество разлагающихся червей было максимальным при внесении 4,0 кг/м² и составило 198 экземпляров (97,5% от количества живых дождевых червей на контрольном участке), минимальным при внесении 0,5 кг/м и составило 118 экземпляров (58,1%). При загрязнении почвы дизельным топливом количе-

Анализ данных, представленных в табл. 7, позволяет заметить увеличение видового разнообразия раковинных амёб в 60-е сут по сравнению с 7-ми сут. Так, при концентрации 50 г/кг на 7-е сут видовое разнообразие раковинных амёб представлено 12 видами, тогда как на 60-е сут – 23 видами. При концентрации 100 г/кг на 7-е сут наблюдается 10 видов, на 60-е сут – 17 видов, при концентрации 200 г/кг – 8 и 12 видов соответственно. Наблюдаемая зависимость обусловлена снижением остаточной концентрации нефтезагрязнений. При концентрации нефти 10 и 20 г/кг почвы количество видов составляет 23 вида, что соответствует количеству видов в контроле. Рассматривая данные, представленные в табл. 7, можно отметить, что в загрязненной почве на 7-е и 60-е сут преобладали раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*. Следовательно, можно считать, что раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* наиболее устойчивы, а раковинные амёбы родов *Corytion*, *Trinema*, *Arcella* менее устойчивы к нефтезагрязнениям. Устойчивость трех основных родов (*Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*), вероятно, обусловлена строением раковинки, наличием второй камеры, которая используется при повышении загрязнённости внешней среды.

Таблица 7

Видовой состав раковинных амёб в почвах суходольного луга при нефтезагрязнениях

Виды раковинных амёб	Первоначальная концентрация нефти, г/кг											
	7-е сут						60-е сут					
	0	10	20	50	100	200	0	10	20	50	100	200
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Arcella catinus</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. elongata</i>	+	+	+	+			+	+	+	+	+	
<i>Cyclopyxis eurystoma v. parvula</i>	+	+	+	+			+	+	+	+		
<i>C. kahli</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plagiopyxis penardi</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>P. declivis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heleopera petricola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. sylvatica</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Hyalosphenia elegans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. papilio</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. tubulosa</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. compressa</i>	+	+	+				+	+	+	+		

Продолжение табл. 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>E. ciliata</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>Assulina muscorum</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Trinema lineare</i> <i>v. minuscula</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	+
<i>T. lineare</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>T. penardi</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	+
<i>T. complanatum</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>Corytion dubium</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>C. orbicularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Динамика изменения численности устойчивых к влиянию нефти амёб представлена на рис. 11 и свидетельствует о развитии трёх этапов адаптации: резистентности в 7-е, 14-е сут, депрессии в 28-е, 62-е и восстановления численности в 97–470-е сут нефтезагрязнений. Следовательно, селекция устойчивых к нефти популяций при исследуемом уровне загрязнённости происходит в течение 60–70 сут за период генерации 10–20 поколений.

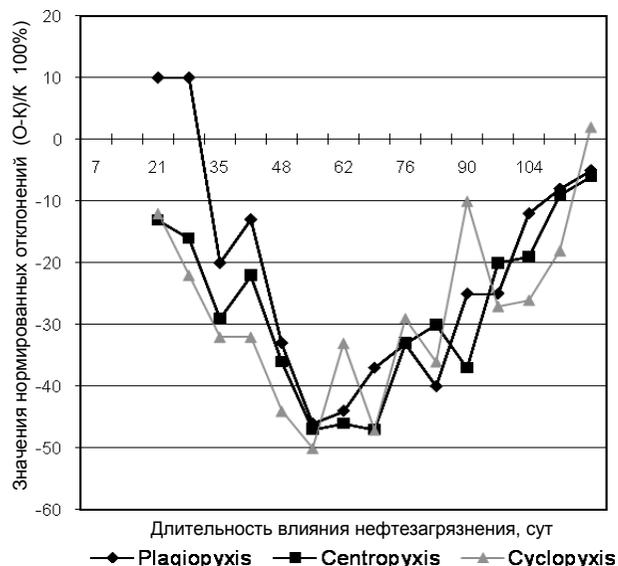


Рис. 11. Изменение численности двухкамерных раковинных амёб на участках суходольного луга, загрязненных нефтью концентрацией 20 г/кг

Необходимо отметить колебательный характер адаптивной популяционной изменчивости анализируемых групп тестаций. Повы-

дуктов в почве. Для оценки влияния острой токсичности различных доз нефтепродуктов (бензина, дизельного топлива и нефти) на миграцию и выживаемость дождевых червей в естественном биоценозе были заложены модельные площадки по 1 м² с дозированным внесением нефти: 2,5; 5; 10; 15 кг/м², бензина А-80: 0,5; 1; 2; 4 кг/м² и дизельного топлива: 0,5; 1; 2; 4 кг/м². Каждый вариант опыта представлен в 3-кратной повторности. Всего заложено 39 модельных площадок, в том числе 36 – с внесением загрязнителей и 3 – контрольные. В качестве контрольных площадок использовались близко расположенные участки без загрязнений. Учеты численности дождевых червей на площадках проводились в 3, 10, 30, 90 и 450-е сут влияния нефтезагрязнений. Количественный учет дождевых червей проводился методом раскопок с применением ручной разборки почвы (размер проб – 0,05 м², глубина – 0,3 м, повторность 6-кратная). Отбор проб производился на загрязненном участке, на границе загрязнений, на удалении одного метра от загрязнений и контрольных участках. Параллельно проводился количественный учет коконов червей.

Исследовалось изменение формы ядер амёбоцитов у дождевых червей. Наиболее распространенной формой фагоцитов, имеющих у представителей многих типов беспозвоночных, являются крупные базофильные незернистые амёбоциты. Характерной функциональной особенностью их является амёбоидная подвижность, положительный хемотаксис по отношению к чужеродным поверхностям, способность к фагоцитозу и внутриклеточному перевариванию инородных компонентов, попадающих во внутреннюю среду организма (Новицкий и др., 1997). Второй широко распространенной разновидностью подвижных клеток является система гранулярных амёбоцитов. Основные их особенности проявляются в специфических рецепторах поверхностного аппарата и структурно-химической организации содержимого многочисленных гранул, заполняющих цитоплазму клеток (Заварзин, 1985). Амёбоциты могут быть представлены несколькими формами: крупные амёбоциты с пальцевидными псевдоподиями, амёбоидные клетки с меньшим количеством прозрачных листовидных псевдоподий, округлые клетки с мелкими заостренными псевдоподиями и небольшие пузырьчатые шаровидные элементы с небольшим отчетливым ядром. Все эти формы, за исключением последних, представляют различные возрастные или физиологические состояния одних и тех же амёбоцитов. Главной функцией всех амёбоцитов является фагоцитоз твердых экскреторных частиц и различных инородных тел (Нарзулаев и др., 1998). Количественный анализ амёбоцитов осуществляется при помощи бинокулярного микроскопа по стандартным методикам (Заварзин, 1985; Новицкий и др., 1997; Нарзулаев, 1998).

уходят от загрязнений на безопасное расстояние, где токсичное действие легкой фракции для них менее выражено. Реакция свойственна червям, находившимся на границе с загрязнением или в непосредственной близости. Черви не пытались выйти наружу, они уходили в сторону от загрязнений на определенное расстояние. После двух суток лабораторных опытов наблюдается увеличение смертности (рис. 30).

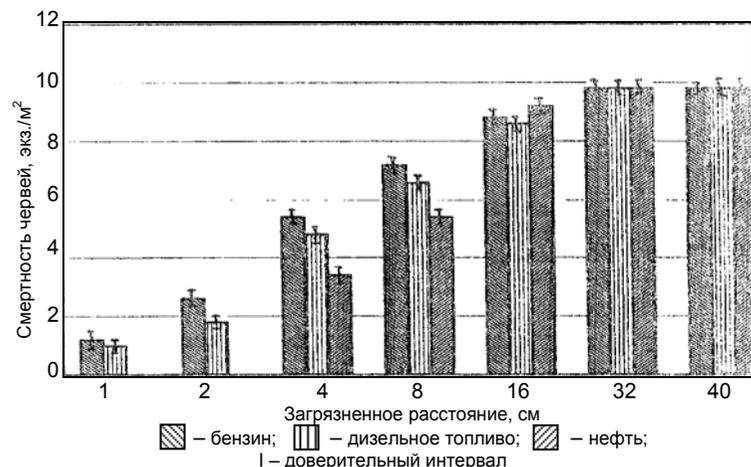


Рис. 30. Смертность червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от дозы внесения бензина, дизельного топлива, нефти. Частичное загрязнение почвенного профиля в течение 7 дней после внесения загрязнений

Таким образом, в результате проведенных лабораторных исследований установлено, что нефть и нефтепродукты оказывают негативное действие на дождевых червей, вызывая их массовую элиминацию в зоне загрязнений.

3.3. Влияние нефти и нефтепродуктов на численность дождевых червей в природных условиях

В полевых исследованиях изучались закономерности изменения численности дождевых червей и форм ядер амебоцитов в организме дождевых червей под влиянием различных концентраций нефтепродуктов. Исследования проводились в Томском районе Томской области. В природных условиях рассматривалось влияние искусственного загрязнения почвы на состояние популяций дождевых червей. Параллельно оценивалась скорость деградации нефти и нефтепро-

шение концентрации нефти до 100 г/кг (рис. 12) приводит к доминированию депрессионной фазы в течение первых 76 сут с последующим восстановительным этапом. Амплитуда колебаний численности значительно увеличивается и разнонаправлена в первые недели после внесения нефти, что характеризует напряжённость популяционных процессов различных представителей родов амёб. Отмечается и десинхронизация в сезонных динамиках численности, которая стабилизируется в начальный период восстановительного процесса.

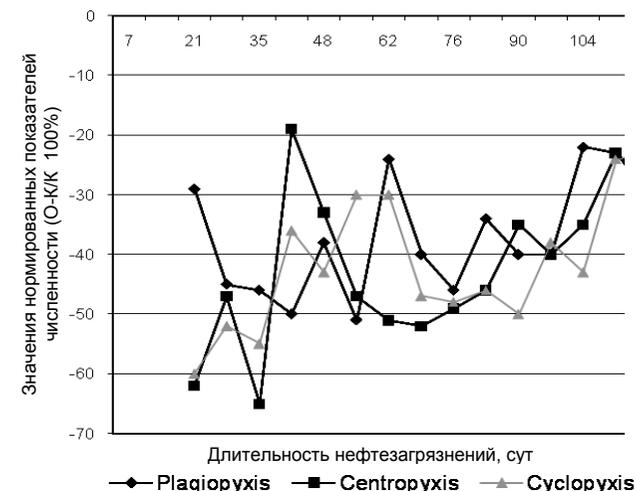


Рис. 12. Изменения показателей численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (100 г/кг) на суходольном лугу

Влияние нефти в концентрации 200 г/кг (рис. 13) приводит к значительному снижению численности исследуемых представителей раковинных амёб в первые 28 сут. Депрессивный этап сменяется повышением численности тестаций, колебательным характером с выходом на стабилизированный уровень через 97 сутки.

В результате проведенных исследований по влиянию различных концентраций нефти на сообщества двухкамерных раковинных амёб суходольного луга описаны три стадии адаптации: резистентности, депрессивности и восстановления. Переходные процессы адаптивных реакций численности простейших носят колебательный характер.

Рассматривая адаптивные реакции сообществ однокамерных раковинных амёб, необходимо отметить развитие депрессивной стадии с первых суток нефтезагрязнений. Результаты влияния нефти с концентрацией 20 г/кг на представителей родов однокамерных раковин-

ных амёб представлены на рис. 14 и позволяют заметить значительное снижение численности в первые 14 дней нефтезагрязнений. Переход на высокоамплитудный колебательный характер адаптации сообществ амёб характерен для всего периода наблюдений и существенно отличается от динамик численности популяций двукамерных тестаций при аналогичной концентрации.

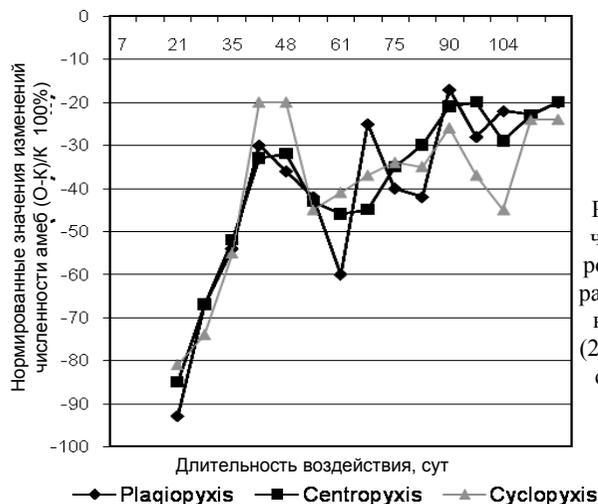


Рис. 13. Изменение численного состава родов двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (200 г/кг) на участках суходольного луга

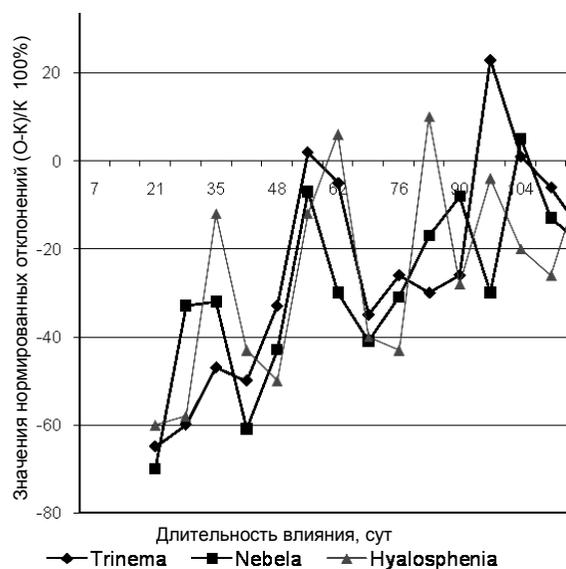


Рис. 14. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (20 г/кг) в почвах суходольного луга

почв загрязненных нефтью (Пиковский, 1993), свидетельствует, что, несмотря на обнаруженные различия в скорости изменений отдельных классов углеводородов и фракций нефти, зависящие от почвенно-климатических условий и состава нефти, существуют общие процессы её внутрпочвенной деградации (Глазовская, 1981). Во всех случаях происходит снижение содержания нефти в результате физико-химических и микробиологических процессов её разрушения и минерализации. С уменьшением содержания легкой фракции её токсичность снижается.

Анализируя данные, представленные на рис. 29, можно сделать вывод, что при частичном загрязнении почвенного профиля до 40% в лабораторных кюветах нефть оказывает менее выраженное влияние на смертность дождевых червей, чем бензин и дизельное топливо. Лабораторные опыты по частичному загрязнению почвенного профиля подтверждают выводы, сделанные ранее о различной степени влияния нефти и нефтепродуктов на дождевых червей. Изменение численности дождевых червей в лабораторных кюветах при частичном загрязнении почвенного профиля нефтью и бензином происходит в течение трёх суток.

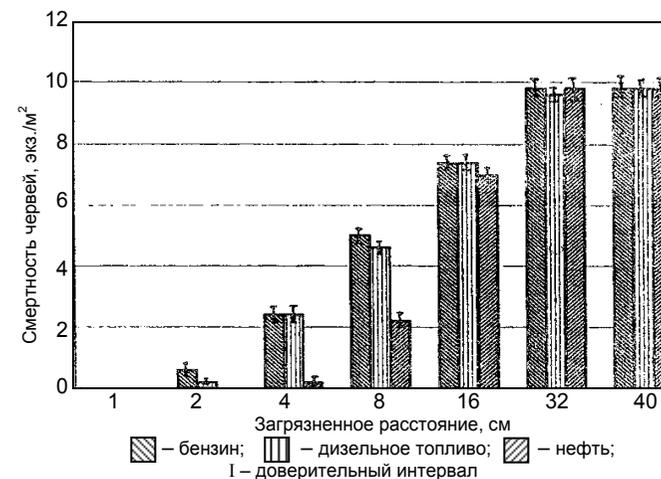


Рис. 29. Смертность червей (*Lumbricus rubellus H.*) в зависимости от дозы внесения бензина, дизельного топлива, нефти. Частичное загрязнение почвенного профиля через сутки после внесения загрязнений

Результаты исследований показали, что при увеличении степени загрязненности почвенного профиля нефтью и повышении концентрации в почве легких фракций нефтепродуктов дождевые черви

В относительно короткий период острого токсического действия благодаря высокой летучести ароматических углеводородов бензин и дизельное топливо способны оказать значительное влияние на численность дождевых червей. Полулетальная доза (LD_{50}) в условиях сплошного загрязнения почвы достигается при 4,0 г бензина на 1 кг почвы. Аналогично (LD_{50}) в условиях сплошного загрязнения почвенного профиля достигается при 4,9 г дизельного топлива на 1 кг почвы. Ароматические углеводороды с почвенным воздухом через кожные покровы попадают в организм животных, вызывая отравление. В лабораторных опытах с дождевыми червями, относящимися к двум морфоэкологическим типам – навозного (*Eisenia foetida*) и типично – почвенного (*Nicodrilus caliginosus*), показано, что для дождевых червей наиболее токсичны легкие фракции нефти. Более устойчивыми к нефтяному загрязнению оказались навозные черви *E. Foetida*, чувствительными – *N. caliginosus*. В экспериментах на открытых песчаных пляжах приливно-отливной зоны показано, что свежая сырая нефть для мейобентоса более токсична, чем нефть после выветривания. Исследованиями Н.П. Солнцевой, Е.М. Никифоровой установлены основные особенности трансформации почв при нефтяном загрязнении. Пропитывание нефтью почвы приводит к активным изменениям в химическом составе, свойствах и структуре почв. Прежде всего это сказывается на гумусовом горизонте: количество углерода в нем увеличивается, битуминозное вещество значительно ухудшает свойство почвы. Просачиваясь сверху, смолисто-асфальтеновые компоненты нефти сорбируются в верхнем горизонте. Уменьшается воздушное пространство почвы. В работах, проведенных с целью изучения роли гемоглобина в дыхании червей, показана большая устойчивость дождевых червей к дефициту кислорода. Живущие в подстилке черви, например *Allobophora caliginosa*, не снижают интенсивность дыхания при очень низком для почвы содержании кислорода (Бызова, 1973). Дождевые черви *L. rubellus* являются типичными поверхностно обитающими червями. Проводя аналогии, с живущими в подстилке *Dendrobaena octaedra* и их чувствительностью к снижению содержания кислорода в воздухе, можно считать, что смертность дождевых червей провоцируется и снижением концентрации кислорода в почвенном профиле.

Стабилизация численности дождевых червей на 4-е сут лабораторных опытов обусловлена тем, что значительная часть легкой фракции нефти разлагается и улетучивается еще на поверхности. В этих условиях LD_{50} при сплошном загрязнении почвенного профиля проявляется при 29,8 г товарной нефти на 1 кг почвы. Результаты исследований скорости и направленности процессов самоочищения

Внесение в почву нефти в концентрации 100 г/кг (рис. 15) приводит к углублению депрессивной стадии в первые 21 сут у исследуемых представителей однокамерных амёб. Восстановление численности амёб происходит в колебательном асинхронном режиме и частично компенсируется только к 97–104-м сут последствия. Синхронизация колебаний численности различных родов тестаций наблюдается в 90–104 сут восстановительного периода адаптации.

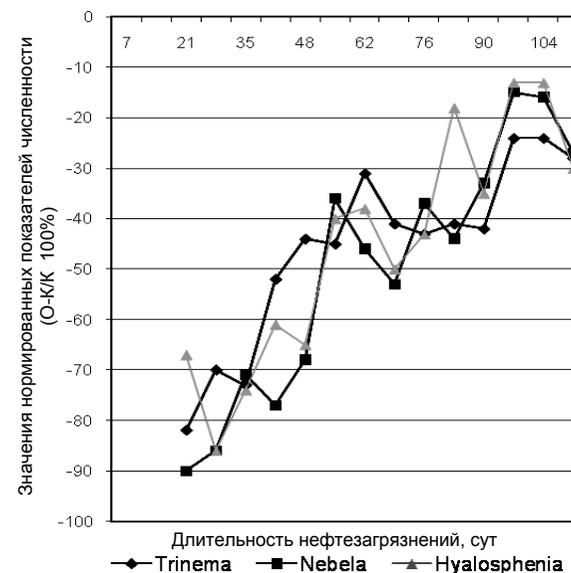


Рис. 15. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (100 г/кг) на суходольном лугу

Аналогичное снижение численности однокамерных раковинных амёб и асинхронный колебательный процесс адаптации наблюдается при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг (рис. 16). Восстановление численности тестаций происходит замедленными темпами и остаётся на относительно низком уровне в 104-е сут последствия. Следовательно, устойчивость сообществ однокамерных раковинных амёб к нефтезагрязнениям ниже относительно сообществ двукамерных амёб. Это выражается в отсутствии стадии резистентности при небольших концентрациях нефти, более длительной по времени депрессионной стадии, колебательным, асинхронным характером перестроенных процессов и замедленных темпах восстановления численности. Таким образом, хроническое влияние нефти приводит к дифференцированию сообществ амёб по степени их устойчивости и ха-

рактору временных адаптаций на три основные группы: первая вымирает (см. табл. 7), вторая устойчивая, приспосабливается к условиям нефтезагрязнений и третья менее устойчивая. В основе устойчивости к нефтезагрязнениям лежат морфологические особенности в строении раковин тестаций, позволяющие им выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды.

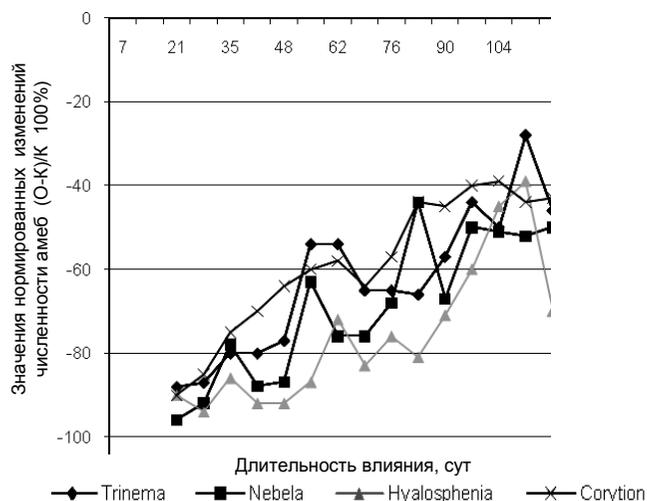


Рис. 16. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (200 г/кг) почв суходольного луга

Анализ среднестатистических изменений показателей численности летне-осеннего периода следующего года выявил дифференцированные особенности восстановительного этапа амёб (рис. 17, 18) при начальной концентрации нефти, равной 20 г/кг.

Для двухкамерных раковинных амёб характерен высокий уровень численности в начале лета с последующим снижением и превышением контрольных показателей в осенний период. Вероятно, в питание амёб исследуемых родов входят нефтебактерии и другие органотрофные микроорганизмы, развитие которых связано с нефтезагрязнениями.

Снижение конкуренции со стороны других видов тестаций (см. рис. 17) в связи с уменьшением их численности также способствует расширению экологической ниши. Несомненно, что конкуренция за пищевые ресурсы достаточно хорошо прослеживается при сравнении восстановительных динамик численности двух групп тестаций.

Кинетика, соответствующая модифицированному уравнению неконкурентного ингибирования, часто встречается при выживаемости дождевых червей при различных концентрациях нефтепродуктов в лабораторных экспериментах. Аналогичный вид графика характерен для остальных дней наблюдения в зависимости от концентраций нефтепродуктов (табл. 22).

Таблица 22

Основные параметры кинетических зависимостей ингибирования численности червей при внесении нефтепродуктов через 1, 2 и 7-е сут

Загрязнители	Сутки	Коэффициент корреляции кинетической кривой с исходными данными (R)	Константа ингибирования (K_i)	Коэффициент нелинейности ингибирования (α)
Нефть	1-е	0,999	39,12±0,8	4,7±0,5
	2-е	0,999	36,9±0,6	5,5±0,5
	7-е	0,997	29,8±1,4	4,6±0,9
Бензин	1-е	0,989	6,2±0,7	3,6±1,7
	2-е	0,987	4,9±0,9	2,6±1,2
	7-е	0,999	4,0±0,7	2,2±0,75
Дизельное топливо	1-е	0,999	7,0±0,2	3,3±0,4
	2-е	0,995	5,8±0,5	2,96±0,9
	7-е	0,98	4,9±1,1	2,64±1,5

Влияние бензина и дизельного топлива приводит к изменению свойств почв и повышению химической токсичности. Ароматические углеводороды, находясь в почвах, оказывают наркотическое и токсическое действие на живые организмы. Высокая смертность дождевых червей в первые дни лабораторных опытов обусловлена тем, что углеводородные фракции бензина и дизельного топлива хорошо растворимы в почвенной воде (Соколов, 1970). Мигрируя по почвенному профилю, они расширяют область первоначального загрязнения, проникают в клетки организмов через мембраны при дыхании дождевых червей (Артемьева, 1999). Дождевые черви дышат кожей. Транспорту кислорода к органам и тканям у дождевых червей способствует замкнутая кровеносная система. Интенсивность дыхания поддерживается на одном уровне при значительных колебаниях содержания кислорода в воздухе. При низком содержании кислорода дыхание происходит за счет кислорода, растворенного в жидкостях тела. Благодаря такому двойному механизму дыхания, наличию циркуляторной системы и высокоэффективного дыхательного пигмента, дождевые черви заселяют субстраты с разнообразным режимом аэрации и парциальным давлением кислорода.

Сравнительный анализ данных, полученных в лабораторных опытах с загрязнением почвы нефтью (50, 100 г/кг почвы), дизельным топливом и бензином при концентрации 10, 20 г/кг почвы, выявил, что основная масса дождевых червей погибает в первые дни после загрязнения. Представленные на рис. 28 данные показывают, что к смертности дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. в первый день загрязнения приводят даже малые (2,5 г/кг) концентрации бензина и дизельного топлива. Анализируя данные по смертности червей в зависимости от концентрации бензина А-80 и дизельного топлива при сплошном загрязнении почвенного профиля в 1 день после внесения загрязнений, можно считать, что бензин оказывает более выраженное влияние, чем дизельное топливо.

Кинетика выживаемости дождевых червей в зависимости от вида и дозы нефтепродуктов может быть описана классическим уравнением неконкурентного ингибирования и его модификаций (Евдокимов, 2001):

$$V(D) = \frac{V \times K_i^\alpha}{K_i^\alpha + D^\alpha},$$

где V – выживаемость дождевых червей; D – доза внесения нефтепродуктов; K_i – константа ингибирования; α – коэффициент нелинейности.

На рис. 28 представлен типичный вид зависимости выживаемости дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) от дозы внесения сырой нефти через сутки.

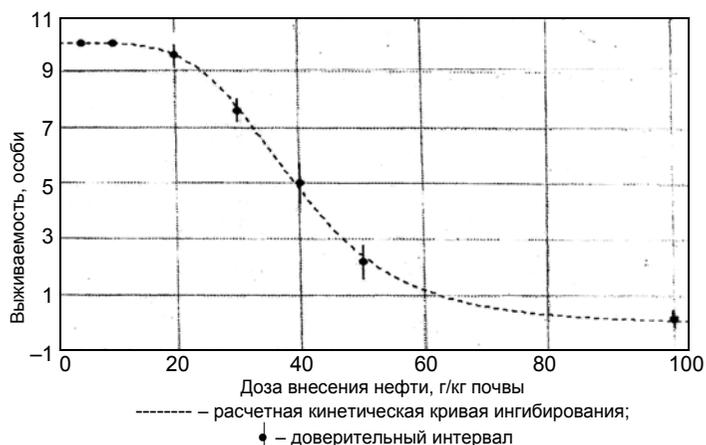


Рис. 28. Выживаемость дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от дозы внесения сырой нефти через одни сутки

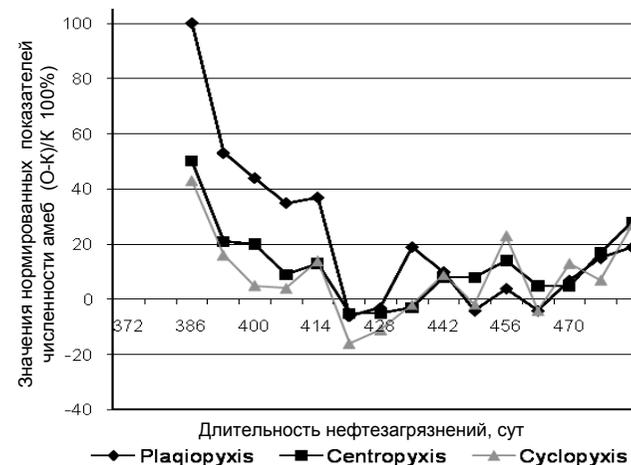


Рис. 17. Изменение численности родов двухкамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях (20 г/кг) на суходольном лугу

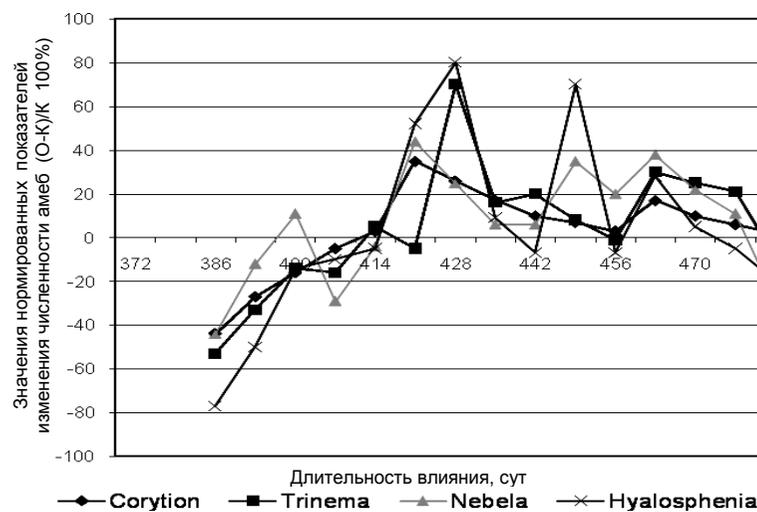


Рис. 18. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (20 г/кг) суходольного луга

Менее устойчивые к влиянию нефти однокамерные амёбы находятся на низком уровне численности в начале лета, активно размножаются в середине лета и в осенний период наблюдений их количество вновь снижается (см. рис. 18). Диаметрально противоположный

характер восстановительного процесса наблюдается для двухкамерных раковинных амёб: высокий уровень численности в начале лета, снижение с последующим повышением.

Восстановление численности однокамерных раковинных амёб при внесении одноразовой дозы нефти, равной 200 г/кг (рис. 19), через год происходит замедленными темпами в колебательном режиме и не достигает контрольных значений к концу 470-х сут последствия. В пределах группы наблюдается дифференциация по степени устойчивости к нефтезагрязнениям. В большей степени депрессивное состояние численности амёб характерно для *Nebela* и *Hyalosphenia*. Необходимо отметить, что в депрессивный период колебания численности различных родов амёб десинхронизированы, в восстановительный период наблюдается синхронизация колебаний численности простейших.

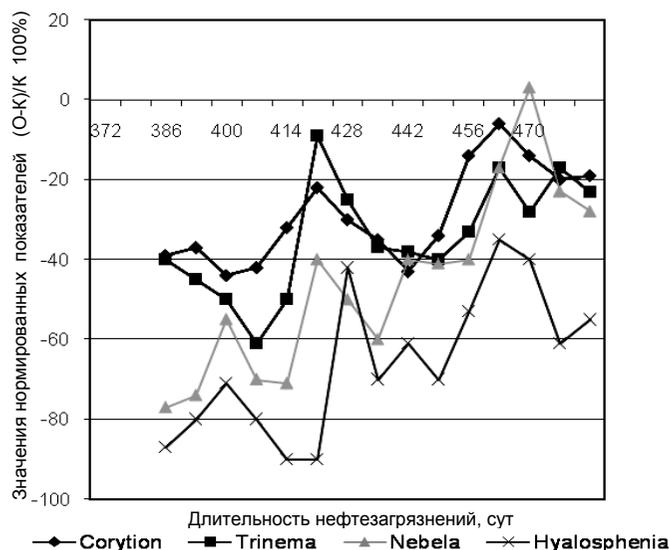


Рис. 19. Изменения численности однокамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях (200 г/кг) почв сухоподольного луга

Восстановительный период численности представителей родов двухкамерных амёб при внесении нефти (200 г/кг) приводит к значительному повышению численности в начальный летний период (рис. 20) и постепенному снижению в течение летнего сезона. Представители двухкамерных амёб в течение прошедшего времени адаптировались к высоким концентрациям нефти, расширили свою кор-

не пытались выйти наружу, они уходили в сторону от загрязнения на определенное расстояние (табл. 20).

Таблица 20
Расстояние миграции дождевых червей при загрязнении бензином А-80 и дизельным топливом

	Расстояние загрязнения бензина А-80 и дизельного топлива (летнего типа) по почвенному профилю, см						
	1	2	4	8	16	32	40
Среднее минимальное расстояние удаления дождевых червей от бензина А-80, см	1±06	1,3±07	1,6±07	1,7±03	1,9±07	2,0±0,1	0
Среднее минимальное расстояние удаления дождевых червей от дизельного топлива (летнего типа) $x \pm m$, см	1,6±07	1,7±07	1,9±07	2,0±06	2,3±0,2	2,4±0,1	0

Снижение численности дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в лабораторных кюветах под влиянием бензина А-80 происходит в течение четырёх суток, под влиянием дизельного топлива – в течение трёх суток. Смертность дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от расстояний, загрязнённых бензином и дизельным топливом, по почвенному профилю в эксперименте приведена в табл. 20 и 21. Анализ представленных данных свидетельствует об увеличении смертности червей в зависимости от длительности загрязнения и степени покрытия почвенного профиля. При 64% покрытии почвенного профиля бензином и дизельным топливом гибель всех дождевых червей происходит в первые сутки последствия (Козлов, Карташев, 2004).

Таблица 21
Смертность червей (*Lumbricus rubellus* H.) при локальном внесении дизельного топлива

Расстояние от загрязнений дизельного топлива, см	Смертность червей (<i>Lumbricus rubellus</i> H.), экз.		
	1-е сут	2-е сут	3-7-е сут
1	0	0,4±0,5	1,0±0,6
2	0,2±0,4	1,0±0,6	1,8±0,4
4	2,4±0,5	3,8±0,4	4,8±0,4
8	4,6±0,5	5,8±0,4	6,6±0,5
16	7,4±0,5	8,2±0,4	8,6±0,5
32	9,6±0,5	9,8±0,4	9,8±0,4
40	9,8±0,4	9,8±0,4	9,8±0,4

Среднестатистические данные по смертности дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от концентрации бензина А-80 и дизельного топлива приведены в табл. 18 и 19, которые свидетельствуют о негативном влиянии нефтепродуктов на выживаемость червей. Токсичность нефтепродуктов в 8–10 раз превышает токсичность нефти, отличается быстродействием и приводит к дискоординации поведенческих реакций животных.

Таблица 18

Смертность червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от дозы внесения бензина А-80 при полном загрязнении почвенного профиля

Доза внесения, г/кг	Смертность червей (<i>Lumbricus rubellus</i> H.), экз.		
	1-е сут	2-е сут	3–7-е сут
Контроль, 0 г	0	0	0
2,5	1,4±0,5	2,2±0,4	3,0±0,6
5	3,0±0,6	4,4±0,5	5,6±0,5
7,5	6,2±0,7	7,4±0,5	7,8±0,7
10	9,2±0,7	9,6±0,5	9,8±0,4
20	9,8±0,4	9,8±0,4	9,8±0,4

При локальном загрязнении почвенного профиля бензином А-80 и дизельным топливом реакция дождевых червей в течение первых 5–10 мин после внесения нефтепродуктов существенно зависит от местоположения животных. Все животные по особенностям поведенческих реакций условно разделены на две группы.

Таблица 19

Смертность червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от дозы внесения дизельного топлива при полном загрязнении почвенного профиля

Доза внесения, г/кг	Смертность червей (<i>Lumbricus rubellus</i> H.), экз.		
	1-е сут	2-е сут	3–7-е сут
Контроль, 0 г	0	0	0
2,5	0,4±0,5	1,4±0,5	2,4±0,5
5	2,4±0,5	3,6±0,5	4,2±0,4
7,5	5,6±0,5	6,6±0,5	7,4±0,5
10	7,8±0,4	8,8±0,4	9,8±0,4
20	9,4±0,5	9,8±0,4	9,8±0,4

Примечание. \bar{x} – среднее; mt – доверительный интервал, при $t > 0,95$.

Поведенческие реакции остались без изменения. К данной группе отнесены черви, которые непосредственно попали под воздействие загрязнителей, погибли или находились на значительном удалении от них. Для второй группы характерны реакции ухода на некоторое расстояние от загрязнений, что свойственно червям, находившимся на границе с загрязнением или в непосредственной близости. Животные

моваю базу и увеличили численность в восстановительный период. Необходимо отметить синхронизацию колебательных процессов численности амёб, которые существенно зависят от конкретных представителей. Следовательно, двухкамерные тестации доминируют в сообществе амёб с аналогичной концентрацией нефтезагрязнений, эффективно используют изменённый пищевой субстрат и формируются новые конкурентные взаимоотношения.

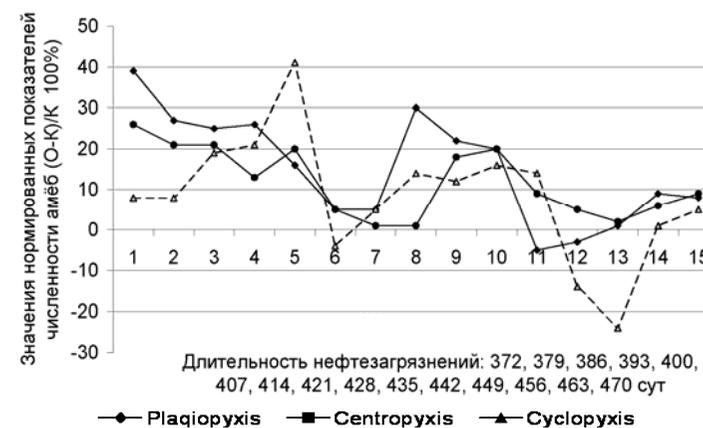


Рис. 20. Изменения численности двукамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях (200 г/кг) почв сухоходольного луга

В качестве наглядной иллюстрации расслоения сообществ раковинных амёб можно рассмотреть изменение численности при различных загрязнениях нефти представителей двух родов тестаций *Plagiopyxis* и *Hyalosphenia* (рис. 21). Анализ представленных зависимостей позволяет выделить этапы дифференциации сообществ в зависимости от начальной концентрации нефтезагрязнений. Общая экологическая ниша с ресурсом питания и сезонным смещением пиков численности (20 г/кг), смещение экологических ниш по времени, пики численности двух групп разнонаправлены с явно выраженной отрицательной корреляционной зависимостью (100 г/кг); разделение по уровням численности на доминатные и рецессивные (200 г/кг) группы простейших.

Таким образом, на основании проведённых исследований по хроническому влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб можно выделить некоторые общие зависимости в изменении структуры и численности элементов сообществ.

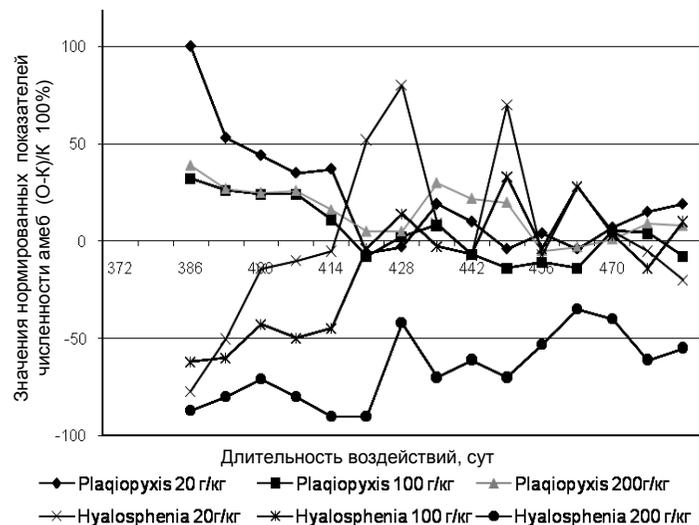


Рис. 21. Изменение показателей численности представителей двух групп раковинных амёб: родов *Plagiopyxis* и *Hyalosphenia* при различных концентрациях нефти в восстановительный период на участках суходольного луга

Первый этап: снижение численности, увеличение амплитуды и частоты колебаний численности видов сообществ. Второй: снижение численности, вымирание, цистирование видов простейших, временные смещения и десинхронизация автоколебаний. Третий этап: частичное восстановление численности тестаций, появление антикорреляционных зависимостей колебательных процессов динамики численности видовых групп сообществ. Четвёртый: восстановление численности, дифференциация уровней численности амёб на доминантные, субдоминантные, рецессивные и т.д. Пятый этап: повышение численности выживших видов, установление новой иерархии видов и синхронизация колебаний сезонной численности составляющих видов сообщества. Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим и при снижении интенсивности действующих факторов способен к восстановлению.

2.6. Влияние нефтезагрязнений на раковинных амёб влажного луга

Динамика изменений численности двухкамерных раковинных амёб в почвах влажного луга при действии нефти с концентрацией 20 г/кг, представленная на рис. 22, свидетельствует о значительном

Таблица 17

Средняя глубина просачивания бензина А-80 и дизельного топлива в кюветах в зависимости от концентрации

	Доза внесения загрязнителей, вносимых в лабораторные кюветы, г/кг почвы				
	2,5	5	7,5	10	20
Средняя глубина просачиваемости бензина А-80, см	1,6±0,07	2,8±0,07	3,2±0,07	4,1±0,1	6,7±0,07
Средняя глубина просачиваемости дизельного топлива (летнего типа), см	1,6±0,07	2,8±0,07	3,2±0,07	4,1±0,1	6,7±0,07

Все животные по характеру поведенческих реакций разделяются на три группы. Поведенческие реакции остались без изменения и животные погибали. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составило в среднем 89%. Дождевые черви начинают двигаться в горизонтальном направлении, проявляя ответную реакцию на загрязнение, в поисках чистой почвы. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составило в среднем 10%. Дождевые черви проходят слой почвы, загрязненный бензином и дизельным топливом, перпендикулярно границе просачивания и выходят на поверхность (1%). Поведенческие реакции характерны для дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.), которые находились в верхнем слое почвы до 3 см и в первые минуты реагировали на внесенные нефтепродукты. Негативное экологическое влияние бензина и дизельного топлива заключается не столько в изменении свойств почвы, сколько в химической токсичности. Ароматические углеводороды, находясь в почвах, оказывают наркотическое и токсическое действие на живые организмы. Этот вывод подтверждается первым типом поведенческих реакций дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.). В течение короткого периода острого токсичного действия, при высокой летучести ароматических углеводородов, бензин и дизельное топливо оказывают значительное отрицательное влияние на численность дождевых червей. Проведенные лабораторные исследования показали, что 10% дождевых червей способны отреагировать на загрязнение и горизонтально мигрировать в чистую почву. Стабилизация численности дождевых червей (*Lumbricus rubellus*) на третьи сутки опытов обусловлена тем, что значительная часть бензина и дизельного топлива разлагается и улетучивается. Необходимо отметить особенности поведения дождевых червей 3-й группы, которые выходят непосредственно на поверхность: животные не передвигаются по загрязненной нефтепродуктами поверхности, у них отсутствуют сокращения кожно-мускульного мешка, они не возвращаются в почву и погибают.

ходят слой почвы, загрязненный сырой нефтью. При 64-процентном нефтезагрязнении животные ещё способны к миграции, в то время как при 80% – наблюдается их гибель.

Таблица 15

Среднее минимальное расстояние удаления дождевых червей от загрязнения нефтью

	Расстояние загрязнения нефтью по почвенному профилю, см						
	1	2	4	8	16	32	40
Среднее минимальное расстояние удаления дождевых червей от загрязнения $x \pm mt$, см	2,0±0,06	2,3±0,06	2,4±0,07	2,7±0,1	3,1±0,06	3,3±0,2	0

Изменение численности дождевых червей в лабораторных кюветах происходит в течение четырех суток. Смертность дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от размеров локальных загрязнений нефтью по почвенному профилю приведена в табл. 16 и позволяет заметить максимальную летальность животных при 80% загрязнённости поверхности.

Таблица 16

Выживаемость червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от размеров локальных нефтезагрязнений

Расстояния загрязнения нефтью, см	Смертность червей (<i>Lumbricus rubellus</i> H.)		
	1-е сут	2-е сут	3, 4, 5, 6, 7-е сут
1	0	0	0
2	0	0	0
4	0,2±0,4	1,4±0,5	3,4±0,5
8	2,2±0,4	3,4±0,5	5,4±0,5
16	7,0±0,9	8,0±0,6	9,2±0,4
32	9,8±0,4	9,8±0,4	9,8±0,4
40	9,8±0,4	9,8±0,4	9,8±0,4

При внесении бензина А-80 и дизельного топлива различной концентрации (2,5; 5; 7,5; 10; 20 г/кг почвы), при сплошном загрязнении почвенного профиля, дождевые черви (*Lumbricus rubellus* H.) начинали реагировать в течение первых 15 мин. Данные приведены в табл. 17 и позволяют заметить, что глубина загрязнений пропорциональна концентрации бензина и дизельного топлива.

снижении численности амёб в течение первых 21 сут нефтезагрязнений. Последующее повышение численности простейших происходит в колебательном режиме и остаётся на более низком уровне по отношению к контрольной группе. Необходимо отметить отсутствие периода резистентности характерного для амёб суходольного луга при аналогичном уровне нефтезагрязнений, что указывает на более выраженный негативный эффект влияния нефти в условиях повышенной влажности.

Повышение уровня нефтезагрязнений почв влажного луга до 200 г/кг (рис. 23) приводит к более выраженной депрессионной стадии, выражающейся в снижении численности амёб, нивелировании колебательных процессов и минимизации расслоения сезонных динамик. Влияние нефти в условиях повышенной влажности почв приводит к плёночному поверхностному растеканию и снижению в почве кислорода. Снижение почвенной концентрации кислорода является доминирующим фактором уменьшения численности аэробов и несущественно зависит от исходной концентрации нефти, достаточной для образования тонкой нефтяной плёнки. Токсические последствия первичных нефтезагрязнений отходят на второй план и не проявляются в дифференцированной изменчивости численности тестатий в зависимости от их морфологических особенностей, что характерно для аналогичных загрязнений почв суходольного луга.

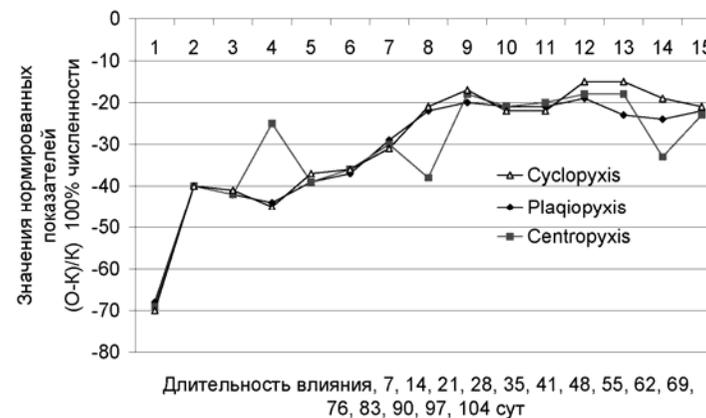


Рис. 22. Изменение численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (20 г/кг) почв влажного луга

Анализ представленных среднестатистических данных изменений численности однокамерных раковинных амёб (рис. 24) при 20 г/кг нефтезагрязнений, позволяет заметить более выраженный де-

прессивный период численности в первые 7 сут и колебательный характер относительного восстановления численности. Восстановление численности амёб начинается с 14-х сут последствия и не достигает контрольного уровня в течение всего периода наблюдений, аналогично изменениям численности двухкамерных амёб (см. рис. 22).

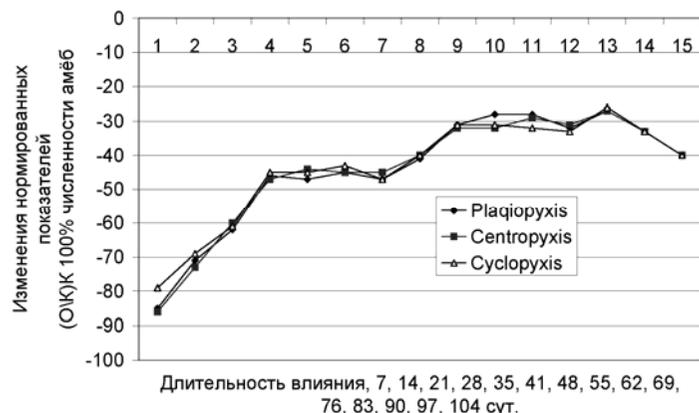


Рис. 23. Изменения численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (200 г/кг) почв влажного луга

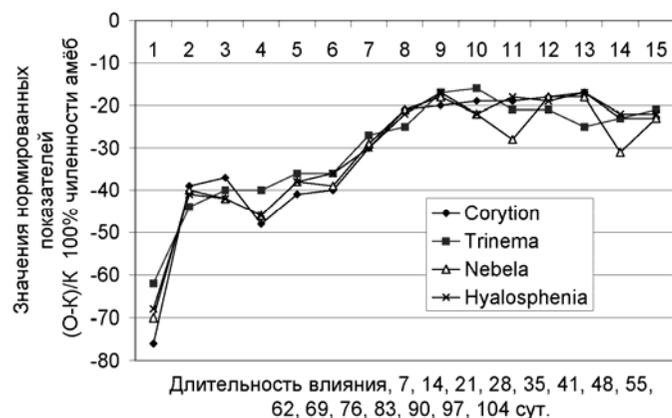


Рис. 24. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (20 г/кг) влажного луга

Увеличение вносимой концентрации нефти до 200 г/кг (рис. 25) приводит к снижению численности тестаций на 90%, замедленной динамике восстановления численности их и не выраженным колебательным процессам. Необходимо также отметить более выраженные

Анализ среднестатистических данных выживаемости червей (табл. 14) при полном покрытии почвы нефтью свидетельствует о проявлении летальности животных при концентрации нефти 20–50 г/кг в первые двое суток с последующим увеличением в третьи сутки последствия. Наблюдается пропорциональная зависимость летальности червей от концентрации нефтезагрязнений. Абсолютно летальная доза нефти формируется при концентрации 100 г/кг. В контроле, численность дождевых червей оставалась без изменений в течение 7 дней. Черви вели себя спокойно, о чем свидетельствуют ежедневные визуальные наблюдения. Резких изменений в поведении червей во время опыта не наблюдалось. Ходы дождевых червей были как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. Выхода дождевых червей на поверхность почвы в течение всего опыта не наблюдалось.

Таблица 14

Выживаемость дождевых червей в зависимости от концентрации нефтезагрязнений

Концентрация нефти, г/кг	Смертность червей (<i>Lumbricus rubellus</i> H.)						
	1-е сут	2-е сут	3-е сут	4-е сут	5-е сут	6-е сут	7-е сут
Контроль, 0 грамм	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0
20	0,4±0,4	0,6±0,48	1,2±0,39	1,2±0,39	1,2±0,39	1,2±0,39	1,2±0,39
30	2,4±0,48	2,4±0,48	5,4±0,48	5,4±0,48	5,4±0,48	5,4±0,48	5,4±0,48
40	5,0±0,62	6,0±0,62	7,0±0,6	7,4±0,48	7,4±0,48	7,4±0,48	7,4±0,48
50	7,8±0,73	8,6±0,48	9,4±0,48	9,6±0,48	9,6±0,48	9,6±0,48	9,6±0,48
100	9,8±0,39	9,8±0,39	9,8±0,39	9,8±0,39	9,8±0,39	9,8±0,39	9,8±0,39

Эксперименты с локальным нефтезагрязнением проводились при внесении нефти в лабораторные кюветы сегментарно: 1, 2, 4, 8, 16, 32 и 40 см длины и 2 см ширины. При частичном загрязнении почвенного профиля нефтью реакция дождевых червей в течение первых 5–10 мин после внесения нефти по характеру поведенческих реакций было условно разделена на три группы. Поведенческие реакции дождевых червей не изменялись. К данной группе были отнесены черви, которые не попали под непосредственное воздействие нефти. Реакция ухода дождевых червей на некоторое расстояние от загрязнения. Данная реакция была свойственна червям, находившимся на границе с загрязнением либо в непосредственной близости от неё. Черви не пытались выйти наружу, они уходили в сторону от загрязнения на определенное расстояние (табл. 15). Дождевые черви про-

Опыты с частичным загрязнением почвы нефтепродуктами проводились по следующей схеме: в лабораторные кюветы с почвой и червями вносились нефтепродукты равномерно на всю глубину слоя почвы. Эксперимент состоял из восьми вариантов для каждого вида нефтепродуктов, с сегментами загрязнения шириной: 1, 2, 4, 8, 16, 32, 40 см при параллельном контроле.

Поведенческие реакции опытной группы червей наблюдались визуально. Прозрачные пластиковые кюветы шириной 2 см позволяли наблюдать за поведением каждого экземпляра. При внесении товарной нефти в концентрации: 100, 50, 40, 30, 20, 10 и 5 г/кг почвы при сплошном загрязнении почвенного профиля, дождевые черви начинали реагировать в течение первых 10–15 мин. Конструкция лабораторных кювет позволила оценить глубину проникновения нефти в сосуды.

Таблица 13

Средняя глубина просачиваемости нефти в сосудах в зависимости от концентрации

	Концентрация нефти, вносимой в лабораторные кюветы, г/кг почвы						
	5	10	20	30	40	50	100
Средняя глубина просачиваемости нефти в сосудах, см	05±0,07	09±0,07	2,7±01	3,3±0,04	3,8±0,03	4,0±0,03	±0,3

Вся совокупность наблюдаемых поведенческих реакций дождевых червей может быть систематизирована по особенностям их поведения. Поведение животных не изменяется при нефтезагрязнениях. Количество червей, отнесенных к данной группе, составляет 15%. В основном это черви, которые находились на дне экспериментальных садков или в придонной части. Второй тип: дождевые черви поднимаются до границы просачивания нефти, начинают двигаться вдоль нее, проявляя негативную ответную реакцию на загрязнение в поисках чистой почвы. Количество червей, отнесенных к аналогичной группе, составило 60%. Третий тип: дождевые черви проходят слой почвы, загрязненный сырой нефтью, перпендикулярно границе просачивания и выходят на поверхность (25%). Наиболее оптимальной поведенческой реакцией червей для выживания является второй тип горизонтальной миграции, в то время как при вертикальной миграции животных происходила их гибель. Необходимо также отметить особенности поведения дождевых червей 3-й группы: сокращение кожного-мускульного мешка, асинхронные движения переднего и заднего отделов.

негативные процессы действия нефтезагрязнений, характерные для представителей рода *Nebela*.

Представленные на рис. 26 данные по изменению численности тестаций в восстановительный период через год в почвах влажного луга позволяют выявить превышение уровня численности относительно контрольных групп на 8–12%, десинхронизированный колебательный характер изменений. Колебания численности двухкамерных раковинных амёб соответствуют численности однокамерных амёб.

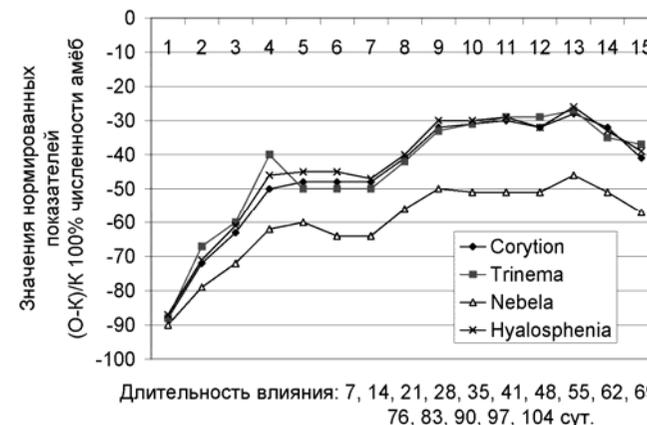


Рис. 25. Изменения численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (200 г/кг) почв влажного луга

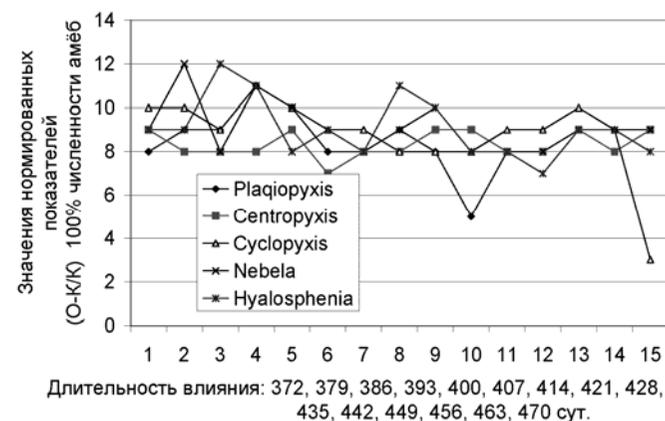


Рис. 26. Изменения численности раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях (20 г/кг) почв влажного луга

Морфологические особенности в строении раковин тестаций не отражаются на адаптациях простейших в условиях повышенной влажности. Не наблюдаются характерные сезонные изменения численности амёб, динамика которых в большей степени зависит от эффективности питания и концентрации растворённого кислорода. Аналогичный характер динамики численности отмечается и при увеличении вносимой дозы нефти до 200 г/кг (рис. 27). Следовательно, низкий уровень численности тестаций, независимый от их морфологических особенностей относительно аналогичной ситуации в почвах суходольного луга, объясняется недостаточным количеством растворённого кислорода и ограниченностью кормовой базы.

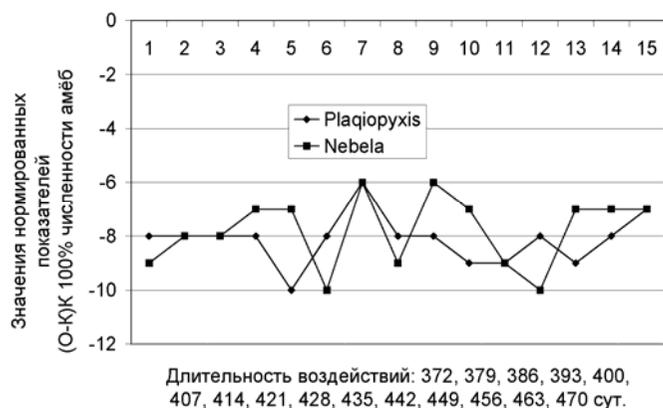


Рис. 27. Изменение численности раковинных амёб при нефтезагрязнениях (200 г/кг) влажного луга

Таким образом, проведённые исследования по влиянию различных концентраций нефтезагрязнений влажного луга на численность раковинных амёб выявили дифференцированную устойчивость различных видов тестаций. Для выживших видов амёб характерно недифференцированное снижение численности, обусловленное в главной степени уменьшением концентрации кислорода в почве. Восстановительный период в анаэробных условиях негативно отражается на развитии различных групп микроорганизмов, что приводит к относительно невысокому уровню численности и раковинных амёб.

фракционном отношении – высоким содержанием бензиновых и керосиновых фракций.

Опыты с полным загрязнением бензином проводились по аналогичной методике: в лабораторные кюветы с почвой и червями вносился бензин А-80. Эксперимент состоял из шести опытов, с исходными концентрациями: 2,5; 5; 7,5; 10; 20 г/кг почвы, при параллельном контроле и проводились в течение 7 сут для каждой концентрации. В лабораторных и полевых исследованиях использовался бензин автомобильный А-80 неэтилированный, ТУ 38.001165–97. Основные физико-химические свойства бензина А-80 приведены в табл. 11.

Таблица 11

Основные физико-химические свойства бензина А-80

Показатели	Значения
Октановое число по моторному методу	76,3
Концентрация свинца, г/дм ³	Отсутствует
Давление насыщенных паров, кПа	67,4
Концентрация фактических смол, мг/100 см ³	1,0
Массовая доля серы, %	0,01
Плотность при 20 °С, кг/м	710,7
Объемная доля бензола, %	3,0

Эксперименты с полным загрязнением дизельного топлива летнего типа состоял из шести серий при концентрациях: 2,5; 5; 7,5; 10; 20 г/кг почвы при параллельном контроле. Дизельное топливо вносилось сверху из мерного стакана, так чтобы оно просачивалось по почвенному профилю равномерно, на одинаковую глубину. Опыты проводились в течение 7 сут для каждой исследуемой концентрации.

Использовалось дизельное топливо летнего типа, ГОСТ 305–82. Основные физико-химические свойства дизельного топлива приведены в табл. 12.

Таблица 12

Основные физико-химические свойства дизельного топлива

Показатели	Значения
Цетановое число	47
Концентрация фактических смол, мг/100 см ³	5,0
Массовая доля серы, %	0,18
Плотность при 20 °С, кг/м	820,1
Объемная доля бензола, %	3,0
Кислотность, мг КОН/100 см	0,43
Коксуемость 10%-го остатка, %	0,03

животных сосредоточено в поверхностном 10–20-сантиметровом слое почвы. В лабораторные кюветы помещалась усредненная проба гумусового слоя серых лесных почв, зернисто-комковатой структуры, влажностью 30%, по одному килограмму 14-сантиметрового слоя почвы в каждой кювете. Аналогичный тип почв широко распространен в Западной Сибири. В каждую кювету помещалось по 10 дождевых червей (*Lumbricus rubellus* K.). Опыты проводились при комнатной температуре +20 °С. В экспериментах использовалось 850 половозрелых особей дождевых червей. С каждым видом загрязнения проводились два варианта опытов. В первом варианте проводились опыты с полным поверхностным загрязнением почвенного субстрата нефтепродуктами. Во второй серии использовалось частичное загрязнение почвенного субстрата нефтепродуктами. Каждая серия состояла из восьми опытов, с одноразовыми дозами внесения загрязнителей: 5, 10, 20, 30, 40, 50, 100 г/кг почвы при параллельном контроле. Товарную нефть вносили в кюветы через одни сутки после помещения в нее червей. Эксперименты проводились в течение 7 сут для каждой концентрации нефти. Использовалась товарная нефть Урманского месторождения. Основные физико-химические свойства нефти приведены в табл. 10.

Таблица 10

Основные физико-химические свойства нефти

Показатели	Значения	Методы испытаний
Плотность нефти при 20 °С	813,40 кг/м ³	ГОСТ 3900–85
Массовая доля воды	0,18%	ГОСТ 2477–65
Массовая доля мех. примесей	0,005%	ГОСТ 6370–83
Массовая доля серы	0,42%	ГОСТ 1437–75
Давление насыщенных паров	32,20 кПа	ГОСТ 1756–2000
Массовая доля парафина	4,10%	ГОСТ 11851–85
Содержание метил- и этилмеркаптанов	62 ppm	ГОСТ 50 802–95
Содержание хлорорганических соединений	4 ppm	ASTM D 4929–99
Обозначение нефти	1, 0, 1, 3	ГОСТ Р 51858–2002

По содержанию серы нефть относится к малосернистой (с содержанием до 0,5%). По плотности используемая нефть относится к классу легких нефтей (0,80–0,84 г/см³) при наиболее распространенных величинах 0,82–0,90 г/см³ (Акопова и др., 1997). Низкая плотность нефти обусловлена преобладанием метановых углеводородов, низким содержанием смолисто-асфальтовых компонентов, во

2.7. Результаты полевых исследований по влиянию нефтезагрязнения на сообщества ракообразных амёб

В производственных условиях на одном из старейших нефтяных районов Томской области, Советском месторождении, взяты пробы на нефтезагрязненных более двадцати лет участках. Изменение численности почвенных простейших в зависимости от остаточной концентрации нефти в заболоченных участках торфяных почв на Советском месторождении представлены в табл. 8.

Таблица 8

Изменение численности ракообразных амёб в зависимости от остаточной концентрации нефти в почве и видового разнообразия ракообразных амёб

Концентрация нефти в почве, г/кг	Численность ракообразных амёб, экз./г	Количество видов ракообразных амёб
Контроль	12000±200	20
5±2	6325±150	10
15,4±6	3750±175	6
35±7	2000±90	4
174±11	625±90	2

Анализ данных, представленных в табл. 8, позволяет выявить численность ракообразных амёб и видовое разнообразие адаптированных к нефтезагрязнениям тестаций в верхнем 10-см слое почвы. Так, при концентрации 174 г/кг нефтепродуктов в почвенном слое, количество ракообразных амёб составляет 625±90 экз./г. Снижение концентрации нефтепродуктов до 15,4±6 г/кг приводит к значительному повышению численности ракообразных амёб до 3750±175 экз. При концентрации нефтепродуктов, равной 5 г/кг, количество ракообразных амёб составляет 6325±150. На обследуемых участках было выявлено 20 видов и вариететов ракообразных амёб, относящихся к 13 родам и 7 семействам (табл. 9).

Основную массу обнаруженных видов тестаций, в течение двадцати лет адаптирующихся в нефтезагрязненных торфяных почвах, составляют представители семейств *Centropyxidae*, *Euglyphidae* и *Trinematidae*. Ракообразные обнаруженных видов относятся к 5 морфологическим типам (см. табл. 9), что свидетельствует об их значительном разнообразии. Больше 80% составляют акростомные (Акс) и плагиостомные (Плк) формы.

Таблица 9

Встречаемость видов раковинных амёб на заболоченных участках торфяных почв Советского нефтяного месторождения

Виды раковинных амёб	Остаточная концентрация нефти, г/кг					Морфотипы
	0	5	15	28	174	
<i>Arcella discoides</i> Ehrenberg, 1840	+	+	+			Уд*
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg, 1832	+					Уд
<i>A. artocrea</i> Leidy, 1879	+					Уд
<i>Centropyxis orbicularis</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+	+	Плк*
<i>C. elongata</i> Deflandre, 1929	+					Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre, 1929	+	+	+	+		Ц*
<i>Trigonopyxis arcuata</i> Leidy, 1879	+	+				Ц
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	+	+	+	+	+	Акс*
<i>Nebela dentistoma</i> Penard, 1890	+					Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	+	+	+			Акс
<i>A. seminulum</i> Leidy, 1848	+					Акс
<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	+	+	+	+		Акс
<i>Placocista spinosa</i> Carter, 1865	+					Акс
<i>P. lens</i> Penard, 1899	+					Акс
<i>Corythion orbicularis</i> Iudina, 1996	+	+				Плк
<i>C. delamarei</i> Bonnet, Thomas, 1960	+					Плк
<i>Amphitrema flatum</i> Archer, 1877	+	+				Ам*
<i>Trinema lineare</i> v. <i>minuskula</i> Chardez, 1971	+	+				Плк
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez, 1958	+					Плк
<i>Phryganella hemisphaerica</i> Penard, 1902	+					Ц

Примечание: Уд – уплощенно-дисковидный морфотип; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центростомный; Акс – акростомный сжатый; Ам – амфистомный.

Анализ данных, представленных в табл. 9, позволяет выявить зависимость увеличения видового разнообразия раковинных амёб с уменьшением концентрации нефтепродуктов. Так, при концентрации 174 г/кг нефтепродуктов в почвенном слое видовое разнообразие раковинных амёб представлено всего двумя наиболее распространенными и устойчивыми к загрязнению видами: *Heleopera petricola*, *Centropyxis orbicularis*. Снижение концентрации нефтепродуктов в результате проведенных рекультивационных работ (17,4±6 г/кг) приводит к увеличению видового разнообразия. К ранее перечисленным видам добавляются *Arcella discoides*, *Assulina muscorum*, *Cyclopyxis eurystoma* и *Euglypha laevis*. При концентрации нефтепродуктов, равной 5 г/кг, число видов увеличивается до десяти и включает *Amphitrema*, *Arcella discoides*, *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Centropyxis orbicularis*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Heleopera petricola*,

дами. На территории Томской области можно встретить дождевых червей *E. foetida* S., которые разводятся в компостах из растительных отходов (ботвы, солоды, листвы), обладают многоплодными коконами и быстро наращивают биомассу. Экскременты дождевых червей, перерабатывающих в компостных кучах отходы сельскохозяйственного производства, сами по себе являются удобрением. Экскременты червей содержат в 5 раз больше биологического азота, в 7 раз богаче фосфатами, в 11 раз – калием, чем поверхностный слой огородной земли (Криволуцкий, 1994). На территории Томской области видовой состав дождевых червей представлен 11 видами: *Dendrobaena octaedra* S., *Dendrodrilus rubidus f. tenuis* E., *bvmbricus rubellus* H., *Octolasion lacteum* O., *Nicodrilus roseus* S., *Nicodrilus lignosus* S., *Eisenia foetida* S., *Eiseniella tetraedra* S., *Ilobophora (S.) diplotetralheca* P., *Allobophora (S.) tuberosa* S.

В результате проведенных исследований в условиях различного типа производственных загрязнений почвы нефтью и в модельных полевых экспериментах, с искусственным загрязнением различной длительностью, в различных природных зонах было установлено, что нефть оказывает отрицательное действие на педобионтов и дождевых червей. Наиболее выраженный эффект наблюдается в первые дни после загрязнения при прямом токсическом действии нефти. В то же время в научных публикациях практически отсутствуют данные о хроническом влиянии нефти и нефтепродуктов на выживаемость дождевых червей.

3.2. Влияние нефти и нефтепродуктов на поведение дождевых червей

В наших исследованиях рассматривались поведенческие реакции и изменение численности дождевых червей в зависимости от концентрации и длительного влияния нефти и нефтепродуктов. В лабораторных условиях изучались поведенческие реакции и изменения численности дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. под влиянием различных концентраций товарной нефти и нефтепродуктов: бензина А-80, дизельного топлива летнего типа.

Для оценки влияния нефти, бензина и дизельного топлива на поведенческие реакции и выживаемость дождевых червей использовались специально изготовленные лабораторные кюветы из оргстекла с размерами: длина – 0,4 м; высота – 0,15 м; ширина – 0,02 м. Размеры лабораторных кювет обусловлены характером распределения дождевых червей по профилю почвы. Известно, что основное количество

в подзоне смешанных и широколиственных лесов в ее западном и центральном секторе. Севернее и восточнее редок (Перель, 1979).

В восточной части южной тайги европейские виды *Lumbricidae* замещаются в темнохвойных лесах уральскими видами – *A. (S.) tuberosa*, *A. (S.) diplotratheca* и азиатским *E. nordenskioldi* E. Во многих районах таежной зоны одной из главнейших лесообразующих пород является сосна обыкновенная. Она обладает большой экологической амплитудой, растет также на сфагновых болотах, образуя ассоциации сфагновых сосняков на заболоченных торфянистых почвах.

В средней и южной тайге преобладают сосняки-зеленомошники, растущие на дренированных, но небогатых почвах. В травяно-кустарничковом ярусе этих сосняков доминируют брусника и черника. В сосняках с более благоприятными условиями увлажнения черви встречаются чаще, но представлены только подстилочными формами (*D. octaedra* S. и реже *Dd. rubidus* E.) и обычно немногочисленны. В заболоченных сосняках люмбрициды отмечаются в небольшом количестве только в сосняке-долгомошнике. Сосняки этой группы, особенно распространенные на северо-востоке Русской равнины, формируются на сильно заболоченных торфянисто-подзолисто-глеевых почвах. Еще более заболочены сфагновые сосняки, которые представляют переходный тип растительных сообществ от сосновых лесов к верховым болотам. Наиболее многочисленны при раскопках в почве пойменных лугов *L. rubellus* H. и *E. nordenskioldi* E. Часто встречаются в почве пойменных лугов также *D. octaedra* S. и *O. lacteum* O. (Перель, 1979). Среди собственно-почвенных форм, кроме *O. lacteum* O., в лугово-перегнойных почвах появляются *N. roseus* S. и *N. caliginosus* S. Эти виды зарегистрированы в зоне тайги и на территории населенных пунктов, где встречаются в почве огородов, на приусадебных участках и в других подобных биотопах, связанных с хозяйственной деятельностью человека. Численность дождевых червей в почве лугов значительно выше, чем в лесу, но в основном за счет поверхностно обитающих видов. В значительном количестве люмбрициды встречаются только под луговой растительностью, но и здесь преобладают поверхностно обитающие формы. Собственно почвенные черви, кроме *O. lacteum* O., представлены в почве лугов видами *N. roseus* S. и *N. caliginosus* S.

Следовательно, численность дождевых червей в таежных лесах невысокая и видовой состав их крайне беден. Дождевые черви представлены почти исключительно поверхностно обитающими формами, из которых преобладают подстилочный вид *D. octaedra* S. и *E. nordenskioldi* E. Из почвенных видов обычен только *O. lacteum* O., способный переносить сильное переувлажнение жесткими грунтовыми во-

Trigonopyxis arcula, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*. Увеличение общего количества раковинных амёб сопровождается повышением видового разнообразия, характерного для представителей исследованного типа почв. На контрольном участке численность раковинных амёб составила 12000 ± 200 экз. с соответствующим увеличением видового разнообразия раковинных амёб. Необходимо отметить, что снижение концентрации нефтепродуктов в почве сопровождается появлением представителей класса нематод и инфузорий.

Следовательно, хроническое нефтезагрязнение почв приводит к системным изменениям в сообществах раковинных амёб в зависимости от концентрации и длительности влияния нефти. В зависимости от длительности действия нефти рассматриваются четыре основные стадии развития адаптаций сообществ тестаций:

1. Стадия резистентности в первые шесть суток, в течение которых сохраняется исходный уровень численности амёб.

2. Стадия снижения численности и видового разнообразия сообществ, которая наблюдается в течение последующих восьми суток и осуществляется в колебательном режиме.

3. Депрессивная стадия цистирования и вымирания, при которой происходит подавление развития, размножения, значительное снижение численности и видового разнообразия простейших.

4. Восстановительная стадия характеризуется повышением численности и видового разнообразия тестаций пропорционально деградации нефтезагрязнений, происходит в колебательном режиме.

В результате проведенных исследований по влиянию нефтезагрязнений почв сухого луга на сообщества раковинных амёб установлено, что устойчивость амёб и их выживаемость существенно зависят от их морфологических особенностей: наличия двойной камеры в строении раковин. Виды двухкамерных амёб характеризуются повышенной относительно однокамерных тестаций выживаемостью и способностью к более быстрому восстановлению первоначальной численности. На основании проведенных исследований по хроническому влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб можно выделить основные процессы в изменении структуры и численности элементов сообществ. Первый процесс характеризуется увеличением амплитуды и частоты колебаний численности видов сообществ. Второй – временным смещением и десинхронизацией колебаний численности родов раковинных амёб. Третий – развитие антикорреляционных зависимостей в колебательных процессах динамики численности видовых групп сообществ; дифференциация уровней численности на доминантные, субдоминантные, рецессивные и вымирающие виды; вымирание неадаптированных групп и по-

строение новой структуры сообществ. Четвёртый – восстановительный: повышение численности выживших видов и синхронизация колебаний сезонных динамик численности составляющих видов сообществ. Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим и при уменьшении действующих факторов способен к восстановлению.

Нефтезагрязнение почв влажного луга в диапазоне концентраций 20–200 г/кг изменяет структуру сообществ раковинных амёб. При действии нефти происходит значительное снижение численности тестаций с последующим периодом восстановления. Повышенные концентрации нефти оказывают влияние на длительность восстановительного периода простейших. В условиях влажного луга снижение растворенного кислорода при распространении нефтяной эмульсии рассматривается в качестве доминирующего фактора, приводящего к снижению численности раковинных амёб независимо от их морфологического строения.

Несмотря на то, что почвы рассмотренных групп ассоциаций содержат большое количество органического вещества, общая численность дождевых червей в них лишь немного выше, чем в ельниках на подзолах. По-видимому, лимитирующим фактором следует считать режим влажности. Неблагоприятное воздействие оказывают, очевидно, не только периоды затопления, но и сильное иссушение подстилки и верхнего торфянисто-перегнойного слоя, который быстро теряет влагу при отсутствии дождей, что отрицательно сказывается на популяциях обитающих червей вида *D. octaedra* S. В подзоне южной тайги довольно широко распространены ельники, произрастающие преимущественно на дерново-слабоподзолистых почвах. В центральной части южной тайги наиболее распространён ельник кислотно-щитовниковый. Дождевые черви в этом типе леса, как и в ельниках на подзоле, представлены преимущественно видом *D. octaedra* S., и лишь изредка ему сопутствует *O. lacteum* O. В средней тайге на торфянисто-перегнойной и перегнойно-подзолистой почве в годы с обильными летними дождями численность *D. octaedra* S. может достигать в этом типе леса нескольких десятков на 1 м², 37 экз. на 1 м², осенью после обильных летних дождей, в относительно сухие периоды она снижается до нескольких экземпляров на 1 м².

Ельники всегда приурочены к дренированным местоположениям, причём даже небольшой уклон обеспечивает условия, необходимые для формирования леса этой группы. Для них характерно преобладание аэробных процессов в верхних слоях толщи почвы в течение всего периода вегетации. В ельниках, приуроченных к более хорошо дренированным склонам, преобладают популяции обитающие виды любрицид. Встречается *O. lacteum* O., обитающие и в заболоченных почвах проточного ряда увлажнения. Высокая численность любрицид в лесах таежной зоны отмечена в редко встречающихся в южной тайге сложных ельниках, в которых липа выходит в первый ярус. Характерными особенностями *Lumbricus rubellus* H. являются; длина 50–150 мм, ширина 4–6 мм, число сегментов 70–145, пигментация пурпуровая, хвостовой конец уплощён. Головная лопасть танилобическая, спинные поры начинаются с межсегментарной бороздки 7/8, иногда с 5/6 или 6/7. Щетинки сильно сближены попарно. Мужские половые отверстия на 15-м сегменте, без железистых полей. Поясок занимает с 27-го по 32-й сегменты. Пубертатные валики (утолщения на продольных краях седловидного пояска) с 27-го, 28-го по 30, 31, 32-й чаще всего с 28-го по 31-й сегменты. Известковые железы с крупными дивертикулами в 10-м сегменте. Космополит, в Российской Федерации наиболее часто встречается на Русской равнине,

мающих более бедные и сухие почвы. Видовой состав и численность дождевых червей в этих лесах не изменяется сколько-нибудь значительно и при смене пород. Приближение к поверхности уровня грунтовых вод неблагоприятно отражается на плотности популяций дождевых червей.

В сфагновой группе типов леса зона неустойчивой аэрации охватывает всю толщу почвы, и даже самый верхний горизонт, образованный растительными остатками, периодически затопляется, что сопровождается полным анаэробиезом. В подобных условиях дождевые черви (*D. octaedra* S.) вообще отсутствуют или встречаются единично, причем только на микроповышениях. Как и в ельниках-черничниках, здесь обитают только поверхностно живущие виды – *D. octaedra* S. и *E. Nordenskioldi* E. (Перель, 1979). Там где почвы периодически затопляются почвенными водами, обогащенными кальцием и магнием, происходит образование торфянисто-перегнойных, темноцветных почв. Активная реакция торфянисто-перегнойных почв в верхних горизонтах слабокислая, глубже – нейтральная или слабощелочная. На темноцветных почвах в условиях слабопроточного увлажнения формируются ельники, составляющие мшисто-травяную группу ассоциаций. Они располагаются на плоских слабо-расчлененных равнинах, но занимают несколько повышенные элементы рельефа. Периоды максимального повышения уровня грунтовых вод кратковременны, поэтому почвенные воды в момент подтопления содержат значительные количества растворенного кислорода, и в результате в подстилке и в верхней части гумусового горизонта всегда поддерживается благоприятная аэрация. В таких почвах часто встречается *O. lacteum* O. – единственный распространенный в таежной зоне представитель группы собственно-почвенных люмбрицид. *O. Lacteum* O. известен как калькофильный вид, характеризующейся морфофизиологическими особенностями, позволяющими лучше переносить периодически возникающий в почвах дефицит кислорода. У этого вида червей в отличие от большинства других видов люмбрицид непосредственно под кожными покровами, в кольцевой мускулатуре, развита густая сеть кровеносных капилляров, которые обеспечивают более интенсивное кожное дыхание (Семенова, 1968). Количество гемоглобина *O. Lacteum* O. может изменяться в зависимости от сезонных условий. *O. Lacteum* O. встречается и в ельниках болотно-травянистых, где почвы переувлажняются жесткими водами, в результате чего нарастает и приближается к поверхности зона оглеения. В формирующихся здесь торфяно-глеевых почвах в микропонижениях рельефа создается режим влажности, пригодный для обитания амфибиотического вида *Eiseniella tetraedra* S.

Глава 3

ВЛИЯНИЕ НЕФТИ И НЕФТЕПРОДУКТОВ НА ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ

3.1. Дождевые черви (Lumbricidae)

Дождевые черви – земляные черви, наиболее известная группа почвенных животных. Численность их во всех влажных биотопах умеренной полосы высокая, по биомассе они занимают одно из первых мест. Дождевые черви относятся к типу кольчатых червей (*Annelida*) открывающих в системе животных высший уровень организации (Догель, 1981). Малощетинковые черви – обитатели пресных вод и почвы, единично встречающиеся в морях. Известно более 5000 видов. Отличительными особенностями внешнего строения малощетинковых червей являются гомономная сегментация тела, отсутствие пароподий, наличие железистого пояса в передней трети тела у половозрелых особей. По бокам тела расположены щетинки, обычно по четыре пары пучков на каждом сегменте. Такое упрощение внешнего строения связано с адаптациями к роющему образу жизни. В фауне Палеарктики, к которой целиком относится территория бывшего СССР, насчитывается около 220 видов, а в России – около 100 видов дождевых червей, 11 из которых были занесены в Красную книгу СССР. На территории России дождевые черви представлены главным образом видами семейства люмбрицид (*Lumbricidae* Claus). Выделяется еще четыре семейства, распространенные на территории России. К ним носят: *Moniligastridae* Claus, *Criodrilidae* Vejdovsky, *Ocnodrilidae* Beddard, *Megescolecidae* Michaelsen. Видовой состав семейств насчитывает 6 видов (Перель, 1979), преимущественно крупные виды, входящие состав группы «макрофауна». Ранее эта группа почвенных беспозвоночных, учитываемых методом ручной разборки, была объединена термином «мезофауна». Все дождевые черви – представители почвенной фауны. Многие выходят на поверхность почвы только ночью. В сырую погоду и особенно после дождя, когда их норки заливаются водой, они и днем в массовом количестве выползают на поверхность. Люмбрициды составляют три экологические группы: поверхностно живущие (подстилочные), почвенно-подстилочные и норники, прокладывающие глубокие ходы, которые они редко покидают. Виды двух последних групп взаимно заменяют друг друга в зональных почвах: почвенно-подстилочные заходят далеко на север, населяя заболоченные почвы тайги, а норники обитают в районах со средиземноморским климатом. К подстилочным видам мож-

но отнести, например, *Dendrobaena octaedra* S., *Lumbricus costaneus* S., *Allolobophora eiseni* L. – наиболее мелкие, размеры не превышают 6,5 см. Известны виды длиной 2–3 см и толщиной около 1 мм. Обитатель гумусового горизонта *Lumbricus rubellus* H. крупнее (до 13 см), а норники, например *Lumbricus terrestris* L., достигают 25 см и более. Самые крупные дождевые черви в почвах бывшего СССР встречаются в горных районах: на Алтае и в Крыму. Размеры их достигают 40 и 45 см, а ходы проникают на глубину 4–5 м, в редких случаях даже до 8 м (Всеволодова, Перель, 1997). Самый распространенный вид – *Nicodrilus caliginosus* S. живет обычно в распаханых почвах, и поэтому его народное название – пашенный червь, серой окраски с размерами порядка 15 см. Этот червь редко выползает на поверхность почвы, живет на глубине 10–15 см, питается перегнившими остатками корней и гумусом; в сухую погоду мигрирует глубже, до полуметра и более, строит капсулу и временно впадает в спячку. В благоприятные периоды численность достигает 400–500 экз./м². Для навозных и компостных куч характерен ещё один вид земляных червей – *Eisenia foetida* S. Отличается наиболее яркой красной окраской в виде полосок и неприятным запахом. Вид характеризуется коротким циклом развития и размножается в кучах компоста и в парниках почти круглый год. Численность достигает 1000 особей и более на 1 м² при средних размерах 8 см в длину.

Распределение различных видов червей по глубине в почвах сельскохозяйственных угодий легче всего понять по их распределению в лесных почвах. В частности, в растительных остатках обитают *L. rubellus* K., *L. castaneus* и *D. taedra* S. как типичные потребители гумуса. Эти виды плохо выживают в почвах сенокосов и пастбищ, но если на пастбищах находят достаточное количество экскрементов животных, они охотно концентрируются под ними; на пашне они встречаются еще реже или вовсе отсутствуют. Из червей, обитающих собственно в почве, *Allobophora chlorotica* S. и *Allobophora (S) tuberosa* S., как в лесах, так и на лугах предпочитают верхние слои почвы, *Allobophora caliginosa* S. – средние слои, а *Allobophora longa* S. могут уходить на глубину 1–2 м. Однако и *Octolssium cyaneum* S., и *A. Caliginosa* S. могут проделывать свои ходы до подпочвы (Перель, 1979). Горизонтальное распределение червей может быть неравномерным. На сенокосах и пастбищах насчитывают 5–12 млн дождевых червей на 1 га. На пашне в умеренном климате имеется в среднем 1–4 млн червей на 1 га (причем минимум равен 100 тыс., а максимум – 19 млн). Более удобным критерием является биомасса червей, которая на лугах составляет 1000–4000 кг/га. В среднем она равна весу крупного рогатого скота, пасущегося на равной площади при нагруз-

ке пастбища 3 головы на 1 га и с суммарным весом коров 2000 кг. На пашне биомасса червей колеблется в пределах 50–500 кг/га; однако как на лугах, так и на пашне отмечали значительно больший вес червей. По сибирской тайге имеется мало данных о видовом составе дождевых червей. В основном это качественные сборы. В настоящее время достаточно хорошо изучена европейская тайга (Артемьева и др., 1999). По характеру люмбрикофауны тайга во многом сходна с тундрой. Как и в тундре, видовой состав дождевых червей беден, они представлены в зональных группах ассоциаций теми же видами. В европейской тайге фоновым видом остается *D. octaedra* S., в сибирских таежных лесах – *E. Nordenskioldi*.

Невысокая численность дождевых червей характерна для почв, занимающих плакорные позиции зональных биогеоценозов (Перель, 1979). Для таежной зоны характерны ассоциации зеленомошной группы, из них наиболее распространены в европейской части бывшего СССР ельники-черничники. Там, где затруднен сток, что приводит к повышению уровня грунтовых вод, ельники зеленомошной группы сменяются долгомошными и сфагновыми лесами. В местах с проточным увлажнением развиваются травяные ельники. В южной части средней тайги и в подзоне южной тайги на более богатых почвах распространены ельники-кисличники. Спорадически встречающиеся в южной тайге широколиственные породы обычно не выходят в первый ярус, а растут под защитой темнохвойных пород. Ельники-черничники, распространенные от северной до южной тайги, произрастают на небогатых органикой сильноподзолистых и торфянисто-подзолистых почвах, в местоположениях, где сравнительно медленный отток из почвы свободной влаги приводит к тому, что почвенная толща в течение длительных периодов омывается водами с низким содержанием кислорода (Орлов и др., 1974). Естественно, что в таких условиях способны обитать только подстилочные формы дождевых червей. Ельники-черничники, как показывают результаты учетов в северной, средней и южной тайге, населяет в основном один вид – *D. octaedra* S. Ему сопутствует лишь довольно редко встречающийся в подстилке *Dendrodriilus rubidus f. tenuis* E., который известен как обитатель гниющей древесины. Численность этого вида возрастает на вырубках, но по мере перегнивания порубочных остатков постепенно снижается, и в спелых производных насаждениях этот вид при раскопках вновь встречается единично. В ельниках-черничниках, кроме *D. octaedra* S., обитает *E. Nordenskioldi* E. Численность дождевых червей, зарегистрированная в ельниках-черничниках, составляет в среднем менее 10 экз./м². Понижена численность дождевых червей, представленных теми же видами, в ельниках-брусничниках, зани-