

Министерство образования и науки Российской Федерации

Томский государственный университет  
систем управления и радиоэлектроники

Н.А. Залялетдинова, А.Г. Карташев

ВЛИЯНИЕ  
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ  
НА СООБЩЕСТВА  
ПОЧВЕННЫХ ИНФУЗОРИЙ

Томск  
Издательство ТУСУРа  
2016

УДК 502.521:593.17  
ББК 40.325  
З-997

**Залялетдинова, Нина Александровна**

З-997 Влияние экологических факторов на сообщества почвенных инфузорий : моногр. / Н.А. Залялетдинова, А.Г. Карташев. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та систем упр. и радиоэлектроники, 2016. – 140 с.

ISBN 978-5-86889-738-2

Представлены результаты исследований по видовому разнообразию почвенных инфузорий. Получены новые данные по влиянию нефтезагрязнений на инфузорий. Исследована сезонная динамика сообществ инфузорий в почвах Томской области. Впервые описаны структурные изменения сообществ инфузорий в ризосфере корней деревьев. Выявлены адаптационные зависимости сообществ инфузорий от интенсивности экологических факторов. Показано, что почвенные инфузории могут быть использованы в биоиндикационных методах исследований.

Для научных сотрудников, преподавателей и студентов, специализирующихся по экологии и природопользованию.

УДК 502.521:593.17  
ББК 40.325

Научное издание

**Залялетдинова Нина Александровна**

**Карташев Александр Георгиевич**

**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ  
НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ ИНФУЗОРИЙ**

Монография

Подписано в печать 30.08.16. Формат 60x84/16.

Усл. печ. л. 8,14. Тираж 100 экз. Заказ 542.

---

Томский государственный университет  
систем управления и радиоэлектроники.

634050, г. Томск, пр. Ленина, 40.

Тел. (3822) 533018.

ISBN 978-5-86889-738-2

© Залялетдинова Н.А.,  
Карташев А.Г., 2016

© Томск. гос. ун-т систем упр.  
и радиоэлектроники, 2016

## Введение

В недрах Сибири сосредоточено большое количество полезных ископаемых, нефти и газа. Развитие нефтедобывающей отрасли Западной Сибири привело к серьезным региональным экологическим изменениям. Почвенный покров на кустовых площадках, автодорогах и в районе буровых скважин подвергается механическому разрушению [Чижов, 1998]. Почвы, помимо механического разрушения при добыче нефти и газа, загрязняются сырой нефтью, поступающей из скважин с пластовыми водами. К опасным загрязнителям при нефтедобыче относятся буровые растворы и химические реагенты. Распространенные источники нефтехимических загрязнений почв — это базы горюче-смазочных материалов, транспортировка и аварии с разливом нефтепродуктов, автозаправочные станции. Физические свойства почв ухудшаются при загрязнении нефтью и нефтепродуктами, в них происходит накопление токсичных и канцерогенных соединений. Негативному влиянию на растительность и животный мир способствуют токсические вещества, поступающие с талыми и дождевыми водами [Чижов, 1998; Карташев, 2007].

В зависимости от типа экосистемы, количества нефтезагрязнений и площади разливов выделяют различные уровни деградации экосистем с характерными комплексами биоиндикационных показателей. В Западной Сибири существуют характерные биотопы: низовые и верховые болота, хвойные и лиственничные леса, озера, реки, агроценозы и т.д. [Косов, 2007]. Степень нарушенности растительного покрова зависит от состояния почвы и глубины проникновения нефти в почвенный слой. Наиболее чувствительными являются растения с поверхностным типом корневой системы, а к наиболее устойчивым относятся многолетние кустарники и деревья. Последующая деградация почвенного покрова приводит к существенному изменению плодородия почв и сообществ беспозвоночных животных [Ильин, Калачникова, Каркишко, 1982].

Длительность отрицательного последствия нефтяных загрязнений на почвенных беспозвоночных определяется его интенсивностью и морфоэкологическими особенностями отдельных видов. Длительность нефтезагрязнений коррелирует с изменением физических, химических свойств почвы, с деградацией растительности, снижением общей биологической активности на загрязненных участках [Потапов, 2000]. Установлено отрицательное влияние

нефти на комплекс педобионтов. Показано, что почвенные простейшие присутствуют в загрязненных нефтью почвах [Борисович, 1987; Карташев, 2014].

В зависимости от концентрации нефтезагрязнений изменяется степень деградации различного типа экосистем. В естественных условиях сложно выявить зависимость трансформации биосистем от концентрации нефти и длительности воздействия. 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 варьируется в широких пределах. Особый интерес представляют инфузории. Инфузории — высокоорганизованные представители простейших, обитающих в почвах, в морских и пресных водоемах и живых организмах. Они являются неотъемлемым компонентом как природных, так и техногенных экосистем. Биоиндикационная функция инфузорий заключается в изменении их видового разнообразия в зависимости от степени антропогенного воздействия на окружающую среду [Иларионов, 2006; Приходько, 2009; Никитина, Приходько и др., 2011].

В современной литературе недостаточно работ, направленных на изучение влияния естественных и антропогенных факторов на почвенных инфузорий.

В предлагаемом исследовании изучалось развитие адаптивных реакций сообществ почвенных инфузорий в зависимости от изменений естественных и антропогенных факторов. Исследовались особенности распространения сообществ инфузорий в почвах Западной Сибири; сезонная изменчивость их численности и видового разнообразия в летний и осенний период в светло-серых лесных и болотных почвах Томского района; пространственное распределение численности и видового состава почвенных инфузорий в корневой ризосфере хвойных деревьев; хроническое влияние нефтезагрязнений на сезонную динамику почвенных инфузорий; адаптация почвенных инфузорий в зависимости от концентрации нефтезагрязнений.

# 1. Экология почвенных инфузорий

## 1.1. Биология почвенных инфузорий

Тип инфузории (*Ciliophora*) является высшим типом простейших и насчитывает 6–7 тысяч видов [Протисты, 2007; Романенко, 2013]. В соответствии с отечественной систематикой 80-х годов XX века тип содержит два класса — класс ресничных инфузорий (*Ciliata*) с тремя надотрядами и класс сосущих инфузорий (*Suctorina*) [Алекперов, 2005; Протисты, 2007; Шатилович, 2008; Lynn, 2008].

Размеры тела инфузорий варьируются в очень широких пределах: от 30–40 мкм до 3 мм, что не выходит за границы общей амплитуды размеров других простейших. Средние размеры инфузорий составляют примерно 123 мкм, что в два с половиной раза больше средних размеров прочих монадных простейших (46,8 мкм). Инфузории заметно превышают жгутиконосцев по развиваемой ими скорости движения. Абсолютные скорости у них варьируются от 200 до 3740 мкм/мин, у жгутиконосцев — 30–325 мкм/мин. Такие скорости достигаются благодаря присущим только инфузориям локомоторным органеллам [Протисты, 2007; Смольникова, 2009]. Форма тела инфузорий отличается постоянством, что обусловлено развитием мощного локомоторного аппарата, требующего наличия прочных покровов тела, и варьируется в очень широких пределах внутри типа. Для большинства видов, даже прикрепленных, характерна большая или меньшая диссимметрия, что касается и формы самого тела, и расположения на его поверхности локомоторных и других органелл [Бурковский, 1984; Шарова, 2002]. Как и большинство простейших, тело инфузорий прозрачно и его окраска, если она имеется, обусловлена окраской пищевых вакуолей. Особенно выделяется питающаяся цианобактериями инфузория *Nassula ornate*. В эндоплазме содержится большое количество разноцветных вакуолей. Их цвет в процессе переваривания изменяется от сине-зеленого до зеленого, оливкового и золотисто-желтого. Встречаются также темно-коричневые и фиолетовые тона [Протисты, 2007; Смольникова, 2009].

Покровы инфузорий устроены сложно, имеются четыре типа пелликул и два типа кутикулы. Они состоят из одной или двух двойных мембран — внешней и внутренней, разделенных просветом и лежащим под ними слоем плоских пузырьков (альвеол). Отличия

между разными типами пелликул обусловлены появлением некоторых дополнительных мембран и степенью упорядоченности альвеол альвеолярного слоя. Пелликула скульптурирована, то есть образует закономерно чередующиеся утолщения, образующие правильный рельеф на ее поверхности. Кутикулами у инфузорий называются покровы, обладающие особой механической прочностью. Они встречаются, как правило, у высших инфузорий и представляют собой поверхностную мембрану с альвеолярным слоем, то есть собственно пелликулу, которую подстилает мощный слой видоизмененной цитоплазмы — эпиплазма. В других случаях эпиплазма может быть армирована двойным слоем упорядоченных микротрубочек, под которым располагается сложный слой микрофиламентов [Шарова, 2002; Смольникова, 2009].

К покровам относятся специальные органеллы нападения и защиты — экструсомы. У инфузорий известно 12 типов экструсом разного строения, выполняющих разные функции. Широко распространены мукоцисты — пузырьки, выделяющие слизистый секрет. У хищных инфузорий встречаются токсоцисты — ядовитые органеллы в виде трубок, телескопически вложенных друг в друга. Удлиняясь, они поражают жертву [Лозина-Лозинский, 1929; Бурковский, 1984]. Локомоторный аппарат представлен ресничным покровом и всей совокупностью органелл, обеспечивающих работу ресничек эктоплазматической фибриллярной системой. Сложный комплекс органелл вместе с ядерным аппаратом характеризуется набором из двух морфологических систем, приведших инфузорий к процветанию и обеспечивших неповторимость этой группы среди других простейших. Есть виды, у которых число ресничек, покрывающих тело, составляет 10000–15000. У ряда видов реснички могут преобразовываться, слипаясь в плоские длинные мембраны или короткие мембранеллы. У некоторых видов они слипаются в кисточки, иголочки, так называемые цирры [Лозина-Лозинский, 1929; Бурковский, 1984]. Реснички не разбросаны беспорядочно по всей поверхности тела инфузории, они образуют ряды из одиночных или сдвоенных ресничек, которые называются кинетами. Это обеспечило широчайшие возможности для освоения инфузориями самых разных условий обитания, требующих специфических особенностей передвижения. У инфузорий имеются и другие производные локомоторной системы, которые выполняют иные функции. В первую очередь это ресничный околоротовой аппарат. С помощью ресничек

создается ток воды, подгоняющий питательные частицы к ротовому аппарату [Шарова, 2002; Смольникова, 2009].

Инфузории — полиядерные простейшие. Количество ядер у них колеблется в очень широких пределах, у некоторых видов достигает сотни экземпляров. По крайней мере, одно ядро среди них отлично от всех остальных. Оно называется макронуклеусом и отвечает за процессы метаболизма в клетке, тогда как все остальные микронуклеусы. Ядра несут генетическую информацию и участвуют в ядерной реорганизации при обмене наследственной информацией с другими особями вида [Алекперов, 2005; Протисты, 2007; Шарова, 2002; Смольникова, 2009].

Для инфузорий характерны разнообразные способы бесполого размножения и единственный специфический способ полового размножения, называемый конъюгацией. Наиболее распространенным типом бесполого размножения служит простое поперечное деление. Поперечное деление сопровождается делением микро- и макронуклеуса. После деления хромосом внутри ядер начинается процесс деления инфузории. У многих инфузорий делению предшествует инцистирование и само деление происходит внутри цисты. Промежуток времени между двумя делениями бывает различен. При комнатной температуре инфузория туфелька делится 1–2 раза в сутки. У некоторых специализированных групп инфузорий наблюдаются своеобразные способы бесполого размножения. Например, у многих представителей класса *Suctoria*, лишенных во взрослом состоянии ресничек, существуют разные виды почкования: наружное, полувнутреннее и внутреннее. Половой процесс у инфузорий — конъюгация — представляет собой временное соединение двух инфузорий, которые обмениваются частями ядерного аппарата, после чего расходятся. Полного слияния особей не происходит, их нельзя приравнивать к гаметам других простейших [Алекперов, 2005; Протисты, 2007; Шарова, 2002; Смольникова, 2009]. Существует большое разнообразие инфузорий — свободноживущих и паразитических, комменсалов и хищников [Гельцер, Ибадов, Мордкович, 1980].

## 1.2. Численность и видовой состав инфузорий в различных типах почв

Для простейших почва представлена системой микроводоемов. Они живут в почвенных порах, заполненных гравитационной или капиллярной водой, и часть жизни могут находиться в адсорбированном состоянии на поверхности почвенных частиц, в тонких прослойках пленочной влаги. Интересен факт, что некоторые виды почвенных инфузорий освоили не только почву, но и растения. Например, инфузории *Colpoda cucellus* и *C. stein* встречаются как в верхних горизонтах почвы, так и на стволах деревьев, в пазухах листьев растений, в вогнутых шляпках грибов. Инфузории были найдены как на стадии активной фазы трофозоитов, так и на стадии цист — покоя. Достаточно небольшой капельки росы, чтобы произошел процесс эксцистирования, в росе достаточно питательных веществ, обеспечивающих размножение и рост инфузорий [Гиляров, 1965].

В своих исследованиях А.Л. Бродский (1937) изучал значение почвенных простейших для плодородия почвы и возможность направленного воздействия на почвенные биоценозы. Первым этапом являлось эколого-географическое и фаунистическое описание почвенных простейших. К началу тридцатых годов XX в. анализом почв с целью определения простейших, в том числе и инфузорий, занимались многие ученые. Исследован Северо-Американский материк с прилегающими к нему архипелагами, Центральная и Южная Америка, Англия, Швейцария, Сербия, Италия, Германия, Австрия, Индия, Япония, Египет, Алжир, Австралийский материк, Россия. Предполагается, что почвенные инфузории широко распространены и большинство из них являются космополитами – убиквистами. Например, общими для Северной Америки и Евразии являются только 16,7 %. Ряды почвенных убиквистов пополняются за счет воздушных и водных потоков. С большей долей вероятности к убиквистам можно отнести лишь три вида инфузорий: *Colpoda staini* Maupas, *Oxytricha pelleonella* Eherbrg и *Vortecella microstoma* Eherbrg. Каждая группа простейших, входящая в состав любого биоценоза, сформировалась в результате борьбы за существование. Это установлено как для водных, так и для почвенных систем [Бродский, 1937; Лепинис, Гельцер и др., 1973].



Гельцер Ю.Г. выделил инфузории *Colpoda taupasi Enriquez, 1908* из крайне аридных почв Заалтайской Гоби и описал у них процесс псевдокристаллизации. Это особая стадия в жизненном цикле свободноживущих простейших, обитающих в критических условиях, благодаря которой инфузории адаптируются к быстрой смене температуры и дефициту влаги в почве [Гельцер, 1989].

Различные виды инфузорий обнаружены в почвах Арктики и Антарктики. Доминирующими видами являются *Colpoda cucullus* и *Colpoda staini* [Jung, Baek, 2011]. Джордж Стоут открыл около 40 видов инфузорий в почвах Новой Зеландии, которые обитают в верхних горизонтах, богатых органическими веществами [Stout, 1963]. Широко распространенные почвенные инфузории *Chilodonella* и *Parafurgasonia* обнаружены в песчаных дюнах пустыни [Foissner et al., 2002, 2011]. Большое количество исследований морских инфузорий побережья Саудовской Аравии проведено Xinpeng, Saleh, Al-Farraaj, Feng, Fukang, Jae-No Jung, Kyung-Min Park, Gi-Sik Min (2014). Недавние публикации показали, что довольно широкое разнообразие инфузорий может существовать в сухих местах обитания [Xinpeng, Saleh, Al-Farraaj, Feng, Fukang, 2014].

В почвах пустыни Сахара А.Х. Эль-Кифл и Гхаббур И. Самир изучали протистофауну в песке и в песчаных почвах недавнего освоения, орошаемых в течение года водой из р. Нил. В чистом песке нашли пять видов инфузорий, глубина их проникновения достигала 10 м. В освоенных почвах обнаружены и другие простейшие, но доминировали инфузории, видовое разнообразие которых увеличилось до 25. Среди них были представители семейств: *Holophryidae*, *Oxytrichidae* (3 вида), *Amphileptidae*, *Tracheliidae*, *Loxodidae*, *Parameciidae*, *Pleuronematidae*, *Metopidae*, *Lagenphryidae* (по одному виду), *Euplotidae*, *Vorticellidae* (по 2 вида), *Colpodidae* (8 видов) [Никитина, 1997]. Выявлено 35 видов инфузорий в почвенных образцах Гималаев и Альп, из них 13 новых видов. В 2002 году W. Foissner и H. Berger исследовали видовой состав цилиофауны почв Европы и Японии и описали 19 новых видов [Foissner, 2002; 2011].

Исследования китайских ученых Chen Shao, Zhao Lv (2014) показали, что наиболее часто встречающийся род инфузорий *Oxytricha* характерен и для почвы, собранной с поверхности песчаного грунта мангрового леса в Хугуан и Сиань в Северо-Западном Китае. Исследователями выявлена морфологическая изменчивость,

характеризующаяся удлинённым телом и слегка сплюснутым передним концом. В своих наблюдениях авторы пришли к выводу, что изменения не связаны с засоленным местообитанием [Chen Shao, Zhao Lv, 2014].

Изучение разнообразия сообществ почвенных инфузорий в пробах почвы, отобранной на возвышенностях Колфьерито, регион Умбрия, Италия, осуществлялось с использованием протаргол-пропитки. По морфологии и морфогенезу исследуемые роды *Oxytrichidae* и *Strongylidium* отличаются от почвенных инфузорий в других регионах. Учеными Деши Барти (2014) и Сантош Кумар (2014) в исследуемых почвенных пробах определен род *Hemberger* (1985), состоящий только из двух видов, морфология которых существенно отличается от подобных видов в других регионах [Bharti, Kumar, 2014].

Достаточно подробно изучены виды почвенных инфузорий в образцах почвы из отступающих ледников в швейцарских Альпах. Возраст отобранных образцов почвы меньше 5 лет. Растительность трансектов располагалась дальше от края ледника: первые мхи и пионерные растения. Обнаружено 25 видов инфузорий на ледниках кантона Ури и 15 — на леднике кантона Вале. Большее количество видов инфузорий на леднике кантона Ури обусловлено наличием более высокого процента растительности (61,2 %), чем на леднике кантона Вале (29,5 %) [Lazzaro, Risse-Buhl, Brankatschk, 2015].

Исследования Л.И. Никитиной (1997) почвенных инфузорий Среднего Приамурья проводились на образцах следующих типов почв: горных буро-таежных, горно-лесных и лесных оподзоленных. Пробы почв отбирались в заповеднике Большехехцирском, земли которого считаются эталоном экосистем. Из полученных данных следует, что общими для всех типов почв являются инфузории *Colpoda cucullus*, *Colpoda maupasi*, *Colpoda steine*, *Colpodium colpoda*, *Uronema marinum*, *Vorticella microstoma* и *Aspidisca costata*. Данные виды в дальнейшем рассматривались как индикаторы заповедника. Показано, что наиболее многочисленным классом является *Kinetofrag minophora*, в него входит 31 вид инфузорий, относящихся к 14 семействам и 8 отрядам. Класс является самым представительным по числу отрядов, семейств и видов. Выявлено 11 видов из отряда *Haptorida*, 7 видов из рода *Colpoda*. Из остальных семейств встречалось по одному и два вида [Никитина, 1997].

По результатам исследований Джергинского заповедника, расположенного в северо-восточном Прибайкалье, на прилегающей территории выявлено 39 видов цилиат, относящихся к 3 классам. Отбор почвенных проб проводился на территории соснового леса Икатского хребта и в Амутской котловине. Почвенный покров составляют черноземы, малоразвитые щелочистые почвы. По глубине распространения почвенные инфузории различаются. В Амутской котловине почвенные инфузории наблюдаются на глубине 10 см, в сосновом лесу Икатского хребта — на глубине 5 см. На территории соснового леса Икатского хребта численность почвенных инфузорий меньше, чем в Амутской котловине. Преобладающий вид, присутствующий в каждой пробе, — *Colpoda cucullus* (Труды заповедника «Джергинский», 1995).

Изучением почвенных инфузорий на территории России занимался А.В. Шатилович. Исследования простейших проводились на приморских низменностях восточного сектора Арктики от реки Лены до низовьев Колымы. Отбирали образцы мерзлых почв в современной зоне северной тайги Колымской низменности. Почвенный покров представлен профилями перегнойно-торфянистой глеевой почвы [Шатилович, 2010]. Выявлено 12 видов инфузорий, среди которых преобладали *Colpoda stein*, *Colpoda inflata*, *Colpoda aspera*. Все виды образуют цисты покоя. Изученные инфузории состоят из адаптированных видов и характеризуются небольшим видовым разнообразием. Проведенные исследования позволяют сделать вывод, что почвенные инфузории выживают в условиях отрицательных температур, при недостатке воды и кислорода [Шатилович, Шмакова и др., 2010].

Наиболее полная характеристика биологии, видового состава и распространения инфузорий в различных типах почв на территории России и бывшего СССР представлена в монографии В.Ф. Николюка и Ю.Г. Гельцера «Почвенные простейшие СССР» (1972), в издании «Определитель Protozoa почв Европейской части СССР» [Лепинис, Гельцер, 1973]. Данные по видовому составу почвенных инфузорий продолжают дополняться с расширением почвенно-географических исследований.

### 1.3. Распространение инфузорий в почвах в зависимости от экологических факторов

Основными регулирующими факторами в распространении простейших являются физико-химические особенности почвы, увлажнение и температурные условия. Географическая среда влияет на микрофлору опосредованно, через почвенный покров, характерные черты которого определяют облик микробиоценоза почвы [Стриганова, 2002; Звягинцев, 2005].

Лепинис А.К., изучая почвенных простейших и инфузорий, сезонную динамику, глубину проникновения и другие экологические характеристики в почвах разных типов на территории Литвы, установил, что в почвенных образцах дикорастущих растений в начале лета число инфузорий одинаково как в прикорневой зоне, так и удаленной от корней. В конце лета и осенью проявляется аккумуляющее действие корневой системы и цилиат регистрировали только в ризосфере растений [Лепинис, 1963]. Исходя из многолетних исследований, автор доказывает, что инфузории являются самыми эвритопами организмами. Им установлено, что численность инфузорий и их видовое разнообразие обуславливаются комплексом условий: температурой, влажностью, аэрацией, растительностью [Лепинис, Гельцер, 1973].

В исследованиях Л.И. Никитиной также наблюдалась активность простейших в почве, связанная с влажностью, за счет которой обеспечивается передвижение инфузорий, потребление минеральных и органических веществ, эксцистирование, размножение и другие функции. Оптимальный процент влажности, необходимый для жизнедеятельности почвенных инфузорий, зависит от типа почвы, ее состава и характера. Так, в песчаных почвах инфузории более активны при влажности от 18 до 30 %, а в глинистых почвах — от 35 до 40 % [Никитина, 2011].

Исследования влияния токсических свойств биологических препаратов (антибиотиков, гербицидов и др.) на почвенных инфузорий показали, что токсины некоторых почвенных грибов и химические вещества, попадающие в почву, адсорбируются в ней и подавляют рост сельскохозяйственных растений. Наиболее устойчивыми к воздействию токсинов почвенного гриба *Penicillium cyclopium* оказались инфузории вида *Colpoda fastigata* [Гельцер, 1967]. Установлено, что жизнедеятельность почвенных инфузорий зависит от

температуры, влажности, механического состава почвы, органического вещества и других факторов. Наиболее пригодна для жизнедеятельности инфузорий влажная органическая лесная подстилка, содержащая более 20 тыс. клеток в 1 г почвы; в минеральных горизонтах численность инфузорий не превышает 200 клеток на 1 г почвы. Окультуривание почвы благоприятно отражается на увеличении количества этих простейших. Особенно интенсивно они размножаются в ризосфере растений [Гельцер, 1984, 1993; Vamforth, 1969; 2007]. Видовой состав инфузорий изучается в качестве индикатора степени влажности почвы. В почвах аридных регионов в период засухи и низких температур определялись 4 вида инфузорий: *Colpoda cucullus*, *C. Staini*, *Cyrtolophosis mucicola* и *Cyrtolophosis elongate* — эврихорные виды.

Для успешного заселения почвы организмы должны обладать толерантностью к изменению pH, простотой размножения и нетребовательностью к пище [Finley, 1963; John, 1970; Stout, 1970; Basset, 2003]. Таким образом, инфузории освоили почву повсеместно, они являются пионерами заселения различных безжизненных пространств [Гельцер, 1993; Мордкович, 1995].

#### **1.4. Биотопические особенности распространения почвенных простейших**

Естественное плодородие почв в значительной мере определяется скоростью круговорота веществ, в котором обязательным звеном является деятельность почвенных беспозвоночных. Всестороннее исследование функциональной значимости каждой группы почвенных животных необходимо для создания общей картины их деятельности в почвообразовательных процессах [Стриганова, 2002; Звягинцев, 2005].

Простейшие непосредственно учувствуют в почвообразовательном процессе: разлагают органические продукты, изменяют дисперсность почвы [Бродский, 1937]. Раковинные формы простейших обогащают оторфованные почвы минеральными компонентами: почвенные амебы разлагают органоминеральные комплексы фульвокислот. В результате их деятельности происходит накопление гидратов окисла железа и марганца в иллювиальном горизонте [Аристовская, 1958; Kishaba, Mitchelle, 2005; Белякова, 2010]. Простейшие активируют биологическую фиксацию азота,

аммонификацию, разложение целлюлозы [Dragesco, 1965; Curds, 1973; Bakker, 2000]. Почвенные инфузории используются для биологической диагностики и индикации почв. Сведения о количестве простейших могут служить косвенным показателем плотности бактериального населения и характеризовать интенсивность микробиологических процессов, протекающих в данной почвенной разности. Протистофауна является косвенным показателем содержания гумуса в почве и служит для определения величины пор между почвенными частицами [Бродский, 1937; Николюк, 1972; Гельцер, 1972].

Инфузории и жгутиконосцы в условиях нормально увлажненной почвы заселяют заполненные почвенным раствором капилляры, лакуны и межгранулярные структурные полости. Так, Краузе М. (2003), разработавший оригинальную технику микроскопического изучения полостей и скважин в почве в полевых условиях, писал, что некоторые почвы, характеризующиеся благоприятными водными, пищевыми и специальными условиями, содержат обильную фауну простейших. Любая почва может иметь значительное количество инфузорий во всех ее частях. Они обычно присутствуют в богатых органическим веществом песчаных почвах с широкими межгранулярными щелями [Rogerson, Berger, 1980; Krause, Dent, Bear, Gertler, 2003].

Необходимость исследования фауны педобионтов на территории Томского района обусловлена антропогенным изменением лесов [Бех, Данченко, 1999]. Предлагается использовать раковинных амёб и почвенных инфузорий в качестве индикаторов процессов трансформации почв [Бобров, 2005; Мазей, Цыганов, Бубнова, 2009; 2013]. Согласно исследованиям У.А. Булатовой на юге Томской области большое разнообразие раковинных амёб характерно для почв сосняков надпойменных террас нижней Томи [Булатова, 2004].

Окультуривание почвы вызывает увеличение общей численности простейших, более равномерное распределение *Protozoa* по профилю. В количественном отношении в дерново-подзолистой окультуренной почве преобладают жгутиконосцы (до 60 % от общего числа клеток простейших), но в ризосфере созревшей кукурузы более 75 % простейших представлены голыми амёбами. Сообщества почвенных инфузорий составляют менее 2 % протозойного населения пахотной почвы [Гиляров, 1982].

Анализ данных по биотопическому распределению простейших в прикорневой почве субтропических растений Ленкоранской при-

родной области показал, что частота встречаемости и численность различных видов простейших неоднородна: общее количество простейших в прикорневой зоне больше, чем в почве соседнего участка, лишенного корней. Вероятно, в области ризосферы создаются оптимальные условия для жизнедеятельности организмов [Гиляров, 1982].

Биотопическое распределение почвенных инфузорий в зависимости от вида растительности не исследовалось.

## **1.5. Адаптация простейших к хроническим факторам**

Среда обитания животных определяется комплексом воздействующих факторов и изменяется в результате жизнедеятельности биосистем. Большим количеством хронических факторов характеризуется антропогенная среда — изменение климата, газового состава атмосферы, электромагнитного и радиационного фона, трансформация природных экосистем и т.д. Изучение закономерностей развития адаптивных реакций при хронически действующих факторах позволяет оценивать и прогнозировать экологическую направленность антропогенных и природных воздействий на биосистемы [Карташев, 2014].

В основе комплекса реакций организма, имеющих защитный характер и обеспечивающих адаптацию к меняющимся условиям в ответ на воздействие различных неблагоприятных факторов, в том числе и токсических агентов, лежат общие фундаментальные механизмы адаптации. Одноклеточные инфузории характеризуются большой поверхностью соприкосновения с внешней средой и вступают в контакт с токсикантами, реагируя на химическое действие целым комплексом биологических, физиологических и биохимических изменений: хемотаксисом, реверсией ресничной активности, скоростью размножения [Карпухина, Гумаргалиева, 2013]. Проведенные Карпухиной О.В., Гумаргалиевой К.З. эксперименты по влиянию токсических веществ – индикторов оксидантного стресса и защитного действия антиоксидантных соединений на ресничные инфузории вида *Paramecium caudatum*, свидетельствуют о высокой чувствительности одноклеточных микроорганизмов к таким распространенным экотоксикантам, как соли кадмия и свинца, что позволяет использовать инфузории в биотестах для оценки токсично-

сти сред, содержащих тяжелые металлы. Антиоксидантная система организма многокомпонентна, способна предотвращать образование активных форм кислорода и разрушать как свободные радикалы, так и первичные и вторичные продукты реакций перекисного окисления липидов (ПОЛ). В исследованиях О.В. Карпухиной, К.З. Гумаргалиевой аскорбиновая кислота и структурно-модифицированный нейротропный препарат пирацетам оказались эффективными протекторами от возникших под воздействием солей тяжелых металлов и перекиси водорода процессов ПОЛ у одноклеточных организмов [Карпухина, Гумаргалиева, 2013].

По результатам исследований А.В. Приходько пришла к выводу, что углеводородные пленки и эмульсии нефтепродуктов оказывают различное влияние на инфузории: пленки обволакивают клетки, закупоривают выделительные поры сократительных вакуолей, в результате чего сократительные вакуоли увеличиваются в размерах до тех пор, пока оболочка клеток не разорвется. При воздействии эмульсии на инфузории происходит фагоцитирование нефтепродуктов, клетки замедляют движение, останавливаются и медленно разрушаются. Сообщества инфузорий, обитающие в сточных водах очистных сооружений, более устойчивы к воздействию нефтепродуктов, чем пресноводные виды, что обусловлено морфоэкологической эволюцией, происходящей под влиянием загрязняющих веществ, содержащихся в сточных водах. В результате у цилиат появляются новые морфоэкологические признаки, обеспечивающие внутривидовой полиморфизм. Устойчивость инфузорий к действию нефтепродуктов возрастает в следующем ряду: *Paramecium caudatum*, *Vorticella convallaria*, *Colpoda taupasi*. Выявленные признаки гибели у парамеций, кольпод, перитрих и продолжительность жизни цилиат позволяют говорить об индикаторной роли почвенных инфузорий в процессах загрязнения нефтепродуктами [Приходько, 2009].

Изучение хронического действия нефтяного загрязнения Н.М. Ковальчук, А.Г. Петухова проводили на дафниях (*Daphnia magna*) и инфузориях туфельках (*Paramecium caudatum*). В экспериментах с дафниями оценивали влияние хронического (2 месяца) действия водорастворимой фракции нефти (ВРФН) в полулетальной концентрации (1 % раствор ВРФН) и возрастающих концентрациях (от 0,5 до 3,5 %) токсиканта, растворенного в воде. Показано, что первичный контакт дафний с токсикантами в концентрации 3,5 %



приводит к гибели рачков. При постепенном повышении концентрации ВРФН дафнии смогли жить и размножаться в среде, концентрация токсиканта в которой превосходила полулетальную в 3,5 раза. При достижении 4 % ВРФН в среде системы физиологической адаптации, ответственные за нефтеустойчивость, не выдерживали нагрузки и организмы массово погибали. В отличие от дафний, у парамеций, наряду с физиологическими, большую роль играют генетические механизмы адаптации. С физиологической адаптацией, обуславливающей выживаемость инфузорий при возрастании концентрации нефти в грунте, отмечена элиминация части наиболее чувствительных особей. Выжившая часть популяции инфузорий адаптировалась к действию токсиканта в повышенной концентрации. Установлено наличие у парамеций длительного сохранения эффектов, как у особей, кратковременно контактировавших с тестируемым токсикантом, так и у их потомков. Эффекты от нефтяной обработки сохранялись у инфузорий в течение 40 поколений после воздействия и выражались в снижении жизнеспособности организмов и интенсивности проявления их поведенческих реакций. Длительное сохранение эффектов нефтяной обработки может свидетельствовать об изменениях в генетической информации парамеций, а следовательно, о генетической опасности нефтяного загрязнения для отдельных организмов, популяций и экосистем [Петухова, Ковальчук, 2002].

Щавелива А.Д. исследовала адаптивные возможности *Paramecium caudatum Ehrenberg* по отношению к фитонцидам *Allium sativum*. Обнаружено, что при адаптации инфузорий к фитонцидам наблюдается явление фазности. С увеличением концентрации фитонцидов до 3–5 % происходит снижение устойчивости простейших к данному агенту. Относительно высокая численность клеток цилиат удерживается в среде 0,5 % и 1 % растворов вытяжек чеснока. Следовательно, можно говорить об адаптивной модификации простейших. Популяции инфузорий в течение продолжительного времени репродукции (3,5 месяца) характеризуются высокой численностью клеток. Токсический эффект фитонцидов влияет на морфологические показатели цилиат. Установлено, что происходит уменьшение диаметра и повышение частоты пульсации сократительных вакуолей, увеличение размеров макронуклеуса, укрупнение клеток. Исследовались особенности взаимодействия цилиат *Paramecium caudatum Ehrenberg*, *Stentor polymorphus Miiller*,

*Spirostomum minus* Ehrenberg, *Coleps hirtus* Nitzsch с нефтью и дизельным топливом. Соотношение среды к нефти 1:20 является пороговым для простейших. Экспериментально установлено, что зимнее дизельное топливо токсичнее тюменской нефти. Нефтепродукт не вызывает активизацию процесса деления цилиат. Токсичность дизельного топлива увеличивается с уменьшением его концентрации — инверсия токсичности. Значительную чувствительность к нефти проявляет популяция инфузорий *Coleps hirtus*. Популяция *Paramecium* с. устойчива к нефтезагрязнениям. Низкие концентрации нефти в течение непродолжительного периода времени стимулируют развитие инфузорий, используемых в эксперименте, высокие — угнетают [Щавелива, 2004].

Анализ данных, полученных в лабораторных условиях А.Г. Карташевым, Т.В. Смолиной, позволил выделить 4 стадии адаптации сообщества раковинных амёб в зависимости от длительности влияния разных концентраций нефтяного поллютанта: первая стадия — стадия резистентности; вторая — стадия уменьшения численности и снижения видового разнообразия; третья — депрессивная стадия вымирания простейших; четвертая — восстановительная стадия. Устойчивость амёб и выживаемость существенно зависят от их морфологических особенностей [Карташев, Смолина, 2007].

В исследованиях А.Г. Карташева, М.В. Ковальской установлена статистически достоверная зависимость увеличения численности коловраток при неблагоприятных изменениях среды обитания. Повышенную численность беспозвоночных обеспечивает ускоренное развитие яиц. В качестве неблагоприятных факторов рассматривается недостаток кислорода и влияние нефтезагрязнений. Адаптивные реакции численности популяций коловраток носят волнообразный, затухающий во времени характер. Показано, что влияние нефти приводит к более выраженным колебаниям, сокращению периодов длительности высокой численности без существенных фазовых сдвигов. Установлено также, что нефть при недостатке кислорода оказывает более выраженное негативное влияние на все исследованные возрастные группы коловраток [Карташев, Ковальская, 2006].

К особенностям адаптации сообществ животных к хроническим факторам можно отнести усиление колебаний численности и десинхронизацию колебательных динамик внутри сообществ. Адаптация

сообществ начинается и заканчивается колебательными процессами численности при реализации новой структуры сообществ. В основе колебательных процессов лежит борьба за питание и различная степень устойчивости видов сообщества к воздействующим факторам [Карташев, 2014].

Таким образом, на основании анализа литературных данных можно отметить, что процесс формирования адаптивных признаков сообществ почвенных инфузорий к меняющимся условиям среды изучен недостаточно.

Почвенные инфузии являются неотъемлемым компонентом естественных и антропогенных биогеоценозов, участвуют в почвообразовательном процессе. В настоящее время практически отсутствуют данные о численности и видовой структуре почвенных инфузорий Западной Сибири и Томской области. Недостаточно исследовано биотопическое распределение почвенных инфузорий в зависимости от вида растительности.

Немного численны данные по сезонной динамике почвенных инфузорий в Западной Сибири. Практически не исследовано влияние нефтезагрязнения на почвенных инфузорий на территории Западной Сибири и Томской области.

## **1.6. Распространенность инфузорий в Западной Сибири**

В настоящей работе исследовался видовой состав и численность почвенных инфузорий на территории Красноярского края, Иркутской области и Томской области.

В почвах Красноярского края оценивался видовой состав, количество почвенных инфузорий и изменения сообществ по вертикальному профилю: дерново-подзолистой, мерзлотно-таежной, таежной торфяно-перегнойной, таежно-гумусовой почв, в песчаниках и суглинках. Пробы, отобранные в Иркутской области, представлены дерново-подзолистым типом грунта. Почвенный покров в местах отбора проб Томского района представлен серыми лесными и дерново-подзолистыми почвами. Образцы почвы отбирали в верхнем почвенном горизонте [Федорец, 2009]. В результате исследования выявлено 15 видов почвенных инфузорий, относящихся к подклассу *Ciliata* — ресничные инфузии, 5 отрядам и 8 семействам (таблица 1) [Алекперов, 2005; Шатилович, 2008; Lynn, 2008]. В почвах

Томского района обнаружено 12 видов инфузорий, что составляет 85 % от общего видового разнообразия цилиофауны. Малое количество видов наблюдается в пробах почв Красноярского края — 25 % от общего видового разнообразия цилиофауны. Наибольшее число видов почвенных инфузорий относится к роду *Colpoda Ehrenberg, 1838* (3 вида). Остальные представлены 1–2 видами почвенных инфузорий (см. таблицу 1) [Залялетдинова, Полякова, 2013; 2014; Залялетдинова, Антропова, 2014]. Большая часть обнаруженных видов — эврибионты, распространенные в широком диапазоне почв, в лесных, луговых и арктических биогеоценозах [Бродский, 1935; Гилларов, 1965; Гельцер, 1989; Smith, 1973, 1978; Hino, 1928].

Анализ фауны почвенных инфузорий показал, что один вид является общим для трех изученных районов Сибири. Вид *Colpoda cucullus O.F. Muller, 1786* широко распространен в различных типах почв, в том числе и в почвах Арктики и Антарктики (см. таблицу 1) [Jung, Baek, 2011].

Таблица 1. Видовой спектр и частота встречаемости почвенных инфузорий в почвах Сибири (%)

Видовой состав	Красноярский край		Томская область		Иркутская область	
	Н	V	Н	V	Н	V
<b>ТИП CILIOPHORA Doflein, 1901</b> <i>Подтип Postciliodesmatophora Gerasimova et Seravin, 1976</i> <b>КЛАСС CILIATA</b> <i>Подкласс Holotrica Stein, 1859</i> <i>Отряд Trichostomatida Butschli, 1889</i> <i>Семейство Chlamydodontidae Claus, 1884</i> <i>Под Chilodonella Strand, 1926</i>						
<i>Chilodonella uncinata Eherenb., 1838</i>			+++	50		
<i>Отряд Hymenostomatida Delage et Heroard, 1956</i> <i>Семейство Tetrahymedae Corliss, 1952</i>						
<i>Colpidium colpoda Stein, 1860</i>			+++	75		
<i>Семейство Colpodidae Khal, 1926</i> <i>Под Colpoda Ehrenberg, 1838</i>						
<i>Colpoda aspera Kahl, 1926</i>			+	25		

Продолжение таблицы 1

Видовой состав	Красноярский край		Томская область		Иркутская область	
	Н	V	Н	V	Н	V
<i>Colpoda cucullus</i> <i>O.F. Muller, 1786</i>	+	16,6	+++	95	+++	76
<i>Colpoda maupasi</i> <i>Enriquez, 1908</i>	++	33,3			+++	40
<b>Семейство Tetrahymedae Corliss, 1952</b> <b>Под Glaukoma Ehrenberg, 1830</b>						
<i>Glaukoma</i> <i>pyriformis</i> <i>Schew., 1889</i>			+++	50	+++	76
<b>Семейство Oxytrichidae Ehenberg, 1838</b> <b>Под Oxytricha Ehenberg, 1838</b>						
<i>Oxytricha</i> <i>pellionella Stein,</i> <i>1859</i>			+++	44,4		
<b>Под Gonostomum Sterki, 1878</b>						
<i>Gonostomum</i> <i>affine Stein, 1859</i>			++	50		
<b>Под Stalonychia Ehrenberg, 1838</b>						
<i>Stalonychia</i> <i>postulata</i> <i>Ehrenberg, 1838</i>			++	50		
<b>Под Uroleptus Stein, 1859</b>						
<i>Uroleptus</i> <i>musculus Stein,</i> <i>1964</i>			+	15	++	63
<b>Под Urostyla Ehrenberg, 1838</b>						
<i>Urostyla</i> <i>grandis</i> <i>Ehrenberg, 1838</i>			+	25		
<b>Отряд Gymnostomatida</b> <b>Семейство Holophridae Party, 1852</b> <b>Под Pordon Ehrenberg, 1838</b>						
<i>Prodon</i> <i>teres</i> <i>Ehernberg, 1838</i>			+	10	+++	70
<i>Spathidium</i> <i>Dujaradin, 1841</i>			+	5		

Видовой состав	Красноярский край		Томская область		Иркутская область	
	Н	V	Н	V	Н	V
<b>Отряд Heterotrichida, Семейство Spirostomidae S. Kent, 1881 Под Spirostomum Kent, 1881</b>						
<i>Spirostomum ambiguum</i> , 1882	+	10				
<b>Подкласс Peretrichida Stein, 1859 Отряд Sessilida Khal, 1859 Семейство Vorticellidae Ehrenberg, 1838</b>						
<i>Vorticella microstoma</i> <i>Ehernberg, 1838</i>	++	56				

*Примечание.* Виды, обилие которых составляет 30 % и более, относятся к группе доминантных (+++). Обычные виды (++) с обилием 29–15 %. Виды, численность которых не превышает 14 %, относятся к категории (+).

Н – наличие вида в почвах исследуемой окрестности.

V – частота встречаемости.

Рассматривая данные по частоте встречаемости инфузорий в почвах Томской области, необходимо выделить группы цилиат, имеющие высокий и низкий показатели присутствия в пробах. К группе с высокими значениями можно отнести *Chilodonella uncinata*, *Colpidium colpoda*, *Colpoda cucullus*, *Glaukoma pyriformis*, *Gonostomum affine* и *Stylonychia postulate*. Встречаемость инфузорий представленной категории колеблется от 50 до 95 %. Низкие значения присутствия отмечены у инфузорий следующих видов: *Spathidium Dujardin*, *Prodon teres*, *Uroleptus musculus*, *Colpoda aspera* Kahl и *Urstylya grandis* — от 5 до 25 %. Максимальное видовое разнообразие инфузорий в почвах Томской области объясняется тем, что почвенная подстилка состоит из хвойного опада и является благоприятным местом обитания для многих видов почвенных инфузорий [Хаусман, 2010]. Это подтверждается данными Л.И. Никитиной (1997) по исследованию почвенных инфузорий в хвойно-широколиственном и пихтово-еловом лесу заповедника Большехеццкого. Автор отмечает, что семейство *Colpodidae* характеризуется максимальным видовым разнообразием.

В почвах Красноярского края выявлены 4 вида инфузорий, что соответствует 25 % от всей выявленной цилиофауны [Залялетдинова, Карташев, 2014; Залялетдинова, Денисова, 2014]. Несмотря на небольшое видовое богатство, в исследуемой почве обнаружен один специфический вид — *Spirostomum ambiguum*, который обитает в основном в пресной, не загрязненной воде и не характерен для видов, обитающих в почве. Это подтверждает представление о широком спектре адаптации к меняющимся условиям внешней среды [Николюк, 1972; Гельцер, 1989].

Данные по фаунистическому сходству цилиат различных почв Красноярского края, Томского района и Иркутской области представлены в таблице 2. Сравнивая между собой сведения о видовом составе инфузорий в разных почвах Сибири, можно заметить, что сходство видового состава цилиофауны в почвах Иркутской области и Томского района находится в пределах 47 %. Это можно объяснить одинаковым типом исследуемого грунта. В почвах Томского района и Красноярского края коэффициент видового сходства почвенных инфузорий составляет 16,7 %, что объясняется разными типами почв, строением рельефа и влиянием различных абиотических факторов.

Таблица 2. Коэффициенты видового сходства по Серенсену

Биотопы	В почвах Красноярского края	В почвах Томского р-на	В почвах Иркутской обл.
В почвах Красноярского края		16,7	44,4
В почвах Томского р-на	16,7		47,05
В почвах Иркутской обл.	44,4	47,05	

Проведенные исследования позволили впервые описать видовой состав почвенных инфузорий в почвах Западной Сибири. Несмотря на разнообразие почвенных инфузорий, в исследуемых биотопах наблюдаются в основном эврибионтные виды. Установлено, что наибольшее видовое разнообразие почвенных инфузорий имеется в почвах Томского района, минимальное — в почвах Красноярского края.

## **2. Значение сезонных и биотопических факторов для жизнедеятельности почвенных инфузорий**

### **2.1. Сезонная динамика численности сообществ инфузорий в светло-серых лесных почвах Томского района**

Исследования проводились в Томском районе Томской области — в подтаежной зоне Западной Сибири. Образцы почвы для исследования численности и видового состава почвенных инфузорий отбирались в светло-серых лесных почвах. Пробы брали по вертикальному профилю: А0 (0–5 см), А1 (5–15 см) и А1А2 (15–25 см) [Марзеева, 2009]. Для выделения инфузорий из почвенных образцов использовали метод культур почвенных инфузорий на искусственной питательной среде. В качестве питательной среды использовался сенной отвар. Коническую колбу объемом 250 мл наполняли питательной средой (100 мл) и вносили 5–10 г почвы, очищенной от корней и песка, тщательно растертой в чашке Петри с небольшим количеством жидкости до пастообразного состояния. Суспензию в колбе взбалтывали в течение нескольких минут, а затем ставили на несколько дней в термостат при температуре 24–25 °С или оставляли при комнатной температуре в летнее время. Через 3–4 дня проводили микроскопирование [Николюк, 1972; Никитина, 2011].

Численность крупных видов цилиат, размеры которых достигали 70 мкм и более, определяли под микроскопом визуально в объеме 1 мл. На предметное стекло стерильной пипеткой наносили каплю жидкости с культурой инфузорий, добавляли одно из иммобилизационных средств и производили подсчет клеток. Количественное определение клеток выполняли в трех повторностях. Численность видов инфузорий, размер которых составлял менее 70 мкм, подсчитывали под микроскопом в счетной камере Горяева. При малом увеличении (10×8) подсчитывали число клеток цилиат в квадратах по диагонали через всю камеру. Пересчет выполняли по формуле  $U = n \cdot 40000/80$ , где  $U$  — количество клеток инфузорий в 1 мл;  $n$  — количество клеток, подсчитанное в 80 маленьких квадратах и 5 больших квадратах [Никитина, 2011]. Видовой состав инфузорий исследовали с использованием определителей [Николюк, 1972;



Дружинина, 2002; Алекперов, 2005; Протисты 2007; Хаусман, 2010; Levine, Corliss, 1980; Kubo, 1971]. Подсчет и анализ беспозвоночных организмов проводился с использованием светового микроскопа «Биомед 3» и цифрового микроскопа Motic DM-BA300 с увеличением в 100 раз [Николюк, 1963; Никитина, 2011].

Верхние горизонты серых лесных почв обеднены илистыми частицами и полуторными окислами, обогащены кремнекислотой. Содержание гумуса в светло-серых почвах изменяется в пределах 1,5–3,0 %. В гумусе верхних горизонтов присутствуют фульвокислоты, в нижних горизонтах преобладают гуминовые кислоты [Таргульян, Величко, 1985]. Светло-серые лесные почвы характеризуются кислой реакцией в верхних горизонтах, степень насыщенности основаниями составляет 70–85 %. Емкость поглощения светло-серых почв — 14–18 мг/экв на 100 г почвы, в иллювиальном горизонте емкость поглощения возрастает. Гидролитическая кислотность таких почв — 5–7 мг/экв на 100 г почвы [Таргульян, Величко, 1985]. Растительность исследуемого района расположена в пределах лесостепной зоны, примыкающей к подзоне лиственных лесов, и характеризуется присутствием и лесных, и степных растительных сообществ. Древесный ярус образован преимущественно березой пушистой (*Betula pubescens L.*), елью обыкновенной (*Picea abies L.*). Кустарничковый ярус занимает 30 % проективного покрытия, доминирует земляника лесная (*Fragaria vesca L.*), в травяном ярусе преобладают крапива двудомная (*Urtica dioica L.*), ромашка обычная (*Matricaria matricarioides L.*).

В результате исследований с мая по сентябрь 2014–2015 гг. обнаружено 12 видов почвенных инфузорий, относящихся к 10 семействам [Алекперов, 2005; Шатилович, 2008; Lynn, 2008]. Анализ видового спектра сообществ почвенных инфузорий выявил 4 вида: *Chilodonella cucullus O.F. Muller, 1786*; *Colpidium colpoda Ehenberg, 1831*; *Colpoda taupasi Ehenberg, 1908*; *Glaucoma pyriformis Corliss, 1971*, которые присутствовали во всех пробах горизонта А0 с мая по сентябрь. Встречаемость других видов почвенных инфузорий зависела от сезона и типа почв. В светло-серых лесных почвах наиболее распространены инфузории *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Glaucoma pyriformis* (таблица 3).



Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб									
	24.VII	01.VIII	07.VIII	14.VIII	29.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX	
<i>Chilodonella cucullus</i>	20±3	18±2	10±1	15±0,4	10±0,7	2±0,2	8±0,9	2±0,1	1±0,07	
<i>Colpoda maupasii</i>	14±2	16±2	17±2	8±0,9	5±0,2	4±0,4	16±0,2			
<i>Colpidium colpoda</i>	12±0,5	17±0,3	19±1	11±0,4	14±2					
<i>Didinium balbianii</i>					4±0,14	9±0,7				
<i>Glaucoma pyriformis</i>	13±0,13	18±0,4	19±0,9	13±0,1	11±0,8					
<i>Holophrya simplex</i>	10±1	10±1	11±0,7	8±0,6	3±0,05					
<i>Litontus varsaviensis</i>	15±0,3			4±0,5	3±0,1					
<i>Loxodes rosrum</i>	4±0,2									

Примечание.  $X \pm Mt$  — среднеарифметическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Анализ среднестатистических показателей численности инфузорий различных видов, представленных в таблице 3, позволил описать сезонные изменения. Для верхних горизонтов А0 характерен невысокий уровень численности инфузорий в весенний период первых трех недель, в среднем от  $1 \pm 0,08$  до  $12 \pm 0,3$  тыс.экз./г. Начиная с четвертой недели наблюдается увеличение численности инфузорий  $\sim 13,5 \pm 0,69$  тыс.экз./г, достигающей максимума  $\sim 16,5 \pm 0,7$  тыс.экз./г к четырнадцатой неделе — начало августа. В августе происходит снижение численности инфузорий с минимальными значениями в конце сентября  $1 \pm 0,07$  тыс.экз./г. Выявленная зависимость сезонной динамики численности инфузорий в почвенном горизонте А0 коррелирует с сезонной динамикой температурных значений и определяется среднемесячными температурными значениями. Аналогичные зависимости наблюдались в исследованиях Т.В. Денисовой с соавт. (2015) в сезонной динамике численности раковинных амёб в светло-серых лесных почвах, их максимальное количество отмечалось в весеннем периоде в верхнем почвенном горизонте А0. С 30 апреля по 26 сентября 2015 г. в верхнем почвенном горизонте доминировали виды: *Glaucoma pyriformis* — 28 %, *Colpoda taupasi* — 27 % и *Chilodonella cucullus* — 23 %. Равномерное увеличение численности данных видов инфузорий происходит в весенне-летний период с последующим снижением численности в осеннем месяце. Для вида *Glaucoma pyriformis* максимальное значение численности наблюдается в конце июня и сохраняется практически до середины августа (с  $17 \pm 0,6$  до  $19 \pm 0,9$  тыс.экз./г). Начиная с середины августа численность инфузорий *Glaucoma pyriformis* снижается до  $11 \pm 0,8$  тыс.экз./г в конце августа. В осеннем периоде наблюдения в верхнем почвенном горизонте А0 данный вид не обнаружен.

Для видов *Colpoda taupasi* и *Chilodonella cucullus* характерны изменения численности в летнем периоде с максимальными значениями в середине лета ( $18 \pm 1$  тыс. экз./г и  $8 \pm 0,2$  тыс. экз./г) и минимальными — в сентябре ( $4 \pm 0,4$  тыс. экз./г и  $1 \pm 0,07$  тыс. экз./г). К группе субдоминантов следует отнести инфузории *Colpidium colpoda* (10 %); *Enchelys gasterosteus* (5 %); *Litontus varsaviensis* (4 %); *Loxodesrosrum* (4 %). Численность вида *Colpidium colpoda* достигает максимума в середине июня ( $19 \pm 0,1$  тыс. экз./г.).

Проведенные исследования показали, что численность сообществ почвенных раковинных амёб в разнотипных лесных биоценозах изменяется в течение сезона. Численность организмов увеличи-

вается в период с мая по август и уменьшается к октябрю [Залялетдинова, 2014].

К группе субрецидентов относится вид инфузорий *Didinium balbianii* (3 %). Численность вида находится на низком уровне в весеннем периоде ( $\sim 3 \pm 0,2$  тыс. экз./г) и в осеннем периоде ( $\sim 6,5 \pm 0,42$  тыс. экз./г) и не выдерживает конкуренции (таблица 4). Необходимо отметить редко встречающийся эпизодический вид *Pardon teres* (0,8 %). Встречаемость эпизодических видов указывает на динамические процессы в сообществе почвенных инфузорий. Появление новых видов в летний и осенний периоды, вероятно, связано с увеличением гумуса в почве и ростом бактериальной фауны [Звягинцев, Шаповалов, 2004].

Анализ данных, представленных в таблице 4, позволяет заметить снижение численности и видового разнообразия почвенных инфузорий с глубиной почвенного профиля. Аналогичное уменьшение количества видов отметила Г.А. Корганова (1987), изучая пространственное распределение раковинных амеб. Максимум численности и видового разнообразия раковинных амеб характерен для верхних почвенных горизонтов. По уровню доминирования инфузорий в исследуемом почвенном горизонте можно выделить группы доминантов и субдоминантов.

К доминирующим видам относятся *Glaucoma pyriformis* (38 %) и *Chilodonella cucullus* (46 %). Динамика численности вида *Chilodonella cucullus* имеет колебательный характер (в среднем  $7,5 \pm 0,3$  тыс. экз./г в весеннем периоде;  $\sim 6,5 \pm 0,4$  тыс. экз./г в летнем периоде и  $\sim 4,5 \pm 0,2$  тыс. экз./г осенью) в почвенном горизонте А1 (5–15 см). В качестве устойчивого, постоянно присутствующего субдоминанта можно назвать вид *Colpoda taupasi* (11 %), сезонная динамика которого хорошо коррелирует с влажностью почвы (таблица 5). Как эпизодические виды в весеннем периоде встречаются *Didinium balbianii* (4 %) и *Spathidium proculus* (0,5 %), численность которых составляет  $3 \pm 0,2$  тыс. экз./г и  $1 \pm 0,2$  тыс. экз./г соответственно.

Анализ данных, представленных в таблице 5, позволяет заметить, что формирование сообщества инфузорий почвенного горизонта А1А2 (15–25 см) связано с формированием доминирующего комплекса из трех видов почвенных инфузорий: *Chilodonella cucullus* (43 %), *Colpoda taupasi* (35 %) и *Glaucoma pyriformis* (28 %).

Таблица 4. Среднеарифметические значения численности сообществ инфузорий в светло-серых лесных почвах г. Томска в период с мая по сентябрь 2014 г. в почвенном горизонте А1 (5–15 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб																						
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	06.VI	12.VI	20.VI	27.VI	03.VII	10.VII	19.VII	24.VII	01.VIII	07.VIII	14.VIII	29.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX		
<i>Chilodonella cucullus</i>	4±0,4	4±0,1	11±0,1		11±0,6	6±2	6±0,5	4±0,3	5±0,2	4±0,3	2±0,1	4±0,2						3±0,4	7±0,1	4±0,1	4±0,2		
<i>Colpoda maupasii</i>	3±0,3	4±0,1																					
<i>Didinium balbianii</i>	3±0,2																						
<i>Glaucoma pyriformis</i>	5±0,4	9±0,1		1±0,2																			
<i>Spathidium proculus</i>	1±0,2																						
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб																						
<i>Chilodonella cucullus</i>	5±0,2	6±0,1	9±0,3	13±0,3	14±0,8	3±0,4	7±0,1	4±0,1	4±0,2	4±0,1								3±0,4	7±0,1	4±0,1	4±0,2		
<i>Colpoda maupasii</i>																					13±0,2	5±0,1	
<i>Colpidium colpoda</i>					15±0,8	5±0,3																	
<i>Glaucoma pyriformis</i>			4±0,1	11±0,5	11±0,6	9±0,1	11±0,2	5±0,1	4±0,1														

Примечание. X±Mt — среднеарифметическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Таблица 5. Среднестатистические значения численности сообществ инфузорий в светло-серых лесных почвах в период с мая по сентябрь 2014 г. в почвенном горизонте А1А2 (15–25 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	06.VI	12.VI	20.VI	27.VI	03.VII	10.VII	19.VII	
<i>Chilodonella cucullus</i>	5±0,2	6±0,1	1±0,1			3±0,5	4±0,2						
<i>Glaucoma pyriformis</i>		7±0,3											
<i>Litontus varsaviensis</i>	3±0,1												
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
Виды инфузорий	24.VII	01.VIII	07.VIII	14.VIII	29.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX				
<i>Chilodonella cucullus</i>		3±0,4		1±0,2	7±0,4	7±0,1	13±1	4±0,1	3±0,3				
<i>Colpoda maupasii</i>						13±0,1	15±0,5		1±0,1				
<i>Colpoda steine</i>						1±0,1	1±0,1						
<i>Glaucoma pyriformis</i>						10±1	6±1	4±0,1					

Примечание. X±Mt — среднеарифметическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Виды инфузорий обнаружены с весеннего периода наблюдений до середины июня и с конца августа до конца осеннего периода. Максимум численности вида *Chilodonella cucullus* ( $13 \pm 1$  тыс. экз./г.) коррелирует с температурой (таблица 6). С понижением температуры окружающей среды и увеличением влажности (таблица 7) вид смещается в более глубокие почвенные горизонты. Максимальная численность видов *Colpoda taupasi* и *Glaucoma pyriformis* в почвенном горизонте A1A2 составляет  $15 \pm 0,5$  тыс. экз./г. и  $10 \pm 1$  тыс. экз./г. соответственно и приходится на осенний период наблюдений. Вид *Colpoda steine* (1 %) является эпизодическим, его присутствие характерно в течение 2 недель осеннего периода.

Доминантные виды инфузорий формируют группу с положительными, статистически достоверными значениями коэффициентов корреляции сезонных динамик численности (см. таблицу 6). Для эпизодически встречающихся видов характерны достоверные значения корреляции между двумя видами и отсутствие групповых зависимостей сезонных динамик численности. Эпизодические виды инфузорий встречаются в весенний и осенний периоды.

Анализ данных, представленных в таблице 7, позволяет считать, что минимальные значения влажности характерны для июля и августа, максимальные значения температур — для июня и июля. Концентрация гумуса и рН увеличивается в осенний период.

На основе анализа показателей численности почвенных инфузорий, представленных в таблице 8, выявлены доминирующие виды. По численности в течение периода с 30 апреля по 26 сентября 2015 г. в верхнем почвенном горизонте доминируют виды *Chilodonella cucullus* (27 %), *Colpidium colpoda* (23 %), *Colpoda taupasi* (28 %) и *Glaucoma pyriformis* (16 %). Происходит постепенное увеличение численности почвенных инфузорий *Chilodonella cucullus*, *Colpidium colpoda* и *Colpoda taupasi* в весенне-летний период наблюдений с последующим снижением осенью. Для вида *Colpidium colpoda* максимальное значение численности составляет  $18 \pm 2,8$  тыс. экз./г в начале июня с постепенным снижением до  $5 \pm 0,4$  тыс. экз./г в начале сентября. Для вида *Chilodonella cucullus* характерно изменение численности в летнем периоде с максимальным значением в середине лета  $18 \pm 3$  тыс. экз./г и минимальным — в конце сентября ( $2 \pm 0,3$  тыс. экз./г).



Таблица 6. Коэффициенты корреляции сезонной динамики численности видов почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах в 2014 г.

Виды инфузорий	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1		0,8	0,8	0,8	0,7	0,4	-0,3	-0,4	0,5	0,5
2	0,8		0,6	0,8	0,6	0,3	-0,3	-0,3	0,3	0,4
3	0,8	0,6		0,7	0,6	0,5	-0,02	-0,4	0,5	0,4
4	0,8	0,8	0,7		0,5	0,3	-0,2	-0,1	0,4	0,5
5	0,7	0,6	0,6	0,4		0,5	-0,2	-0,2	0,4	0,5
6	0,4	0,2	0,5	0,3	0,5		0,09	-0,2	0,9	0,7
7	-0,3	-0,3	-0,02	-0,2	-0,2	0,09		0,2	-0,2	-0,2
8	-0,4	-0,3	-0,4	-0,1	-0,2	-0,2	0,2		-0,2	-0,2
9	0,5	0,3	0,5	0,4	0,5	0,9	-0,2	-0,2		0,8
10	0,5	0,4	0,4	0,5	0,5	0,7	-0,2	-0,2	0,8	

Примечание. 1 – *Chilodonella cucullus*; 2 – *Colpoda maupasii*; 3 – *Colpidium colpoda*; 4 – *Glaucoma pyriformis*; 5 – *Litontus varsaviensis*; 6 – *Colpoda steine*; 7 – *Didinium balbianii*; 8 – *Enchelys gasterosteus*; 9 – *Holophrya simplex*; 10 – *Loxodes rosrum*. Значение коэффициентов корреляции более 0,5 соответствует уровню значимости  $P < 0,05$ .

Таблица 7. Физико-химические свойства исследуемой почвы

Параметр	2015 год											
	05	06	07	08	09	10	05	06	07	08	09	10
Влажность, %	21,1± 3,31	22,1± 2,56	7,74± 1,21	16,8± 3,98	20,4± 2,12	23,3± 2,18	10,5± 1,98	14,3± 1,65	7,8± 1,58	8,6± 1,16	18,2± 3,23	21,8± 2,11
Гумус, %	1,95	2,07	1,71	2,06	2,15	2,16	1,72	1,85	1,97	2,02	2,08	2,12
pH	5,65± 0,03	5,77± 0,06	6,33± 0,05	6,51± 0,01	6,65± 0,03	6,64± 0,02	5,71± 0,04	6,01± 0,05	5,74± 0,04	5,95± 0,05	6,14± 0,03	6,21± 0,03
Темпера- тура (средняя), °С	+11,2± 1,7	+21,5± 3,4	+27,7± 2,2	+17,2± 2,9	+7,5± 1,5	3,6± 1,2	+15,2± 1,9	+22,3± 2,4	+22,6± 2,3	+19,7± 1,9	+10,1± 1,55	4,8± 1,6
Гранулометрический состав почв (содержание частиц < 0,01 мм, % от массы)												
Типы и структуры агрегатов	22 – легкий сугли- нок, комко- ватый	24 – легкий сугли- нок, комко- ватый	27 – легкий сугли- нок, зерни- стый	25 – легкий сугли- нок, зерни- стый	27 – легкий сугли- нок, комко- ватый	20 – легкий сугли- нок, комко- ватый	48 – тя- желый сугли- нок, орехо- ватый	44 – тя- желый сугли- нок, орехо- ватый	44 – тя- желый сугли- нок, зерни- стый	41 – тя- желый сугли- нок, зерни- стый	43 – тя- желый сугли- нок, зерни- стый	45 – тя- желый сугли- нок, орехо- ватый

Примечание. X±Mt – среднестатистическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Таблица 8. Среднеарифметические значения численности видов сообществ инфузорий в светло-серых лесных почвах г. Томска в период с мая по сентябрь 2015 г. в почвенном горизонте А0 (0–5 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб											
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	05.I	14.VI	02.VII	16.VII	26.VII	01.VIII	07.VIII
<i>Chilodonella cucullus</i>	4±0,3	4±0,3	5±0,4	4±0,3	9±0,3	14±1,3	15±1,3	14±1,5	18±3	17±2	17±2,1	12±0,9
<i>Colpoda maupasi</i>	4±0,5	4±0,4	6±0,7	5±0,4	12±1,1	15±2,9	13±0,9	16±1,6	15±2	15±1,1	16±2	16±1,2
<i>Colpidium colpoda</i>					12±1,3	18±2,8	18±1	16±1	14±1,2	15±1,3	13±1,9	12±1
<i>Didinium balbianii</i>	2±0,5	3±0,2										
<i>Glaucoma pyriformis</i>	5±0,5	8±0,2	8±0,5	6±0,5	14±0,6	15±2	14±1,6	4±0,4	1±3	4±0,9	5±0,1	5±0,02
<i>Litontus varsaviensis</i>				2±0,2	3±0,1	3±0,6	4±0,5	2±0,2	15±3	2±0,08	2±0,06	1±0,1
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб											
	14.VIII	22.VIII	30.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX					
<i>Chilodonella cucullus</i>	12±1,3	11±2	10±1,9	8±3	3±0,03	2±0,2	2±0,3					
<i>Colpoda maupasi</i>	13±2	14±0,3	10±1	11±1,6	7±1							
<i>Colpidium colpoda</i>	12±0,6	10±2	6±0,8	5±0,4								
<i>Glaucoma pyriformis</i>	5±0,02	4±0,9	3±0,6									
<i>Litontus varsaviensis</i>	1±0,6											

Примечание.  $X \pm Mt$  – среднеарифметическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Интенсивное повышение численности с конца мая ( $6 \pm 0,5$  тыс. экз./г) до середины июля ( $4 \pm 0,4$  тыс. экз./г) наблюдается у вида *Glaucota pyriformis*. В летние месяцы численность вида колеблется в пределах  $4,3 \pm 0,5$  тыс. экз./г.

К группе субдоминантов относится вид *Litontus varsaviensis* (6 %), к группе субрецидентов — вид *Didinium balbianii* (1 %). Наличие вида *Litontus varsaviensis* наблюдается в период с конца мая до конца августа, максимум численности приходится на конец июля —  $15 \pm 3$  тыс. экз./г., что, возможно, связано с повышением температуры, необходимой для жизнедеятельности вида [Lynn, 2000]. Следует отметить, что для каждого сезона характерны определенные сообщества видов инфузорий [Алекперов, Мамедов, 2014]. С наступлением весны, с повышением температуры окружающей среды и увеличением влажности почвы за счет таяния снега и осадков, видовое разнообразие инфузорий увеличивается. В последующие сезоны некоторые виды представлены единично и эпизодично. Аналогичные результаты сезонной динамики почвенных инфузорий получены в Ялмун-Салминском национальном парке [Алекперов, Мамедов, 2014].

Анализ данных, представленных в таблице 9, позволяет выделить следующие группы почвенных инфузорий: доминанты, субдоминанты и субрециденты.

В течение исследуемого периода в почвенном горизонте А1 (5–15 см) наблюдаются два доминирующих вида — *Glaucota pyriformis* (51 %) и *Chilodonella cucullus* (34 %). Максимум численности видов почвенных инфузорий приходится на весенний и осенний периоды. Весной численность вида *Glaucota pyriformis* составляет  $13 \pm 2$  тыс. экз./г, осенью —  $10 \pm 1$  тыс. экз./г, численность вида *Chilodonella cucullus* весной составляет  $4 \pm 0,65$  тыс. экз./г, осенью —  $5 \pm 0,9$  тыс. экз./г. Минимальная численность в летнем периоде у видов *Glaucota pyriformis* ( $\sim 1 \pm 0,1$  тыс. экз./г) и *Chilodonella cucullus* ( $\sim 1 \pm 0,03$  тыс. экз./г), что, возможно, связано с более оптимальным температурным режимом в верхних почвенных слоях. Это подтверждается данными исследования И.Х. Алекперова и В.Ф. Мамедова (2014). Анализ данных по вертикальному распределению почвенных инфузорий показал, что с повышением температуры окружающей среды и прогревом почвы начинается активная миграция большинства представителей почвенной цилиофауны в верхние слои почвы.

Таблица 9. Среднеарифметические значения численности видов сообществ инфузорий в светло-серых лесных почвах в период с мая по сентябрь 2015 г. в почвенном горизонте А1 (5–15 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	05.VI	14.VI	02.VII	16.VII	26.VII	01.VIII	07.VIII	
<i>Chilodonella cucullus</i>	4±1	4±0,3	3±0,05		3±0,9	3±1	2±0,9	4±0,5	4±0,6	2±0,3	2±0,02	1±0,03	
<i>Colpoda maupasii</i>	3±0,9	4±0,4											
<i>Colpidium colpoda</i>				4±0,4		4±0,6							
<i>Didinium balbianii</i>	2±0,4												
<i>Glaucoma pyriformis</i>	1±0,03	8±1,6		7±1,2	13±2	4±1,3	3±1	3±0,4	2±0,6	2±0,4	1±0,1	1±0,02	
<i>Spathidium proculus</i>	0,6±0,001												
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	14.VIII	22.VIII	30.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX						
<i>Chilodonella cucullus</i>	2±0,02	3±0,3	4±0,06	5±0,9	3±0,03	3±0,5	2±0,4						
<i>Colpidium colpoda</i>				6±0,9									
<i>Glaucoma pyriformis</i>	1±0,02	2±0,1	3±0,5		10±1	7±1,4	4±0,3						

Примечание. X±Mt – среднеарифметическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

К субдоминантам исследуемого почвенного горизонта относятся виды инфузорий *Colpidium colpoda* (9 %) и *Colpoda taupasi* (6 %). Встречаемость данных видов является эпизодической, численность не превышает в среднем  $4,66 \pm 0,63$  тыс. экз./г. В верхнем почвенном слое рассматриваемые виды составляют доминирующий комплекс сообщества почвенных инфузорий. Вид *Didinium balbianii* (1 %) является в верхнем почвенном горизонте A0 субрецендентом, его численность в почвенном горизонте A1 составляет  $2 \pm 0,4$  тыс. экз./г., что можно объяснить оптимальным температурным режимом [Lynn, 2000]. Вид *Spathidium proculus* (0,4 %) является единично встречающимся только в весеннем периоде.

Из анализа данных, представленных в таблице 10, видно, что формирование цилиосообщества почвенного горизонта A1A2 (15–25 см) обусловлено формированием доминирующего комплекса из двух видов почвенных инфузорий — *Chilodonella cucullus* (26 %) и *Glaucota pyriformis* (21 %). Виды присутствуют с начала весеннего периода наблюдений до середины июня и с конца августа до конца осеннего периода наблюдений. Максимум численности вида *Chilodonella cucullus* ( $17 \pm 3,1$  тыс. экз./г) приходится на конец сентября. Аналогичная численность ( $18 \pm 3$  тыс. экз./г) вида наблюдалась в весенне-летнем периоде в верхнем почвенном горизонте A0 (таблица 11). Вероятно, исследуемый вид с понижением температурного режима окружающей среды и увеличением влажности смещается в более глубокие почвенные горизонты [Lynn, 2000]. Максимальная численность вида *Glaucota pyriformis* составляет  $11 \pm 1,5$  тыс. экз./г., превышает численность двух рассматриваемых почвенных горизонтов, что подтверждается аналогичными исследованиями И.Х. Алекперова и В.Ф. Мамедова (2014).

Сравнительный анализ сезонной численности почвенных инфузорий (рисунок 1) позволяет отметить снижение количества особей в зависимости от глубины формирования сообществ простейших.

Установлено, что видовое разнообразие и выравненность распределений почвенных инфузорий в течение весенне-летнего сезона изменяется незначительно (рисунок 2). В период с мая по август происходит постепенное увеличение численности и видового разнообразия инфузорий. С сентября наблюдается снижение численности почвенных инфузорий.

Таблица 10. Среднестатистические значения численности видов сообществ инфузорий в светло-серых лесных почвах г. Томска в период с мая по сентябрь 2015 г. в почвенном горизонте А1А2 (15–25 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб											
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	05.VI	14.VI	02.VII	16.VII	26.VII	01.VIII	07.VIII
<i>Chilodonella cucullus</i>	5±0,6	6±2	2±0,1	4±0,2	2±0,1	3±0,9	2±0,9					
<i>Colpoda maupasii</i>							0,7±0,01					
<i>Didinium balbianii</i>	2±0,4											
<i>Glaucoma pyriformis</i>	1±0,03	8±3		5±1,6		3±0,8	2±1					
<i>Litontus varsaviensis</i>	2±0,3											
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб											
	14.VIII	22.VIII	30.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX					
<i>Chilodonella cucullus</i>		1±0,03	2±0,2	6±0,9	16±3,2	16±2	17±3,1					
<i>Colpoda maupasii</i>				7±2	8±2,3							
<i>Colpidium colpoda</i>				6±1								
<i>Glaucoma pyriformis</i>		1±0,01	3±0,2		10±1	11±1,5	13±2					

Примечание. X±Mt – среднеарифметическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Таблица 11. Коэффициенты корреляции сезонных динамик численности видов почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах (2015 г.)

Виды инфузорий	1	2	3	4	5	6
1		0,8	0,7	-0,08	0,4	-1
2	0,8		0,6	0,01	0,07	1
3	0,7	0,6		0,4	0,4	-0,02
4	-0,08	0,01	0,4		-0,1	1
5	0,4	0,07	0,4	-0,1		-0,2
6	-1	1	-0,02	1	-0,2	

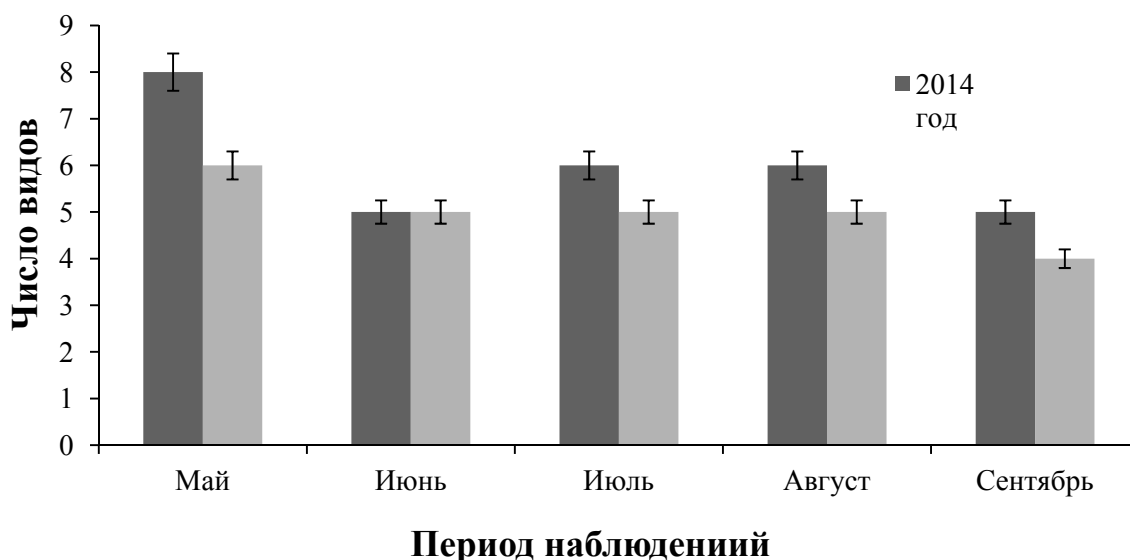
Примечание. 1 – *Chilodonella cucullus*; 2 – *Colpoda maupasii*; 3 – *Colpidium colpoda*; 4 – *Glaucoma pyriformis*; 5 – *Litontus varsaviensis*; 6 – *Didinium balbianii*. Значение коэффициентов корреляции более 0,5 соответствует уровню значимости  $P < 0,05$ .



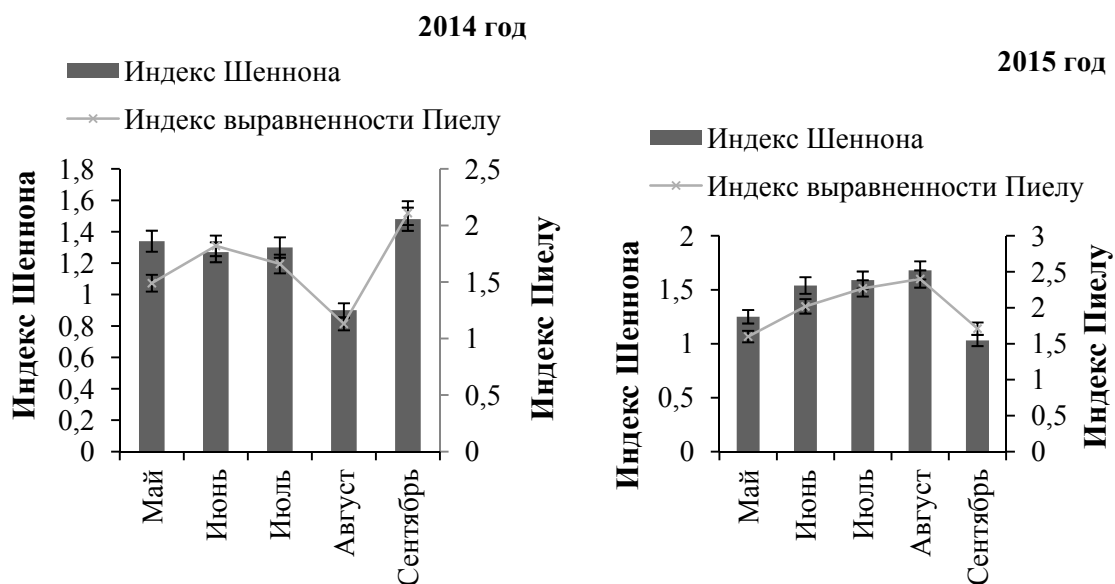
Рисунок 1. Сезонная динамика общей численности почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах Томской области

Необходимо отметить, что количество видов почвенных инфузорий в 2015 г. уменьшилось на 1–2 вида, что, вероятно, связано с более сухим летним сезоном.





*a*



*б*

Рисунок 2. Изменение показателей видового разнообразия сообществ инфузорий в течение периода наблюдений

Изменения значений индекса Шеннона (рисунок 2,б) в светло-серых лесных почвах происходят в диапазоне от 1,34 в мае до 1,48 в сентябре в 2014 году, от 1,25 в мае и до 1,03 в сентябре в 2015 году. Небольшие различия показателей индекса Шеннона свидетельствуют о незначительном изменении видового разнообразия сообществ почвенных инфузорий. Значения индекса выравненности Пиелу в исследуемой почве варьируется от 1,49 в мае и до 2,11 в сентябре в 2014 году, от 1,6 в мае и до 1,71 в сентябре в 2015 году. Чем больше индекс Пиелу, тем больше выравненность видов.

Максимальное значение индексов соответствует интенсивному росту численности при благоприятных для цилиофауны условиях окружающей среды [Лебедева, Дроздов, Криволуцкий, 1999].

Сравнительный анализ сезонной динамики общей численности инфузорий в более глубоких почвенных горизонтах А1 и А1А2 выявил коррелятивную зависимость с динамикой влажности (таблица 12). Сезонные изменения численности инфузорий по группам представлены на рисунках 3–6.

Таблица 12. Корреляция численности видов инфузорий и абиотических показателей в светло-серых лесных почвах в 2014–2015 гг.

Вид почвенных инфузорий	2014 год		2015 год	
	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида от температуры)	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида от влажности)	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида от температуры)	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида от влажности)
<i>Chilodonella cucullus</i>	0,7	–0,4	0,7	–0,6
<i>Colpoda maupasii</i>	0,7	–0,2	0,6	–0,6
<i>Colpidium colpoda</i>	0,6	–0,4	0,6	–0,4
<i>Glaucoma pyriformis</i>	0,8	–0,1	0,3	0,06
<i>Litontus varsaviensis</i>	0,6	–0,7	0,6	–0,3
<i>Colpoda steine</i>	–0,04	–0,7		
<i>Didinium balbianii</i>	–0,3	0,01	0,04	–0,04
<i>Enchelys gasterosteus</i>	0,01	0,2		
<i>Holophrya simplex</i>	0,01	–0,7		
<i>Loxodes rosrum</i>	0,1	–0,6		

Примечание. Значение коэффициентов корреляции более 0,5 соответствует уровню значимости  $P < 0,05$ .

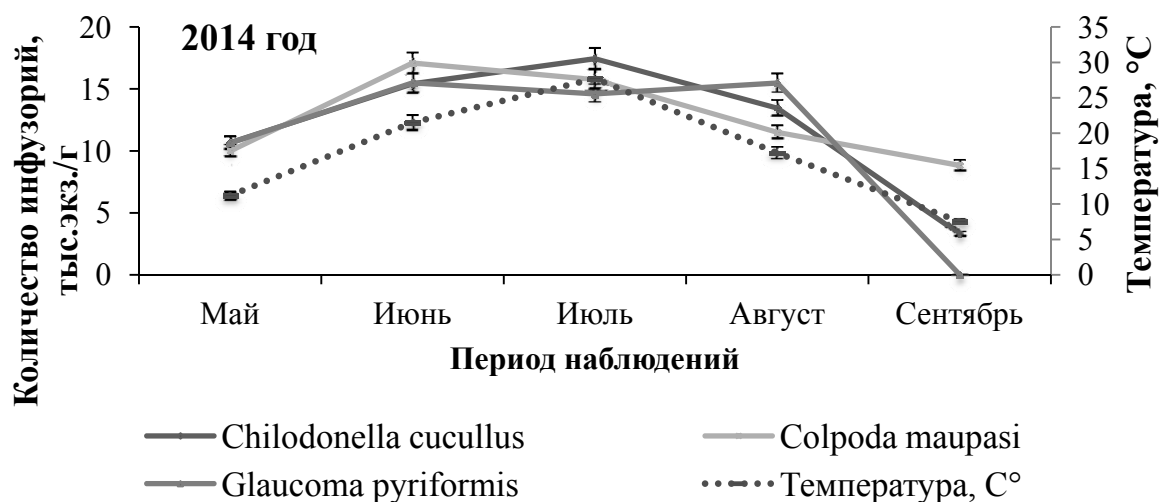


Рисунок 3. Сезонная динамика численности доминантных видов инфузорий в почвенном горизонте А0 в 2014 г.

Анализ зависимостей, представленных на рисунках 3, 4, показывает коррелятивную связь численности доминантных видов инфузорий с сезонными изменениями температуры, что позволяет рассматривать температуру воздуха в качестве экологического фактора, влияющего на численность инфузорий.

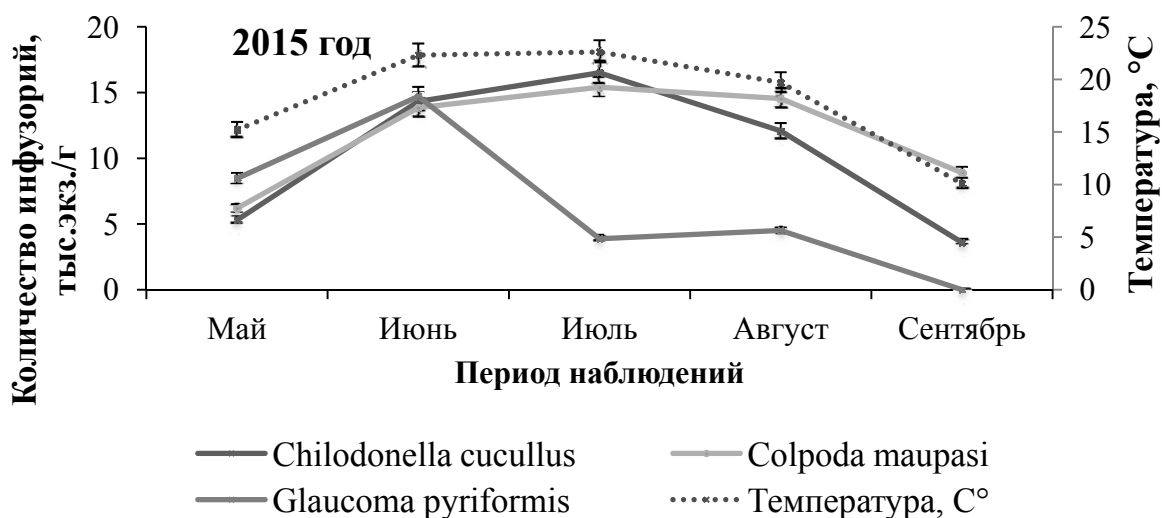


Рисунок 4. Сезонная динамика численности доминантных видов инфузорий в почвенном горизонте А0 в 2015 г.

В 2015 г. (см. рисунок 4) в мае происходит увеличение численности трех видов инфузорий: *Chilodonella cucullus*, *Colpoda maupasii* и *Glaucoma pyriformis*. В летний период отмечаются несинхронизированные изменения численности видов инфузорий с последующим

снижением в осенний период (см. рисунки 4, 5). Это подтверждается исследованиями Ю.Г. Гельцера (1991), в которых установлена зависимость жизнедеятельности почвенных инфузорий от температуры, влажности, механического состава почвы, количества и состава органического вещества. Необходимо отметить, что несинхронизированные колебания численности инфузорий рассматриваются в качестве адаптивного механизма выживаемости видов в сообществе [Карташев, 2014].

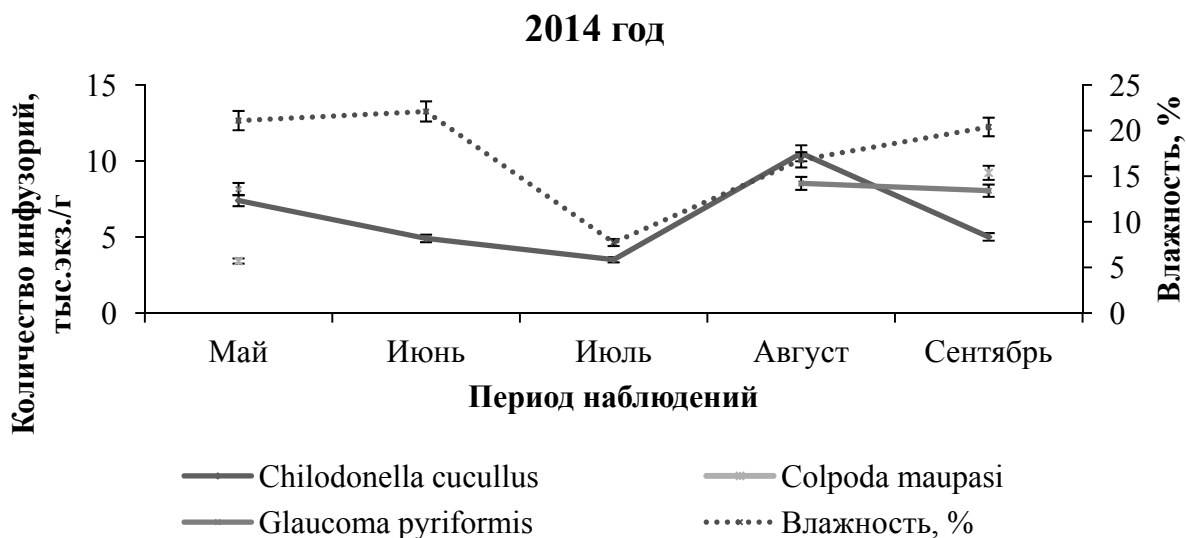


Рисунок 5. Сезонная динамика численности инфузорий в почвенном слое А1 в 2014 г.

В относительно неблагоприятном состоянии находится вид *Litontus varsaviensis*, численность которого увеличивается постепенно, достигая максимума в конце лета, с последующим снижением. Вероятно, в четырех облигатных видах инфузорий происходит пищевая конкуренция, что приводит к колебаниям и относительно невысокой численности отдельных видов. Среди видов с прерывистой сезонной динамикой в весенний период можно выделить *Didinium balbianii*, *Enchelys gasterosteus*. В летний период инфузории *Loxodes rosrum* находятся на низком уровне численности и не выдерживают конкуренции. В группе видов, появляющихся в летний период, присутствуют виды с высоким уровнем численности, устойчивые к снижению осенних температур.

Из данных, представленных на рисунке 5, видно, что в течение периода наблюдения в почвенном горизонте А1 постоянно присутствует вид *Chilodonella cucullus*. Численность вида коррелирует с

показателями влажности. В июле влажность снижается с 22,1 до 7,74 %, происходит сокращение численности вида с  $1 \pm 0,6$  до  $2 \pm 0,1$  тыс. экз./г. В августе влажность увеличивается до 16,8 %, повышается численность инфузорий до  $14 \pm 0,6$  тыс. экз./г. Аналогичные изменения численности беспозвоночных в почвенном горизонте А1 отмечались в исследованиях Т.В. Денисовой и Ю.В. Поляковой (2015). Виды инфузорий *Colpoda maupasii* и *Glaucoma pyriformis* эпизодически встречаются в весеннем и осеннем сезоне.

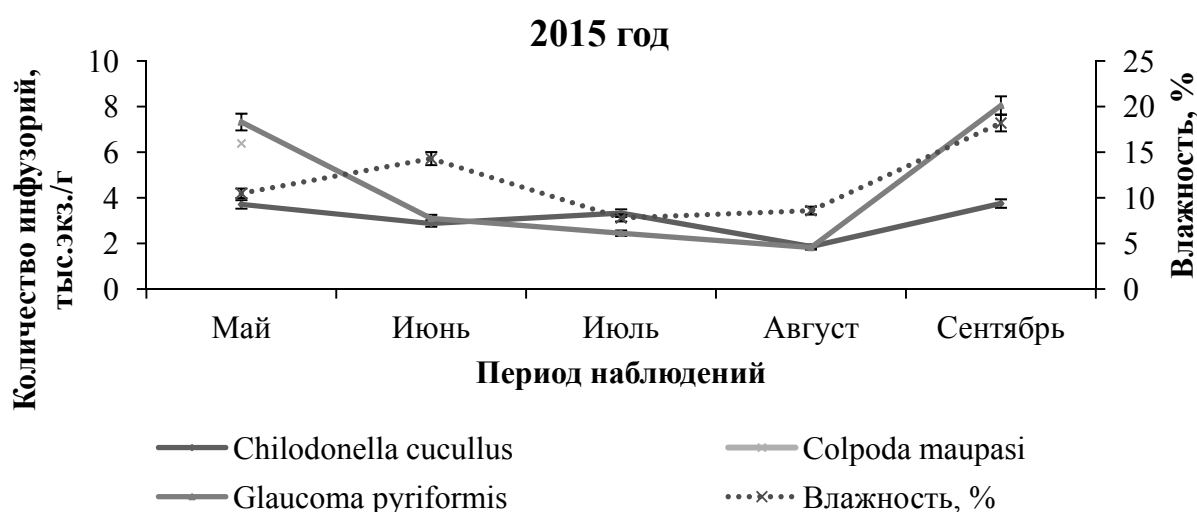


Рисунок 6. Сезонная динамика численности инфузорий в почвенном слое А1 в 2015 г.

Анализ зависимостей, представленных на рисунках 5, 6, позволяет заметить снижение численности и видового разнообразия почвенных инфузорий в горизонте А1. В качестве постоянного вида присутствует *Chilodonella cucullus*, сезонная динамика которого хорошо коррелирует с влажностью почвы. В период засухи и низких температур вид *Colpoda cucullus* продолжает существовать и развиваться [Vamforth, 1969]. В качестве эпизодических видов в весенний период присутствуют *Colpoda maupasii*, *Didinium balbianii*, в осенний — *Colpoda maupasii* и *Glaucoma pyriformis*. В горизонте А2 наиболее распространенными являются *Chilodonella cucullus*, *Colpoda maupasii*, эпизодически встречаются виды, численность которых находится на низком уровне и повышается при благоприятных условиях.

Таким образом, на основании проведенных исследований установлена весенне-осенняя динамика численности почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах Томской области. Выявлены

четыре вида инфузорий, составляющие основу сообществ в светло-серых лесных почвах: *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Colpidium colpoda* и *Glaucoma pyriformis*. Показано, что сезонная динамика численности инфузорий в почвенном горизонте А0 коррелирует с сезонными изменениями температуры. Сезонная динамика численности инфузорий в почвенном горизонте А1А2 определяется уровнем его влажности. Род *Chilodonella* наиболее устойчив и распространен в почвенных горизонтах А0, А1А2. Выявлено снижение количества и числа видов инфузорий с глубиной генетического профиля.

## **2.2. Сезонная динамика сообществ инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах Томского района**

Пробы почв для исследования численности и видового состава почвенных инфузорий отбирались в болотных почвах, подтип торфянистые глеевые песчаные почвы болота Темирязовского, расположенного в пределах Обь-Томского междуречья. Пробы отбирались по вертикальному профилю: А0т (0–5 см); А1г (5–15 см) и А1А2г (15–25 см). Болотные почвы малогумусные, содержат примерно 1–2 % гумуса. Реакция по всему профилю кислая, степень насыщенности основаниями верхних горизонтов 10–50 %. Территория относится к округу вторичных мелкотравных и высокопродуктивных хвойных лесов, высоко- и среднебонитентных почв, мелкоочагового болотообразования, выделенного в пределах подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины.

Растительное сообщество на исследуемом участке представлено сосново-кустарничково-сфагновой ассоциацией. Древесный ярус состоит из сосны (*Pinussylvestris L.*), высота деревьев 3–5 м. Подрост состоит в основном из сосны с незначительной долей кедра (*Pinussibirica Du Tour*). В кустарничковом ярусе, занимающем 60–70 % проективного покрытия, доминирует мирт болотный (*Chamaeda phneocalyculata L.*), встречается багульник (*Ledum palustre L.*), клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcaprus T.*), брусника (*Vaccinium vitisidaea L.*), черника (*Vacciniummurtillus L.*), разнообразные осоковые, например пушица широколиственная (*Eriophorum latifolium L.*). Проективное покрытие травяного яруса не превышает 10–15 % и представлено в основном морошкой (*Rubuscha taemorus*

L.) [Александрова, 1969]. С начала мая и по конец октября раз в неделю на болотном участке проводился отбор почвенных проб с последующим определением видов и численности почвенных инфузорий по стандартным методикам.

В результате проведенных исследований с мая по сентябрь в торфянистых глеевых песчаных почвах обнаружено 13 видов инфузорий, относящихся к 9 семействам [Алекперов, 2005; Протисты, 2007; Шатилович, 2008; Lynn, 2008]. Анализ видового спектра сообществ почвенных инфузорий выявил *Chilodonella cucullus* O.F. Muller, 1786; *Colpidium colpoda* Ehenberg, 1831, *Colpoda taupasi* Ehenberg, 1908 и *Glaucoma pyriformis* Corliss, 1971, присутствовавших во всех пробах горизонта А0 с мая по сентябрь, аналогично сообществам почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах. Встречаемость других видов почвенных инфузорий зависела от сезона года. Показано, что с мая по сентябрь в сообществах почвенных инфузорий происходят изменения, наиболее выраженные в весенний и осенний период наблюдения (таблица 13, рисунок 7).

Анализ среднестатистических показателей численности инфузорий различных видов в почве (см. таблицу 13, рисунок 7) показал, что для верхних горизонтов А0 характерен невысокий уровень численности инфузорий в весенний период первых четырех недель, в среднем от  $4 \pm 0,1$  до  $15 \pm 0,8$  тыс. экз./г. В конце мая наблюдается увеличение численности инфузорий ( $\sim 12 \pm 0,4$  тыс. экз./г), максимальная численность приходится на конец июля ( $\sim 14,52 \pm 0,5$  тыс. экз./г). С начала августа происходит постепенное снижение численности инфузорий с минимальными значениями в конце сентября ( $\sim 3 \pm 0,1$  тыс. экз./г). Выявленная зависимость сезонной динамики численности инфузорий в почвенном горизонте А0 коррелирует с сезонной динамикой температурных значений. Аналогичные зависимости наблюдались в исследованиях Mitchell (2008) по сезонной динамике численности раковинных амёб в болотных почвах, максимальное количество которых отмечалось в весеннем периоде в верхнем почвенном горизонте А0т.

В период с 30 апреля по 26 сентября 2014 года в верхнем почвенном горизонте доминировали виды *Colpidium colpoda* (19,1 %), *Colpoda taupasi* (16,7 %), *Glaucoma pyriformis* (14,51 %), *Chilodonella cucullus* (12,2 %), *Colpoda steine* (9,8 %). Равномерное увеличение численности инфузорий видов *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi* и *Glaucoma pyriformis* наблюдается в весенне-летний период с последующим снижением в сентябре.

Таблица 13. Среднестатистические значения численности видов инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах с мая по сентябрь 2014 г. в почвенном горизонте А0г (0–5 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	06.VI	12.VI	20.VI	27.VI	03.VII	10.VII	19.VII	
<i>Chilodonella cucullus</i>	6±0,07	6±0,03		15±0,7	16±0,2	14±0,4	15±0,1	13±0,2	18±0,1	18±0,1	18±0,4	16±0,4	
<i>Colpoda maupasii</i>	8±0,1	6±0,2	12±0,1	15±0,8	20±0,1	15±0,5	16±0,4	18±0,2	18±0,1	15±0,1	16±0,3	16±0,3	
<i>Colpidium colpoda</i>					15±2	18±0,3	18±0,5	16±0,1		17±0,3	12±0,2	15±0,3	
<i>Chilodonella uncinata</i>			4±0,1	8±0,3	13±0,1	14±0,5	13±0,4	14±0,4	17±0,3		12±0,2	15±0,2	
<i>Didinium balbianii</i>	2±0,06												
<i>Glaucoma pyriformis</i>	5±0,4	12±0,4	13±0,1	14±0,7	13±0,6	14±0,6	12±0,3	15±0,2	16±0,2	18±0,2	14±0,3	13±0,4	
<i>Holophrya simplex</i>				9±1,2									
<i>Oxitrica chlorelligera</i>									3±0,1	3±0,1	3±0,3	3±0,2	
<i>Paramecium aurelia</i>			4±0,2	3±0,2	2±0,1	1±0,1	3±0,3	3±0,2	4±0,3	3±0,1	1±0,6	5±0,4	
<i>Paruroleptus piscis</i>						2±0,08	3±0,2	2±0,6	0,05±0,003	0,7±0,3	0,6±0,1	0,2±0,01	
<i>Uroleptus piscis</i>					5±0,1	2±0,3	2±0,1	0,1±0,006	0,05±0,03	0,3±0,08	0,01±0,03	0,3±0,1	



Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб									
	24.VII	01.VIII	07.VIII	14.VIII	29.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX	
<i>Chilodonella cucullus</i>	18±2	13±0,3	13±0,5	11±0,1	19±0,5	5±0,3	5±0,6	3±0,2	3±0,1	
<i>Colpoda maupasii</i>	12±1	15±0,7	17±0,7	11±0,3	15±0,2	15±0,4	3±0,4			
<i>Colpidium colpoda</i>	16±0,5	14±2	16±0,7	9±2	11±0,8					
<i>Colpoda steine</i>	21±1	20±2	18±1	12±0,3	8±0,2	5±2				
<i>Chilodonella uncinata</i>	16±0,9	18±0,2	13±0,9	15±0,9	6±0,6					
<i>Didinium balbianii</i>				8±0,7	8±0,7					
<i>Glaucoma pyriformis</i>	17±0,5	14±0,6	16±2	16±4	5±0,4					
<i>Oxitrica chlorelligera</i>	6±0,4	1±0,3	3±0,6	3±0,2	4±0,7					
<i>Paramecium aurelia</i>	10±1	10±1								
<i>Paruroleptus piscis</i>	0,2±0,06	0,006±0,002	4±0,4	0,6±0,3	2±0,9					

Примечание.  $X \pm Mt$  – среднестатистические значения численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

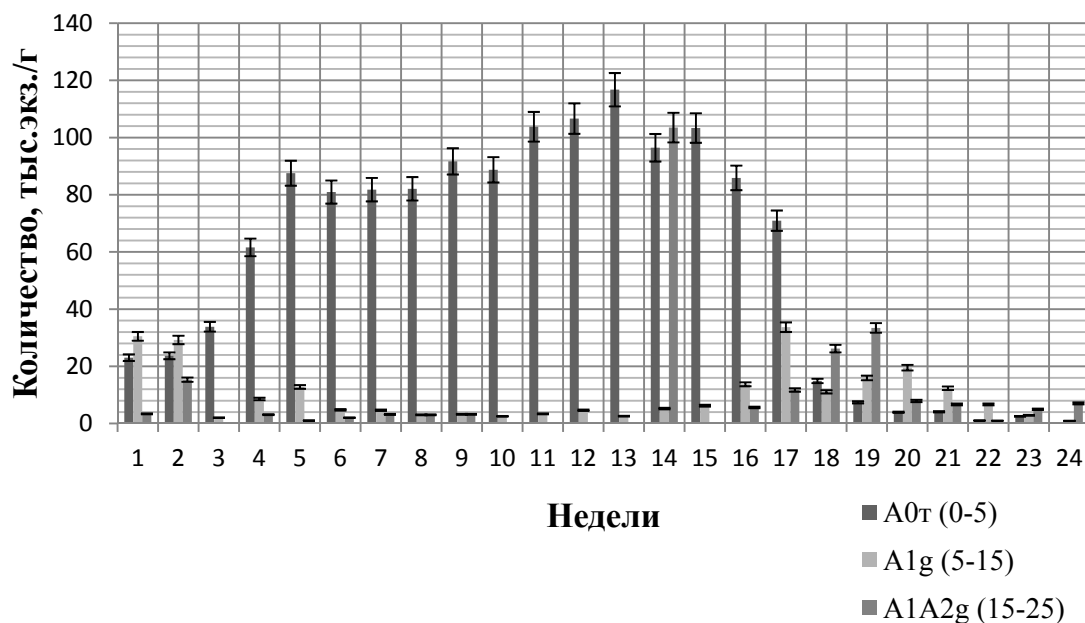


Рисунок 7. Сезонная динамика общей численности инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах Томской области

Минимальное значение численности вида *Chilodonella cucullus* отмечено в начале мая ( $6 \pm 0,3$  тыс. экз./г) и в конце сентября ( $3 \pm 0,1$  тыс. экз./г). Максимальное значение численности инфузорий наблюдается в июле ( $18 \pm 0,1$  тыс. экз./г). Для видов *Colpoda taupasii* и *Glaucota pyriformis* минимальное значение численности отмечено в начале мая ( $6 \pm 0,2$  и  $5 \pm 0,4$  тыс. экз./г), в конце августа – начале сентября ( $3 \pm 0,4$  и  $5 \pm 0,4$  тыс. экз./г), максимальное — в начале июля ( $\sim 18 \pm 0,2$  тыс. экз./г). Виды инфузорий *Colpidium colpoda* и *Chilodonella uncicanta* визуализируются в период с конца мая и до конца августа, что связано с низким температурным режимом в верхнем почвенном слое A0t (см. таблицу 13). Для вида *Colpidium colpoda* максимальное значение численности наблюдается в начале июня ( $18 \pm 0,3$  тыс. экз./г) и сохраняется до конца августа ( $11 \pm 0,5$  тыс. экз./г). Численность вида *Chilodonella uncicanta* с середины мая ( $4 \pm 0,1$  тыс. экз./г) и до конца июня постепенно повышается, достигая максимума к девятой неделе наблюдения ( $17 \pm 0,3$  тыс. экз./г). В последующий период численность колеблется в пределах  $13,5 \pm 0,8$  тыс. экз./г. К группе субдоминантов следует отнести виды инфузорий *Colpoda steine* (4,3 %) и *Holophrya simplex* (4 %), к группе редко встречающихся видов относятся *Didinium balbianii* (3,9 %), *Paramecium aurelia* (3 %), *Uroleptus piscis* (2 %), *Oxitrica chlorelli-*

*gera* (2 %). Полученные результаты можно сравнить с исследованиями О.Н. Алпатовой (2010) сезонных изменений численности и видового богатства раковинных амёб в пойменной части р. Гуйва, показавшей, что максимальное видовое и количественное богатство простейших наблюдается в июне и снижается к концу августа.

Необходимо отметить редко встречающийся эпизодический вид *Paruroleptus piscis* (0,6 %). Выявление эпизодических видов инфузорий указывает на динамические процессы в сообществе почвенных простейших. Появление новых видов в летние и осенние периоды, вероятно, связано с увеличением гумуса в почве и бактериальной фауны [Звягинцев, Шаповалов, 1987; 2004].

Анализ результатов, представленных в таблице 14, позволяет заметить снижение численности и видового разнообразия инфузорий с глубиной почвенного профиля, что подтверждается работами других исследователей [Мазей, Марфина, 2011].

По уровню доминирования в исследуемом почвенном горизонте можно выделить следующие группы почвенных инфузорий: доминанты и субдоминанты. К доминирующим видам относятся *Chilodonella cucullus* (39 %), *Glaucoma pyriformis* (28 %), *Colpidium colpoda* (15 %) и *Colpoda maupasii* (12 %). Численность вида *Chilodonella cucullus* изменяется на протяжении периода наблюдений и составляет в среднем  $4,47 \pm 0,8$  тыс. экз./г в почвенном горизонте A1g (5–15 см). Сезонные изменения численности хорошо коррелируют с влажностью почвы. Инфузории видов *Glaucoma pyriformis* и *Colpoda maupasii* в почвенном горизонте наблюдаются только в начале мая, их численность не превышает в среднем  $9 \pm 0,4$  и  $8 \pm 0,4$  тыс. экз./г, в сентябре —  $5 \pm 0,6$  и  $7 \pm 0,8$  тыс. экз./г.

В летний период инфузории располагаются в верхнем почвенном горизонте A0т, что подтверждается другими исследованиями [Алекперова, Мамедова, 2014]. В качестве эпизодических видов в весеннем периоде встречаются *Chilodonella uncicanta* (2,5 %) и *Didinium balbianii* (2,9 %), численность которых составляет  $3 \pm 0,1$  тыс. экз./г и  $5 \pm 0,2$  тыс. экз./г.

Анализ среднестатистических показателей численности инфузорий почвенного горизонта A1A2g, представленных в таблице 15, позволил выделить по уровню доминирования следующие группы инфузорий: *Chilodonella cucullus* (42%); *Colpoda maupasii* (34 %); *Glaucoma pyriformis* (14 %).

Таблица 14. Среднестатистические значения численности видов почвенных инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах Томского района в период с мая по сентябрь 2014 г. в почвенном горизонте A1g (5–15 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	06.VI	12.VI	20.VI	27.VI	03.VII	10.VII	19.VII	
<i>Chilodonella cucullus</i>	9±0,8	8±0,1			8±0,1		5±0,1	3±0,2	3±0,3	2±0,3	3±0,2	5±0,5	
<i>Colpoda maupasii</i>	8±0,4	8±0,4											
<i>Colpidium colpoda</i>						5±0,1							
<i>Chilodonella uncianta</i>			2±0,09		4±0,2								
<i>Didinium balbianii</i>	5±0,2												
<i>Glaucoma pyriformis</i>	9±0,4	13±0,1		7±0,7									
<i>Paramecium aurelia</i>				1±0,1									
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
24.VII	01.VIII	07.VIII	14.VIII	29.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX					
<i>Chilodonella cucullus</i>	3±0,2	10±0,2	2±0,4	6±0,5	11±3	2±0,5	6±0,4	4±2	4±0,2				
<i>Colpoda maupasii</i>								10±1	4±0,6				
<i>Colpidium colpoda</i>					14±0,4	5±0,8							
<i>Colpoda steine</i>								0,7±0,2					
<i>Glaucoma pyriformis</i>			4±0,4	8±1	9±0,5	4±0,8	10±0,5	4±0,8	3±0,4				
<i>Stylonichia pustulata</i>									1±0,2				

Примечание. X±Mt – среднестатистические значения численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Наибольшая численность вида *Chilodonella cucullus* наблюдается в конце августа ( $12 \pm 0,9$  тыс. экз./г), минимальная — в конце сентября ( $1 \pm 0,5$  тыс. экз./г). Виды *Colpoda taupasi* и *Glaucoma pyriformis* эпизодически встречаются в весенне-летнем ( $\sim 3 \pm 0,2$  и  $\sim 5 \pm 0,5$  тыс. экз./г) и в осеннем ( $\sim 9,3 \pm 0,6$  и  $\sim 5 \pm 1,2$  тыс. экз./г) периодах. К группе субдоминантов следует отнести вид *Colpoda steine* (9 %), встречаемость которого приходится на начало сентября, средняя численность составляет  $5 \pm 0,7$  тыс. экз./г. Рассматриваемый вид с понижением температуры окружающей среды и увеличением влажности смещается в более глубокие почвенные горизонты (см. таблицу 15).

Доминантные виды инфузорий формируют группу с положительными статистически достоверными значениями коэффициентов корреляции сезонных динамик численности (таблица 16). Для эпизодических видов характерны достоверные значения корреляции между двумя видами. Эпизодические виды инфузорий встречаются в весенний и осенний периоды.

Анализ данных, представленных в таблице 17, позволяет считать, что минимальные значения влажности характерны для июля и августа, максимальные значения температур — для июня и июля. Наблюдается повышение концентрации гумуса и pH в августе, сентябре и снижение — в октябре.

На основе анализа показателей численности почвенных инфузорий, представленных в таблице 18, выявлены доминирующие виды. По численности с 30 апреля по 26 сентября 2015 г. в верхнем почвенном горизонте доминируют виды *Chilodonella cucullus* (19 %), *Colpoda taupasi* (19 %); *Glaucoma pyriformis* (17 %); *Colpidium colpoda* (14 %), *Chilodonella uncicanta* (14 %). Численность видов *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi* и *Glaucoma pyriformis* сезонно изменяется с минимальными значениями в начале мая ( $\sim 8,25 \pm 0,4$  тыс. экз./г) и максимальными — в середине июля ( $\sim 16,5 \pm 0,8$  тыс. экз./г) с постепенным снижением осенью ( $\sim 2 \pm 0,4$  тыс. экз./г). К группе субдоминантов относится вид *Colpoda steine* (8 %), максимальное значение его численности —  $17,5 \pm 0,8$  тыс. экз./г — наблюдается в конце июля – начале августа с постепенным снижением ( $\sim 7,5 \pm 2,2$  тыс. экз./г) в конце августа.

Таблица 15. Среднестатистические значения численности видов почвенных инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах г. Томска в период с мая по сентябрь 2014 г. в почвенном горизонте A1A2g (15–25 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	06.VI	12.VI	20.VI	27.VI	03.VII	10.VII	19.VII	
Chilodonella cucullus	3±0,2	10±0,2											
Colpoda maupasi							3±0,2						
Colpidium colpoda						2±0,07							
Glaucoma pyriformis		5±0,5											
Chilodonella uncinata				3±0,07									
Uroleptus piscis					1±0,02								
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	24.VII	01.VIII	07.VIII	14.VIII	29.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX				
Chilodonella cucullus	2±0,3			6±1	12±0,9	8±0,8	9±4	2±0,3	1±0,5				
Colpoda maupasi						5±0,8	18±0,3		5±0,8				
Colpoda steine						8±1	2±0,4						
Glaucoma pyriformis						5±2	4±0,9	6±0,8					
Stylonichia pustulata									0,2±0,07				

Примечание. X±Mt – среднеарифметические значения численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Таблица 16. Коэффициенты корреляции сезонной численности видов почвенных инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах в 2014 г.

Виды инфузорий	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		0,9	0,3	0,9	0,9	-0,3	0,8	-0,3	0,7	0,8	0,5	0,5
2	0,9		0,1	0,9	0,9	-0,2	0,8	-0,3	0,6	0,8	0,5	0,5
3	0,3	0,1		0,4	0,4	-0,3	0,4	-0,1	0,6	0,3	0,6	0,6
4	0,9	0,9	0,4		0,9	-0,4	0,8	-0,3	0,9	0,9	0,4	0,3
5	0,9	0,9	0,4	0,9		-0,3	0,9	-0,3	0,7	0,7	0,7	0,7
6	-0,3	-0,2	-0,3	-0,4	-0,3		0,05	-0,03	-0,5	-0,2	0,1	-0,1
7	0,8	0,8	0,4	0,8	0,9	0,05		-0,1	0,5	0,7	0,8	0,7
8	-0,3	-0,3	-0,1	-0,3	-0,3	-0,3	-0,1		-0,2	-0,2	-0,1	-0,1
9	0,7	0,6	0,6	0,9	0,7	-0,5	0,5	-0,2		0,9	0,3	0,2
10	0,8	0,8	0,3	0,9	0,7	-0,2	0,7	-0,2	0,9		0,3	0,09
11	0,5	0,5	0,6	0,4	0,7	0,1	0,8	-0,1	0,3	0,3		0,9
12	0,5	0,5	0,6	0,3	0,7	-0,1	0,7	-0,1	0,2	0,09	0,9	

Примечание: 1 – *Chilodonella siccullus*; 2 – *Colpoda taupasii*; 3 – *Colpoda steine*; 4 – *Colpidium colpoda*; 5 – *Chilodonella unscanta*; 6 – *Didinium balbianii*; 7 – *Glaucocoma pyriformis*; 8 – *Holophrya simplex*; 9 – *Oxitricaschlo relligera*; 10 – *Paramecium aurelia*; 11 – *Paruroleptus piscis*; 12 – *Uroleptus piscis*. Значение коэффициентов корреляции более 0,5 соответствует уровню значимости  $P < 0,05$ .

Таблица 17. Физико-химические свойства исследуемой почвы

Месяцы	2014 год						2015 год					
	05	06	07	08	09	10	05	06	07	08	09	10
Влажность, %	22,28± 10,02	27,49± 4,18	19,31± 3,4	18,62± 3,1	28,29± 2,7	28,80± 2,6	19,6± 2,3	29,5± 1,2	12,4± 1,6	19,3± 1,1	24,2± 2,1	25,7± 2,3
Гумус, %	1,21	1,94	2,02	2,07	2,06	2,01	1,94	1,95	1,99	2,09	2,3	2,9
pH	3,76± 0,02	3,82± 0,05	4,12± 0,06	5,09± 0,05	5,14± 0,05	4,98± 0,03	3,52± 0,02	3,65± 0,02	3,94± 0,02	4,61± 0,02	4,98± 0,03	4,32± 0,02
Температура, °C (средняя)	+11,2± 1,77	+21,5± 3,4	+27,7± 2,28	+17,25± 2,95	+7,5± 1,55	+0,66± 6,76	+15,2± 1,9	+22,3± 2,4	+22,6± 2,3	+19,7± 1,9	+10,1± 1,55	4,8± 1,6
Гранулометрический состав почв (содержание частиц < 0,01мм, % от массы)												
Типы и структуры агрегатов	Тяжелый суглинок, ореховатый	Тяжелый суглинок, ореховатый	Тяжелый суглинок, зернистый	Тяжелый суглинок, зернистый	Тяжелый суглинок, зернистый	Тяжелый суглинок, ореховатый	Тяжелый суглинок, ореховатый	Тяжелый суглинок, ореховатый	Тяжелый суглинок, зернистый	Тяжелый суглинок, зернистый	Тяжелый суглинок, зернистый	Тяжелый суглинок, ореховатый



Таблица 18. Среднестатистические значения численности видов почвенных инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах в период с мая по сентябрь 2015 г. в почвенном горизонте А0т (0–5 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	05.VI	14.VI	2.VII	16.VII	26.VII	01.VIII	07.VIII	
<i>Chilodonella cucullus</i>	5±0,4	6±0,04		16±0,8	18±0,4	16±0,4	19±0,9	19±0,9	16±0,3	14±0,2	14±0,3	11±0,3	
<i>Colpoda maupasi</i>	7±0,2	6±0,3	12±0,8	16±0,9	20±0,9	15±0,6	16±0,6	14±0,4	19±0,9	17±0,5	16±0,4	16±0,3	
<i>Colpoda steine</i>									20±0,9	16±0,6	20±1	18±0,5	
<i>Colpidium colpoda</i>					21±3	16±0,6	19±0,9	16±0,8	15±0,4	16±0,5	15±0,4	18±0,7	
<i>Chilodonella uncicanta</i>				6±0,3	12±0,9	14±0,5	12±0,6	17±0,7	15±0,4	15±0,4	16±0,6	13±0,3	
<i>Didinium balbianii</i>	3±0,03	2±0,02											
<i>Glaucoma pyriformis</i>	5±0,4	11±0,6	15±1	16±0,7	12±0,7	12±0,3	12±0,4	16±0,4	16±0,5	13±0,4	16±0,4	14±0,4	
<i>Holophrya simplex</i>				8±0,9									
<i>Oxitrica chlorelligera</i>									1±0,1	2±0,1	2±0,3	2±0,1	
<i>Paramecium aurelia</i>			5±0,2		2±0,1	1±0,1	2±0,2	2±0,2	2±0,2	3±0,1			
<i>Paruroleptus piscis</i>						2±0,08	3±0,2	2±0,3	1±0,002	0,8±0,02	0,03±0,01	3±0,01	
<i>Uroleptus piscis</i>					5±0,1	2±0,04	2±0,2	0,1±0,006	0,03±0,01	0,6±0,03	2±0,3	5±0,2	

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб									
	14.VIII	22.VIII	30.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX			
<i>Chilodonella cucullus</i>	11±0,6	20±1	18±0,9	5±0,3	4±0,2	3±0,2	2±0,2			
<i>Colpoda maupasii</i>	17±0,9	14±0,5	10±0,3	5±0,3	3±0,2					
<i>Colpidium colpoda</i>	9±0,5	11±0,6	11±0,5							
<i>Colpoda steine</i>	11±0,9	8±0,2	6±0,3	5±0,3						
<i>Chilodonella uncicanta</i>	15±0,6	8±0,3	7±0,2	15±0,9						
<i>Didinium balbianii</i>										
<i>Glaucoma pyriformis</i>	17±0,5	6±0,3	5±0,3	16±4						
<i>Oxitrica chlorelligera</i>	3±0,2	5±0,2	4±0,2							
<i>Paruroleptus piscis</i>	1±0,03	2±0,02	2±0,2							
<i>Stylonicchia pustulata</i>						0,7±0,02	0,5±0,02			
<i>Uroleptus piscis</i>	1±0,03	0,7±0,02	0,4±0,02							

Примечание.  $X \pm Mt$  – среднестатистические значения численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Виды инфузорий *Paramecium aurelia* (1,4 %), *Paruroleptus piscis* (1,4 %), *Uroleptus piscis* (1,6 %) и *Oxitrica chlorelligera* (1,6 %) относятся к группе рецедентов. Группа рецедентов наблюдается только в летнем периоде, их численность сохраняется в пределах  $2 \pm 0,2$  тыс. экз./г. К редко встречающимся видам, характерным для начала мая, относятся *Didinium balbianii* (0,4 %) и *Holophrya simplex* (0,7 %). Это связано с низкими температурами и высокой влажностью (см. таблицу 17), благоприятными для их существования [Просекин, 2005]. Следует отметить, что для каждого сезона года характерны определенные сообщества инфузорий [Алекперов, 2005].

Анализ данных, представленных в таблице 19, позволяет выделить по уровню доминирования следующие группы почвенных инфузорий: доминантов, субдоминантов и субрецедентов. Доминирующий вид *Chilodonella cucullus* (80 %) в почвенном горизонте A1g наблюдается в течение всего исследуемого периода. Наличие другого вида, составляющего доминирующую группу цилиофауны, — *Glaucotapyri formis* (68 %) — в почвенном горизонте A1g отмечается ранней весной и с середины августа. Анализ данных по вертикальному распределению почвенных инфузорий показал, что с повышением температуры окружающей среды и прогревом почвы происходит активная миграция большинства представителей цилиофауны в верхние слои почвы [Просекин, 2005]. Аналогичная закономерность прослеживается и для других доминирующих видов — *Colpidium colpoda* (29 %) и *Colpoda taupasi* (25 %).

К субдоминантам исследуемого почвенного горизонта относятся виды инфузорий *Chilodonella uncicanta* (5 %) и *Didinium balbianii* (4 %). Встречаемость этих видов эпизодична и численность не превышает  $3 \pm 0,1$  и  $5 \pm 0,3$  тыс. экз./г. В то же время в верхнем почвенном слое вид *Chilodonella uncicanta* составляет доминирующий комплекс сообщества почвенных инфузорий, численность в горизонте A0т достигает  $7,9 \pm 0,3$  тыс. экз./г, что можно объяснить оптимальным температурным режимом [Lynn, 2000].

Из анализа данных, представленных в таблице 20, очевидно, что формирование цилиосообщества почвенного горизонта A1A2g связано с формированием доминирующего комплекса из трех видов почвенных инфузорий: *Chilodonella cucullus* (44 %), *Colpoda taupasi* (26 %) и *Chilodonella uncicanta* (15 %). Исследуемые виды присутствуют в течение периода наблюдений, за исключением *Chilodonella cucullus*, минимальное количество особей которого отмечено в июне и июле.

Таблица 19. Среднестатистические значения численности видов инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах г. Томска в период с мая по сентябрь 2015 г. в почвенном горизонте A1g (5–15 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	05.VI	14.VI	02.VII	16.VII	26.VII	01.VIII	07.VIII	
Chilodonella cucullus	11±0,5	9±0,4			7±0,2		5±0,1	1±0,02	5±0,2	5±0,2	5±0,2	3±0,2	
Colpoda maupasii	8±0,5	8±0,3											
Colpidium colpoda						5±0,1							
Chilodonella unci-canta			2±0,09		4±0,2								
Didinium balbianii	5±0,3												
Glaucoma pyriformis	9±0,5	14±0,5		6±0,5								4±0,2	
Paramecium aurelia				0,5±0,1									
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб												
14.VIII	22.VIII	30.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX							
Chilodonella cucullus	5±0,2	10±0,5	8±0,3	3±0,52	6±0,2	5±0,2	4±0,2						
Colpoda maupasii					11±0,4	3±0,2							
Colpidium colpoda		13±0,8	10±0,5	6±0,2									
Colpoda steine					1±0,3	0,4±0,01							
Glaucoma pyriformis	7±0,5	10±0,5	8±0,3	5±0,2	10±0,5	4±0,8	2±0,02						

Примечание. X±Mt – среднестатистические значения численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Таблица 20. Среднестатистические значения численности видов инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах в период с мая по сентябрь 2015 г. в почвенном горизонте A1A2g (15–25 см)

Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб											
	30.IV	08.V	15.V	22.V	29.V	05.VI	14.VI	02.VII	16.VII	26.VII	01.VIII	07.VIII
<i>Chilodonella cucullus</i>	2±0,1	10±0,4		3±0,1							1±0,01	
<i>Colpoda maupasi</i>							4±0,2					
<i>Colpidium colpoda</i>						3±0,1						
<i>Glaucoma pyriformis</i>		4±0,2										
<i>Chilodonella uncianta</i>												
<i>Uroleptus piscis</i>					2±0,01							
Виды инфузорий	Дата отбора почвенных проб											
14.VIII	22.VIII	30.VIII	04.IX	12.IX	19.IX	26.IX						
<i>Chilodonella cucullus</i>	5±0,1	12±0,5	13±0,5	8±0,2	8±0,3	2±0,02	1±0,01					
<i>Colpoda maupasi</i>			5±0,2	16±0,5			4±0,1					
<i>Colpoda steine</i>			7±0,3	1±0,1								
<i>Glaucoma pyriformis</i>			5±0,4	2±0,1	5±0,2							
<i>Stylonichia pustulata</i>												

Примечание. X±Mt – среднестатистические значения численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

Максимум численности вида *Chilodonella cucullus* ( $13 \pm 0,5$  тыс. экз./г.) приходится на конец августа. Численность вида  $11,25 \pm 1,3$  тыс. экз./г. наблюдалась в весенне-летнем периоде в верхнем почвенном горизонте A0т (см. таблицу 18). Вероятно, популяция с понижением температуры окружающей среды и увеличением влажности [Lynn, 2000] смещается в более глубокие почвенные горизонты, что подтверждается исследованиями почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах и работами других авторов [Алекперов, Мамедова, 2014].

Численность субдоминантного вида *Glaucoma pyriformis* (7 %) не превышает  $5 \pm 0,4$  тыс. экз./г. и присутствует в горизонте A1A2g в мае и сентябре при пониженной температуре окружающей среды.

Сравнительный анализ сезонной динамики общей численности инфузорий в более глубоких почвенных горизонтах A1g и A1A2g болотных почв выявил коррелятивную зависимость с динамикой температуры (таблицы 21, 22).

Анализ данных, представленных на рисунке 8, позволяет выявить корреляционную зависимость численности почвенных инфузорий от сезонных изменений температуры. В мае происходит рост численности доминирующих видов инфузорий *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi* и *Glaucoma pyriformis* в среднем от  $11,45 \pm 0,3$  тыс. экз./г. Численность *Chilodonella uncicanta* повышается с  $4 \pm 0,1$  до  $14 \pm 0,5$  тыс. экз./г.), *Colpidium colpoda* — с  $15 \pm 0,2$  до  $18 \pm 0,5$  тыс. экз./г.

В летний период происходят несинхронизированные изменения численности инфузорий видов *Chilodonella cucullus*, *Colpidium colpoda* и *Glaucoma pyriformis* с последующим снижением в осенний период. Десинхронизированные сезонные изменения численности происходят при ухудшении условий окружающей среды.

Анализ данных, представленных на рисунке 9, выявил общую зависимость сезонных изменений численности *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Chilodonella uncicanta*, *Colpidium colpoda* и *Glaucoma pyriformis*. Повышение численности инфузорий коррелирует с ростом температуры окружающей среды. Незначительные колебания численности в течение весенне-летнего периода отмечаются у *Colpoda taupasi* и *Glaucoma pyriformis*. В конце июля происходит постепенное снижение общего числа особей почвенных инфузорий.

Таблица 21. Коэффициенты корреляции сезонных динамик численности видов почвенных инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах в 2015 г.

Виды инфузорий	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1		0,9	0,5	0,9	0,9	-0,2	0,8	-0,2	0,6	0,5	0,9	0,6	-0,8
2	0,9		0,5	0,9	0,8	0,002	0,9	0,001	0,5	0,6	0,8	0,6	-0,9
3	0,5	0,5		0,5	0,9	-0,4	0,4	-0,4	0,6	0,5	0,9	0,6	-0,7
4	0,9	0,9	0,5		0,6	-0,6	0,7	-0,5	0,7	0,4	0,9	0,4	-0,5
5	0,9	0,8	0,9	0,6		0,6	0,7	-0,6	0,7	0,4	0,9	0,4	-0,2
6	-0,2	0,002	-0,4	-0,6	0,6		0,8	1	-0,4	0,2	-0,6	-0,03	0,2
7	0,8	0,9	0,4	0,7	0,7	0,8		0,08	0,6	0,6	0,7	0,4	-0,9
8	-0,2	0,001	-0,4	-0,5	-0,6	1	0,08		-	0,2	-0,6	-0,03	-0,2
9	0,6	0,5	0,6	0,7	0,7	-0,4	0,6	-0,5		-0,1	0,6	0,5	-0,4
10	0,5	0,6	0,5	0,4	0,4	0,2	0,6	0,2	-0,1		0,6	0,1	-0,6
11	0,9	0,8	0,9	0,9	0,9	-0,6	0,7	-0,6	0,6	0,6		0,2	-0,6
12	0,6	0,6	0,6	0,4	0,4	-0,03	0,4	-0,03	0,5	0,1	0,2		-0,6
13	-0,8	-0,9	-0,7	-0,5	-0,2	0,2	-0,9	-0,2	-0,4	-0,6	-0,6	-0,6	

Примечание: 1 – *Chilodonella cucullus*; 2 – *Colpoda maurasi*; 3 – *Colpoda steine*; 4 – *Colpidium colpoda*; 5 – *Chilodonella unscanta*; 6 – *Didinium balbianii*; 7 – *Glaucoma pyriformis*; 8 – *Holophrya simplex*; 9 – *Oxitrica chlorelligera*; 10 – *Paramecium aurelia*; 11 – *Paruroleptus piscis*; 12 – *Uroleptus piscis*; 13 – *Stylonichia pustulata*. Значение коэффициентов корреляции более 0,5 соответствует уровню значимости  $P < 0,05$ .

Таблица 22. Коррелятивная зависимость численности видов инфузорий и абиотических показателей в торфянистых глеевых песчаных почвах в 2014–2015 гг.

Вид почвенных инфузорий	2014 год		2015 год	
	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида и температура)	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида и влажность)	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида и температура)	Коэффициент корреляции $r$ (численность вида и влажность)
<i>Chilodonella cucullus</i>	0,9	–0,6	0,9	–0,1
<i>Colpoda maupasii</i>	0,8	–0,3	0,9	–0,3
<i>Colpoda steine</i>	0,2	–0,7	0,4	–0,8
<i>Colpidium colpoda</i>	0,9	–0,1	0,9	–0,1
<i>Chilodonella uncicanta</i>	0,6	0,2	0,9	–0,2
<i>Didinium balbianii</i>	–0,03	–0,6	–0,3	–0,07
<i>Glaucoma pyriformis</i>	0,9	0,03	0,9	–0,4
<i>Holophrya simplex</i>	–0,03	–0,007	–0,3	–0,07
<i>Oxitrica chlorelligera</i>	0,8	–0,8	0,4	–0,5
<i>Paramecium aurelia</i>	0,9	–0,7	0,3	–0,4
<i>Paruroleptus piscis</i>	0,3	–0,007	0,9	–0,02
<i>Uroleptus piscis</i>	–0,09	0,2	0,07	0,02

*Примечание.* Значение коэффициентов корреляции более 0,5 соответствует уровню значимости  $P < 0,05$ .

Сравнительно быстро по отношению к другим видам инфузорий доминирующего комплекса происходит снижение численности вида *Chilodonella uncicanta*. Вероятно, инфузории чувствительны к изменениям абиотических условий. В своих исследованиях К.А. Просекин (2005) показал, что жизнедеятельность почвенных инфузорий в большей степени, чем других групп почвенных *Protozoa*, зависит от температуры, влажности, механического состава почвы, количества и состава органического вещества, реакции среды и других факторов.



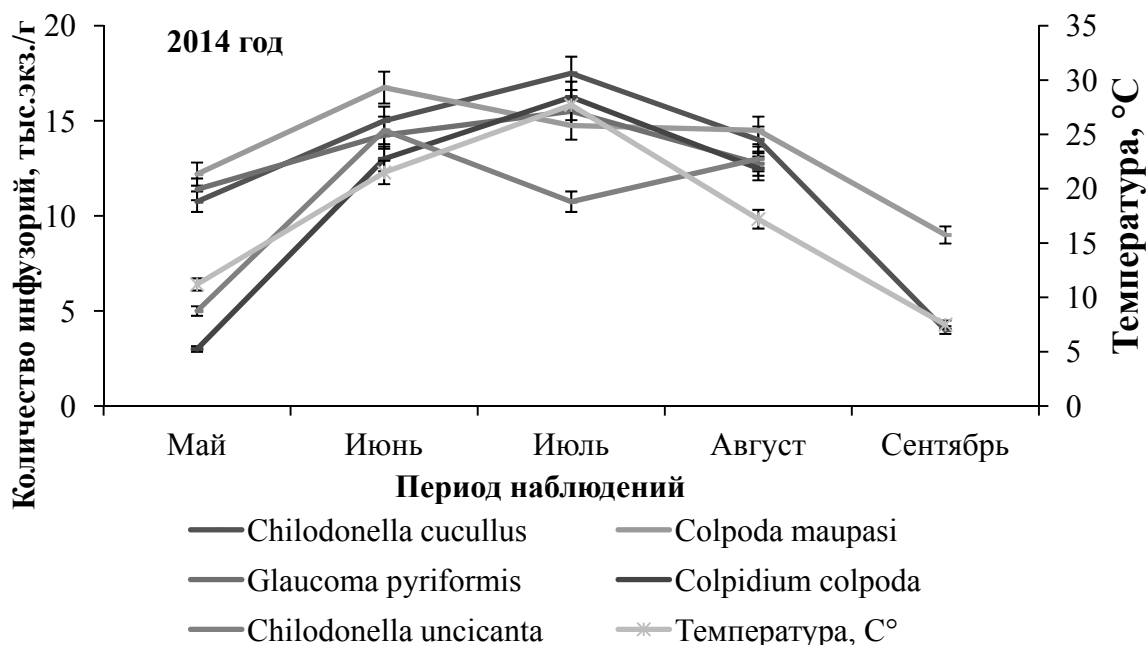


Рисунок 8. Сезонная динамика численности доминантных видов инфузорий в почвенном горизонте А0т болотных почв в 2014 г.

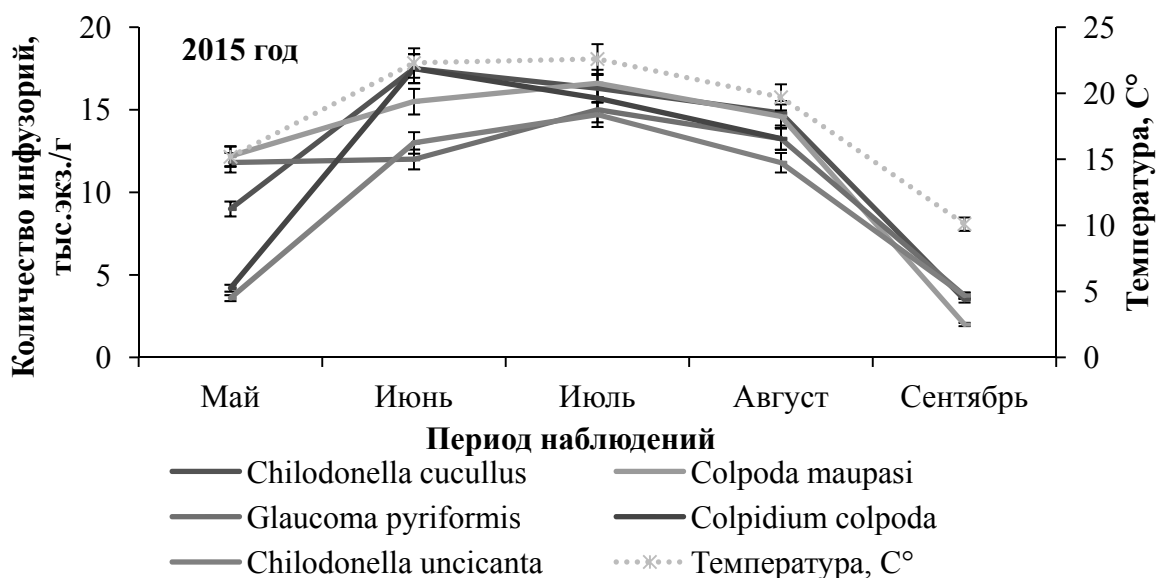


Рисунок 9. Сезонная динамика численности доминантных видов инфузорий в почвенном горизонте А0т болотных почв в 2015 г.

Как следует из данных, представленных на рисунке 10, в почвенном горизонте А1г присутствует вид *Chilodonella cucullus*. Корреляция численности вида с влажностью в торфянистых глеевых песчаных почвах не наблюдается.

С увеличением влажности происходит снижение численности вида *Chilodonella cucullus*. В июне при повышении общего процента

влажности с 22,28 до 27,4 % численность инфузорий доминирующего вида снижалась с  $6,25 \pm 0,3$  до  $2,5 \pm 0,3$  тыс. экз./г.

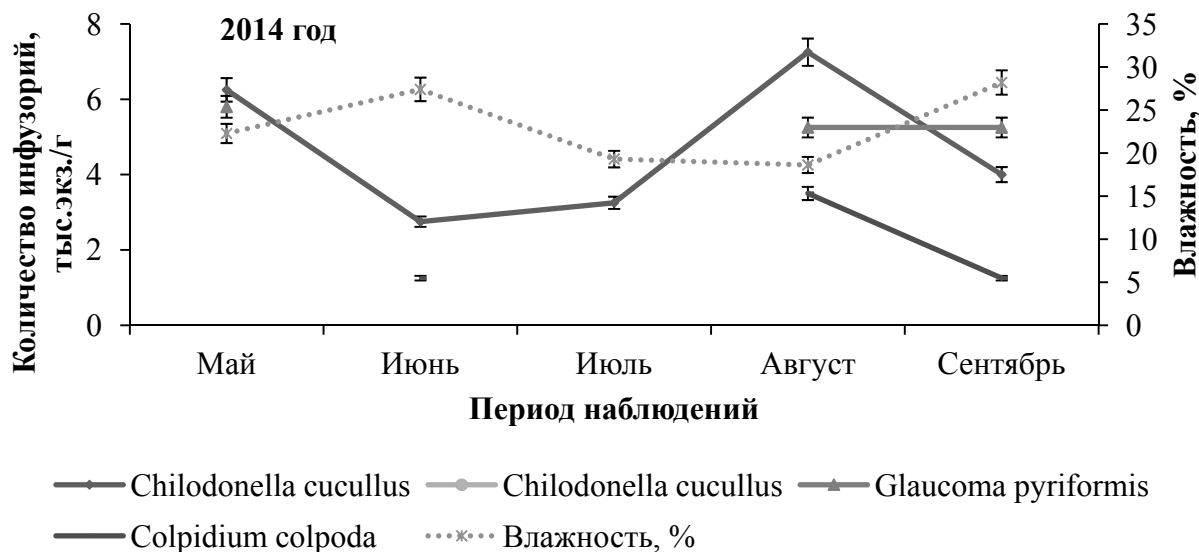


Рисунок 10. Сезонная динамика инфузорий в почвенном слое А1г торфянистых глеевых песчаных почв в 2014 г.

Анализ результатов, представленных на рисунке 11, позволяет заметить колебательный характер изменения численности доминирующего вида *Chilodonella cucullus*.

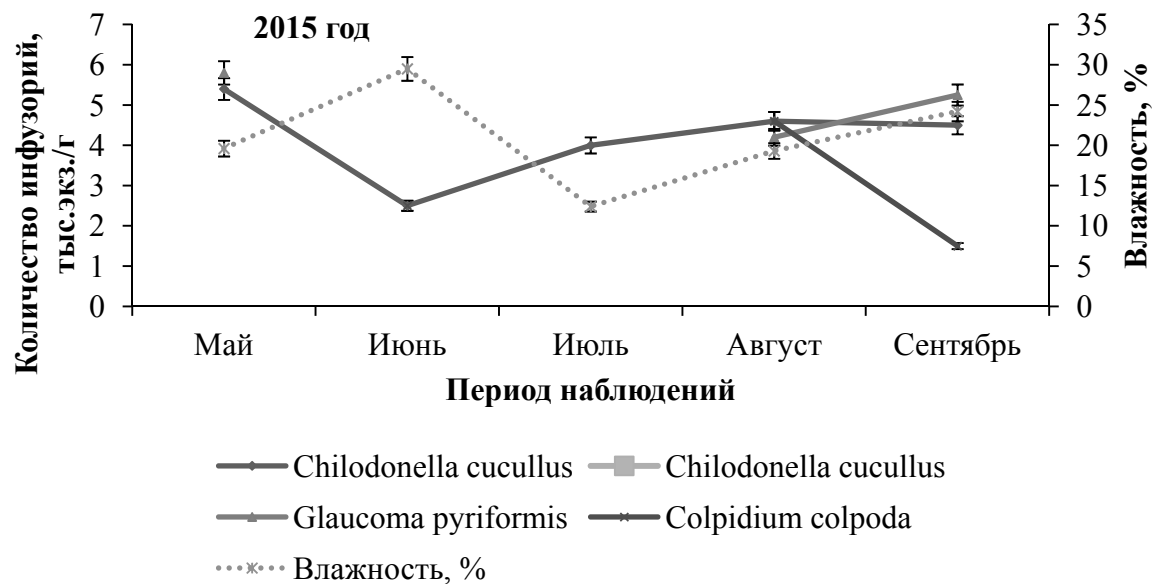


Рисунок 11. Сезонная динамика инфузорий в почвенном слое А1г торфянистых глеевых песчаных почв в 2015 г.

В горизонте A1A2g торфянистых глеевых песчаных почв выявлено 7 видов инфузорий. Наиболее распространенными из них являются *Chilodonella cucullus*, *Glaucoma pyriformis*. Эпизодически встречающиеся виды характеризуются низкой численностью, видовым разнообразием и размножаются при благоприятных условиях в летний и осенний периоды.

Таким образом, на основании проведенных исследований впервые рассмотрены весенне-осенние изменения численности сообществ почвенных инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах Томской области. Показано снижение численности и количества видов инфузорий с глубиной генетического профиля. Выявлено пять видов инфузорий, составляющих основу сообществ торфянистых глеевых песчаных почв горизонта A0т: *Chilodonella cucullus*; *Colpoda maupasi*; *Colpidium colpoda*; *Glaucoma pyriformis*; *Chilodonella uncicanta*. Показано, что сезонная динамика численности инфузорий в горизонте A0т коррелирует с сезонными колебаниями температуры, а в горизонте A1g определяется уровнем влажности почвы.

### **2.3. Пространственное распределение почвенных инфузорий в ризосфере тополя и березы**

Корневая ризосфера деревьев рассматривается в качестве специфичной почвенной экосистемы. В состав корневой экосистемы входят простейшие, беспозвоночные, микроорганизмы, грибы и растения. Закономерности прикорневых экосистем изучены недостаточно, несмотря на то что их нормальное функционирование определяет сохранение и развитие деревьев. Почвенные инфузории активно функционируют в прикорневой ризосфере деревьев, участвуют в обмене веществ и энергии. Пространственное распределение сообществ почвенных инфузорий и сезонная изменчивость видового разнообразия и численности практически не исследовались. В настоящей работе впервые представлены исследования пространственного сезонного распределения инфузорий в ризосфере березы, тополя, ели и сосны в Западной Сибири.

Исследования проводились в Томской области, в подтаежной зоне Западной Сибири. Отбор почвенных проб осуществлялся ежемесячно с мая по сентябрь 2015 г. Образцы почвы для исследования численности и видового разнообразия инфузорий отбирались в

светло-серых лесных почвах в березово-сосновом с подростом ели, зеленомошно-разнотравном лесу. Древесный ярус леса образован преимущественно березой пушистой (*Betula pubescens L.*) и сосной обыкновенной (*Pinussyl vestris L.*), елью обыкновенной (*Picea abies L.*), тополем (*Populus L.*). Кустарничковый ярус занимает 40 % проективного покрытия, доминирует земляника лесная (*Fragaria vesca L.*), в травяном ярусе преобладают крапива двудомная (*Urtrica dioicaL.*), ромашка обыкновенная (*Matricaria matricarioides L.*), репейник (*Actium L.*), подорожник (*Plantago L.*) [Лапшина, 1997; Резник, 2005].

Для изучения особенностей пространственного распределения почвенных инфузорий в ризосфере деревьев использовались площадки размером 10×10 м. Выбирались биотопы с разным типом растительности: береза пушистая, тополь, сосна, ель. На опытных участках брали пробы из середины генетических горизонтов почвы: А0 — подстилки, А1 — гумусового горизонта и мхов, образующих надпочвенный покров. Образцы брались до максимальной глубины встречаемости цилиофауны в ризосфере деревьев — 20 см, на расстоянии 20, 40, 60, 80 см от корневой шейки дерева. Объем пробы определялся исходя из навески, необходимой для микроскопического и протозоологического анализа, примерно 100–200 г. Регулярно проводились замеры температуры, влажности и РН почвы по стандартным методикам [Морозов, Захаров, 2009].

В ризосфере тополя и березы насчитывается 6 видов почвенных инфузорий из 5 семейств и 6 родов [Карташев, Залялетдинова, 2015]. Основную массу почвенных цилиат составляют представители семейств *Tetrahymenidae Corliss, 1952* и *Colpodida eKahl, 1926*. Видовой состав почвенных инфузорий в изученных биотопах однороден (таблица 23). Наиболее типичным структурообразующим видом является *Colpoda cucullus*.

Изменения численности почвенных инфузорий в ризосфере тополя и березы в зависимости от расстояния от корневой шейки дерева аналогичны. Численность простейших постепенно увеличивается с уменьшением расстояния до корневой шейки. Высокая численность цилиофауны наблюдается в летние месяцы на расстоянии от 20 до 60 см от корневой шейки деревьев. На расстоянии 80 см численность почвенных инфузорий снижается.

Таблица 23. Среднестатистические значения численности видов почвенных инфузорий в ризосфере тополя и березы в период с мая по август в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

Виды инфузорий	На расстоянии 20 см от корневой шейки тополя/березы													
	Май		Июнь		Июль		Август		Май		Июль		Август	
	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б
<i>Colpoda cucullus</i>	1,85±0,8	2,25±0,9	1±0,01	3,1±0,4	0,8±0,1	1,7±0,2	1,2±0,1	3,45±0,4	0,3±0,01	0,55±0,04	1,1±0,1	1,9±0,2	0,95±0,1	1,55±0,1
<i>Colpidium colpoda</i>	0,75±0,09	0,4±0,01	1,9±0,2	3±0,5	1,1±0,1	1,5±0,1	1,45±0,1	0,75±0,09	0,4±0,01	1,9±0,2	3±0,5	1,1±0,1	1,5±0,1	
<i>Colpoda maupasii</i>	1,75±0,8	0,2±0,01	0,8±0,2	4,1±0,6	4,3±0,9	3,6±0,3	3,25±0,8	0,75±0,09	0,4±0,01	1,9±0,2	3,6±0,3	3,45±0,3	3,25±0,8	
<i>Glaucoma puriformis</i>	0,75±0,08	0,6±0,02	0,6±0,02	3,6±0,9	1,9±0,2	0,9±0,08	0,75±0,1	0,75±0,08	0,6±0,02	0,6±0,02	3,6±0,9	1,9±0,2	0,9±0,08	
<i>Litontus varsaviensis</i>														
<i>Orthodon hamatus</i>														
	На расстоянии 40 см от корневой шейки тополя													
Виды инфузорий	Май		Июнь		Июль		Август		Май		Июль		Август	
	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б
<i>Colpoda cucullus</i>	7±1	3,75±0,8	2,8±0,3	3,1±0,3	4,4±0,8	3,5±0,4	2,9±0,4	2,9±0,2	3,85±0,4	2,6±0,4	2,5±0,3	2,4±0,3	2,35±0,3	1,9±0,1
<i>Colpidium colpoda</i>	2,7±0,4	2±0,3	4,5±0,4	3,9±0,3	1,7±0,2	1,2±0,2	2,25±0,3	1,9±0,2	2,7±0,4	2±0,3	4,5±0,4	3,9±0,3	2,25±0,3	1,9±0,2
<i>Colpoda maupasii</i>														
<i>Glaucoma puriformis</i>														
<i>Litontus varsaviensis</i>	2,2±0,1	0,8±0,03	2,9±0,3	3,6±0,3	3,1±0,5	4,2±1	3,7±0,4	3,7±0,8	2,2±0,1	0,8±0,03	2,9±0,3	3,6±0,3	3,1±0,5	4,2±1
<i>Orthodon hamatus</i>	2,65±0,4	2,45±0,2	3,9±0,4	3,6±0,4	2,3±0,2	0,9±0,07	2,85±0,4	1±0,1	2,65±0,4	2,45±0,2	3,9±0,4	3,6±0,4	2,3±0,2	0,9±0,07

Виды инфузорий	На расстоянии 60 см от корневой шейки тополя/березы											
	Май			Июнь			Июль			Август		
	Т	Б	Т	Т	Б	Т	Т	Б	Т	Т	Б	
<i>Colpoda cucullus</i>	2,2±0,4	2,1±0,3	3,7±0,4	2,2±0,2	3,5±0,5	5,1±1	2±0,3	2,3±0,3	2,8±0,5	2,8±0,3	1,8±0,2	1,4±0,2
<i>Colpidium colpoda</i>	2,8±0,5	2±0,4			2±0,3	2,3±0,2	2,2±0,3	1,55±0,2	0,85±0,03	1,2±0,04	3,1±0,3	0,1±0,01
<i>Colpoda maupasii</i>												
<i>Glaucoma puriformis</i>												
<i>Litontus varsaviensis</i>	1,65±0,3	0,75±0,06	3,3±0,3	2,8±0,2	3,8±0,5	2,8±0,4	2,55±0,3	1,65±0,3	0,6±0,02	1,8±0,09	5,6±1	1,7±0,06
<i>Orthodon hamatus</i>												
	На расстоянии 80 см от корневой шейки тополя/березы											
Виды инфузорий	Май			Июнь			Июль			Август		
	Т	Б	Т	Т	Б	Т	Т	Б	Т	Т	Б	
	2±0,04	1,8±0,2	1,3±0,2	1,35±0,2	3,2±0,4	3,6±0,3	0,8±0,09	1,9±0,1	0,55±0,01	0,7±0,01	1,8±0,3	0,95±0,01
<i>Colpoda cucullus</i>												
<i>Colpidium colpoda</i>												
<i>Colpoda maupasii</i>												
<i>Glaucoma puriformis</i>												
<i>Litontus varsaviensis</i>	1,35±0,03	0,25±0,01	1±0,1	1,1±0,2	2,6±0,2	2,5±0,2	0,95±0,06	2±0,3	0,35±0,001	0,95±0,01	1,4±0,2	2,6±0,3
<i>Orthodon hamatus</i>												

Примечание. Т – тополь; Б – береза; X±Mt – среднеарифметическое значение численности инфузорий в 1000 экз. с 95 % доверительным интервалом.

В исследованиях М.С. Гилярова (1982) по пространственному распределению простейших в прикорневой почве субтропических растений Ленкоранской природной области показано, что частота встречаемости и численность различных видов простейших неоднородна. Общее количество простейших в прикорневой зоне выше, чем в почве соседнего участка, лишенного корней. Вероятно, в области ризосферы создаются оптимальные условия для жизнедеятельности организмов [Лепинис, 1963].

С мая по август в ризосфере тополя доминируют виды *Chilodonella cucullus* (24 %), *Litontus varsaviensis* (23 %), *Orthodon hamatus* (19 %). Наблюдается равномерное увеличение численности видов инфузорий в весенне-летний период с последующим снижением в конце августа.

Для вида *Chilodonella cucullus* максимальное значение численности приходится на июль —  $4,4 \pm 0,8$  и  $3,5 \pm 0,5$  тыс. экз./г соответственно на расстоянии 40 и 60 см от корневой шейки дерева; в августе численность почвенных инфузорий снижается до  $2,9 \pm 0,4$  и  $2 \pm 0,3$  тыс. экз./г. На расстоянии 20 см от корневой шейки дерева в июле максимальное значение численности наблюдается у вида *Litontus varsaviensis* ( $4,3 \pm 0,9$  тыс. экз./г), минимальное — в августе ( $0,95 \pm 0,06$  тыс. экз./г) на расстоянии 80 см от корневой шейки. Максимальная численность ( $5,6 \pm 0,1$  тыс. экз./г) вида *Orthodon hamatus* приходится на июнь на расстоянии 60 см от корневой шейки, минимальная ( $0,95 \pm 0,01$  тыс. экз./г) — на май на расстоянии 80 см от корневой шейки. К группе рецедентов можно отнести вид инфузорий *Glaucoma puriformis* (1,6 %) с максимальными значениями численности ( $0,6 \pm 0,1$  тыс. экз./г) в июне.

В ризосфере березы доминирующими видами являются *Chilodonella cucullus* (27 %), *Litontus varsaviensis* (24 %) и *Colpoda taupaci* (19 %). Максимальное значение численности ( $5,1 \pm 1$  тыс. экз./г) вида *Chilodonella cucullus* наблюдается в июле на расстоянии 60 см, минимальное ( $1,7 \pm 0,2$  тыс. экз./г) — в июле на расстоянии 20 см от корневой шейки дерева. Наибольшая численность инфузорий вида *Litontus varsaviensis* обнаружена на расстоянии 20 и 40 см от корневой шейки дерева ( $\sim 2,9 \pm 0,4$  тыс. экз./г) и постепенно снижается с удалением от нее до  $1,8 \pm 0,2$  тыс. экз./г. Численность доминирующего вида *Colpoda taupaci* пространственно равномерна в течение периода наблюдения, за исключением июня, когда на расстоянии 40 и 60 см от корневой шейки дерева максимальная

численность составляла  $3,9 \pm 0,3$  тыс. экз./г. К группе рецедентов, как и в ризосфере тополя, относится вид инфузорий *Glaucota puriformis* (1,2 %), максимальные значения численности которого ( $0,4 \pm 0,08$  тыс. экз./г) имели место в июле на расстоянии 40 см от корневой шейки дерева.

Анализ данных, представленных на рисунке 12, позволяет заметить, что наибольшее количество инфузорий наблюдается в июне: тополь — 41850 экз./г; береза — 54200 экз./г, а также в июле: тополь — 47400 экз./г; береза — 46650 экз./г. Летние месяцы являются наиболее благоприятными для жизнедеятельности почвенных цилиат, так как физико-химические особенности почв — увлажнение и температура — оптимальны для размножения (таблица 24).

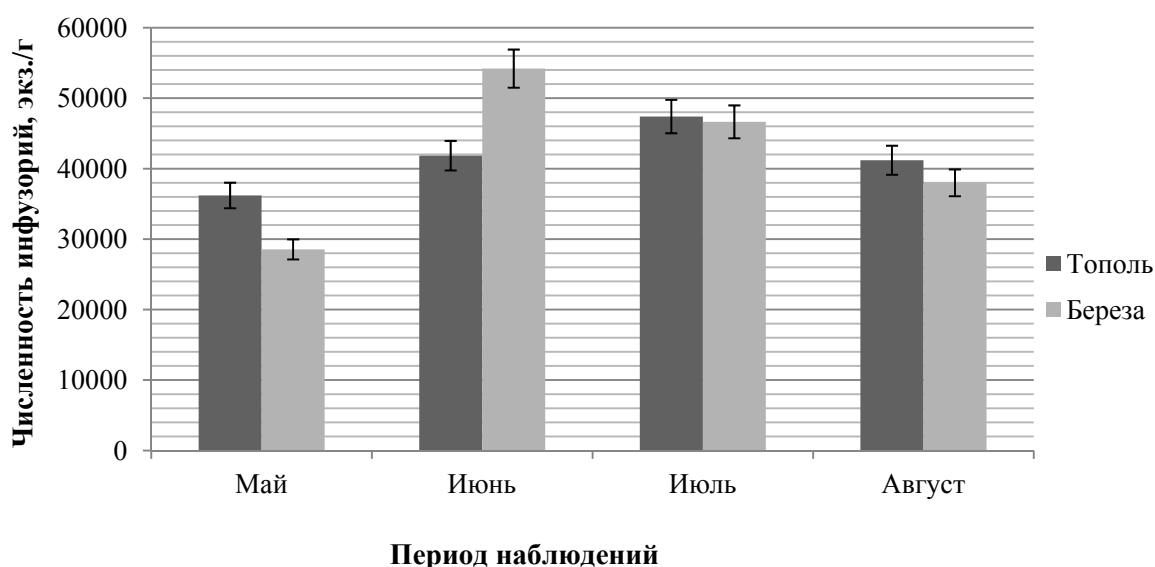


Рисунок 12. Сезонная численность почвенных инфузорий в ризосфере корней тополя и березы

По данным исследования построена асимметричная колоколообразная пространственная зависимость численности сообществ почвенных инфузорий от расстояния до корневой шейки растений (рисунок 13). Максимальные значения численности инфузорий в ризосфере тополя и березы характерны для расстояния 40 см. Доминантными в двух рассмотренных биотопах являются виды инфузорий *Colpoda cucullus* и *Colpidium colpoda*, рецессивными видами в ризосфере тополя являются *Colpoda maupaci* и *Orthodon hamatus*. Вид *Litontus varsaviensis* незначительно изменяется по численности. В ризосфере березы рецессивными видами инфузорий являются *Colpoda maupaci* и *Litontus varsaviensis*.



Таблица 24. Физико-химические показатели исследуемого биотопа

Физико-химический показатель	Май		Июнь		Июль		Август	
	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б
Влажность, %	41,5±1,3	42,8±1,8	9±1,5	12,3±2,1	19,5±2,3	19±1,9	15,8±1,8	14,3±2,1
Температура, С°	5	5	24	23	15	16	12	12
pH	6,6±1,1	6,0±1,2	6,0±1,3	6,0±1,2	6,1±0,9	5,7±0,9	6,8±1,2	6,7±1,1

Примечание. Т – тополь; Б – береза.

В июне происходят изменения пространственной структуры сообществ инфузорий, обитающих в ризосфере тополя (рисунок 14). Отмечается расслоение и смещение пространственных распределений в сообществах инфузорий. Максимальное значение численности почвенных инфузорий фиксируется на расстоянии 40 см от корневой шейки для двух видов: *Colpoda taupaci* и *Colpidium colpoda*.

Для инфузорий *Orthodon hamatus*, *Colpoda cucullus* и *Litontus varsaviensis* максимум численности смещается на расстояние 60 см. Вид *Orthodon hamatus* становится доминирующим, виды *Colpidium colpoda* и *Glaukoma puriformis* — рецессивными, их численность не превышает 1000 экз./г. Это указывает на развитие конкурентных взаимоотношений в сообществе почвенных инфузорий. Следует отметить, что вид *Glaukoma puriformis* в рассматриваемых биотопах в мае не присутствовал, возможно, это связано с повышением температурного режима [Алекперов, Мамедова, 2014]. Доминирующими видами в ризосфере березы являются *Colpoda taupaci* и *Litontus varsaviensis*. Рецессивный вид *Colpidium colpoda* наблюдался на расстоянии 80 см от корневой шейки березы пушистой, его численность варьировала в пределах 1100 экз./г., что связано с конкурентными взаимоотношениями в сообществе инфузорий.

Анализ данных, представленных на рисунке 15, позволяет выявить изменение в июльский период пространственной структуры

сообществ, выражающееся в расслоении. Для каждого вида простейших характерно индивидуальное пространственное распределение, что, вероятно, связано с благоприятными трофическими и абиотическими условиями. Доминирующими по численности видами, характерными для рассматриваемых биотопов, являются *Colpoda cucullus* и *Litontus varsaviensis*, между которыми наблюдается пространственная конкуренция. Три вида инфузорий в ризосферах тополя и березы: *Orthodon hamatus*, *Colpidium colpoda* и *Colpoda taupaci*, с невысокими значениями численности синхронизированы в пространственном распределении и дифференцируются на расстоянии 80 см в зависимости от трофической специализации.

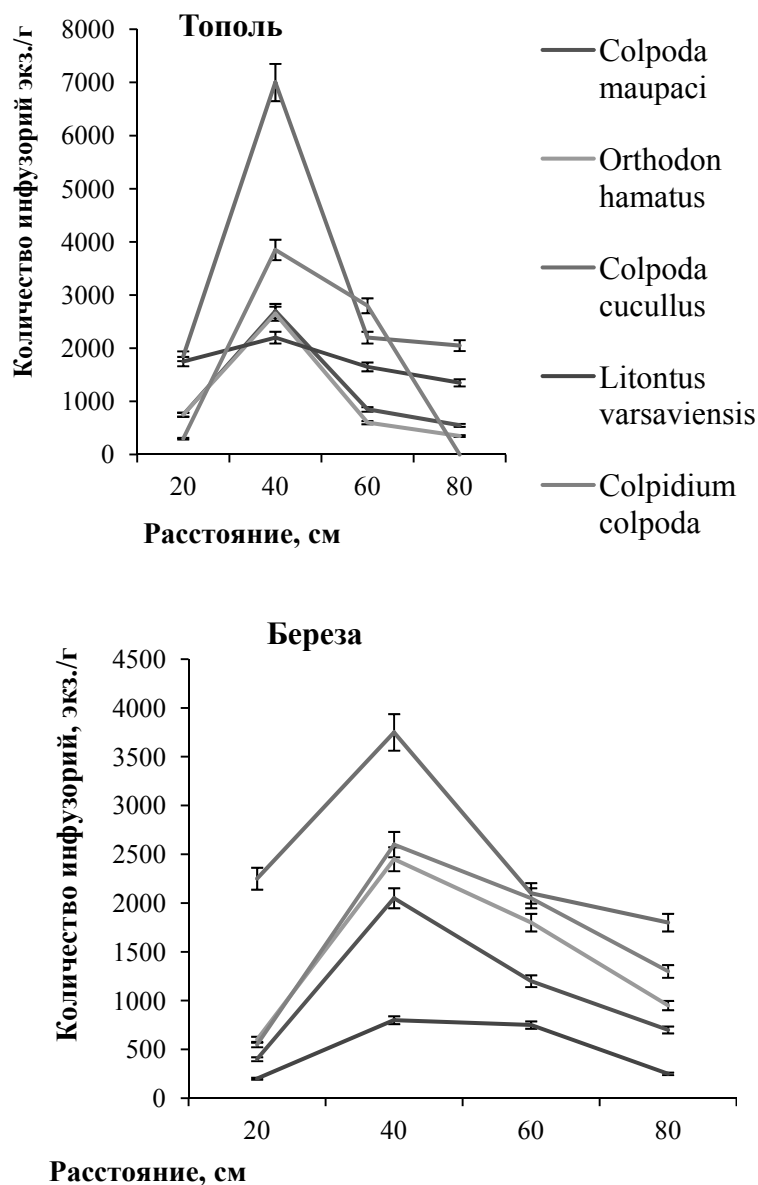


Рисунок 13. Численность видов инфузорий в ризосфере в зависимости от расстояния до корневой шейки деревьев в мае

Вид *Glaucoma puriformis* вытесняется из сообщества, его численность не превышает 400 экз./г, за исключением 20-сантиметрового расстояния от корневой шейки тополя. Численность вида находилась в пределах 300 экз./г. Максимальная численность почвенных инфузорий (400 экз./г) в ризосфере березы отмечалась на расстоянии 40 см от корневой шейки дерева.

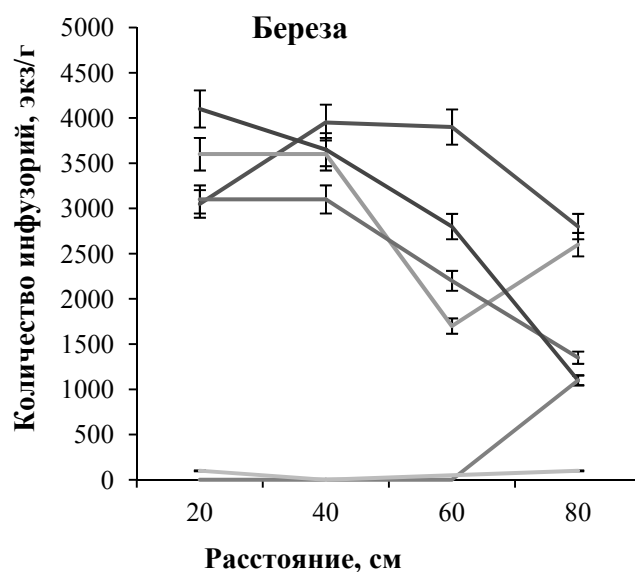
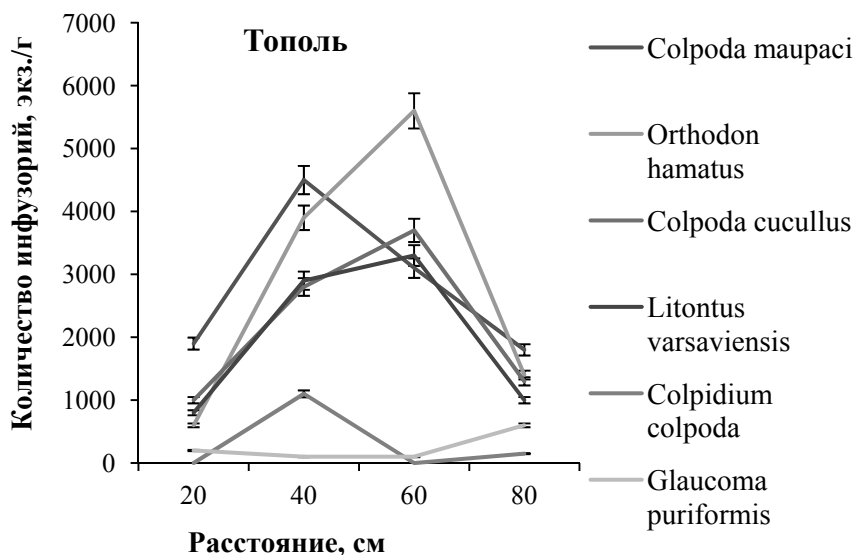


Рисунок 14. Численность видов инфузорий в ризосфере в зависимости от расстояния до корневой шейки тополя и березы в июне

Сообщество почвенных инфузорий в августе (рисунок 16) характеризуется снижением общей численности. Происходит аналогичное для всех видов пространственное распределение с максимальным значением на расстоянии 20 см от корневой шейки тополя.

К доминантным видам инфузорий, обитающих в ризосфере тополя, можно отнести *Litontus varsaviensis*, *Orthodon hamatus* и *Colpoda cucullus*, к депрессивному виду — *Glaukoma puriformis*. Аналогичное пространственное распределение наблюдалось и в сообществах инфузорий в ризосфере березы. Доминирующими видами являются *Litontus varsaviensis* и *Colpoda cucullus*, рецессивными — *Glaukoma puriformis* и *Orthodon hamatus*.

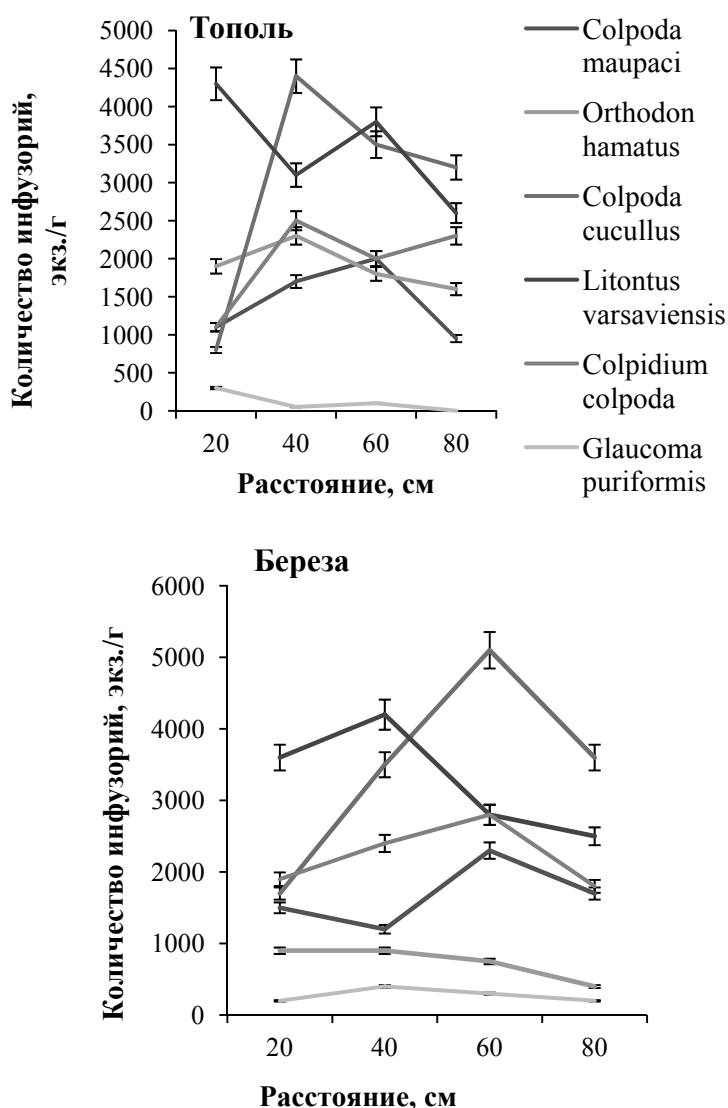


Рисунок 15. Численность видов почвенных инфузорий в ризосфере в зависимости от расстояния до корневой шейки деревьев в июле

Таким образом, в результате проведенных исследований можно считать, что пространственная структура сообществ почвенных инфузорий в ризосфере березы и тополя динамично изменяется в летний период. Выделяются типы пространственной структурной се-

зонной адаптации сообществ почвенных инфузорий: пространственная синхронизация, расслоение и смещение пространственных максимумов численности инфузорий, пространственная десинхронизация структуры сообществ. Видовое разнообразие изученных сообществ однородно, наиболее типичными структурообразующими видами являются *Colpoda cucullus*, *Glaucoma puriformis*. Численность почвенных инфузорий меняется в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева: наибольшее количество цилиофауны наблюдается на расстоянии 20 и 40 см.

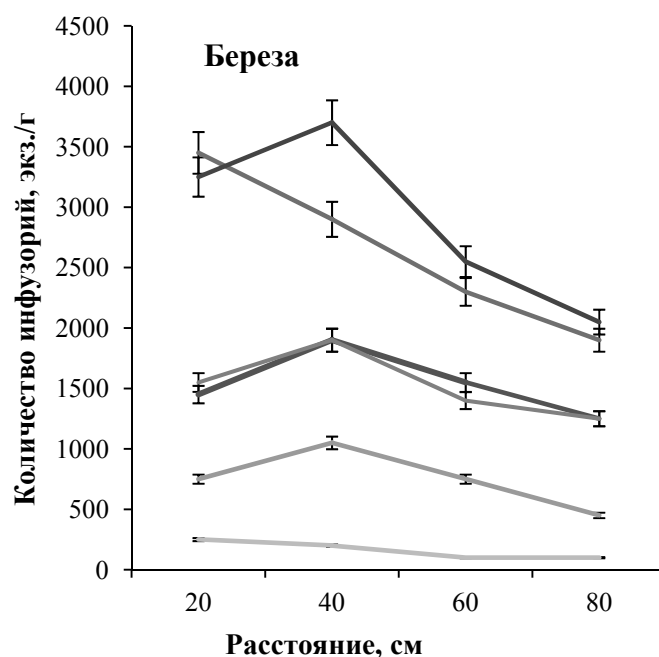
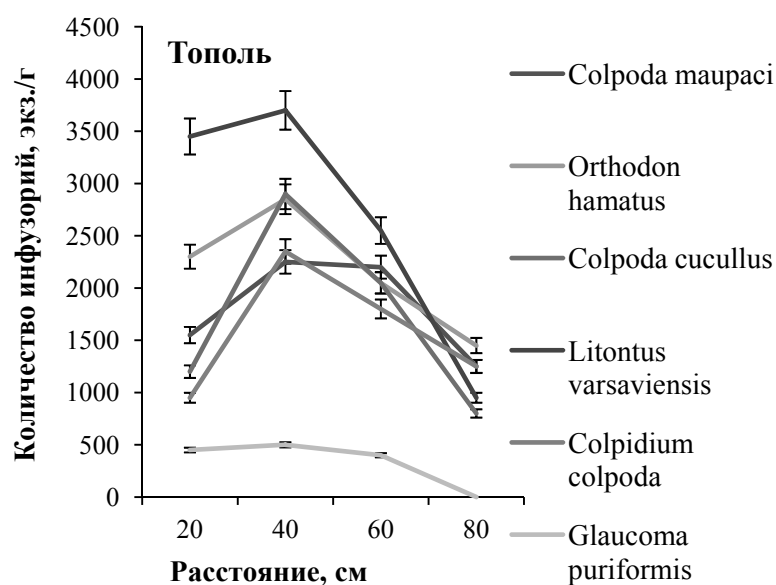


Рисунок 16. Численность видов почвенных инфузорий в ризосфере в зависимости от расстояния до корневой шейки деревьев в августе

## 2.4. Пространственная структура сообществ почвенных инфузорий в ризосфере ели и сосны

Структура сообществ почвенных инфузорий связана с растительностью и изменяется в зависимости от ее вида. В доступной литературе не удалось обнаружить исследований по пространственному распределению почвенных инфузорий в ризосфере хвойных деревьев. В связи с этим представляет интерес изучение распределения почвенных инфузорий в ризосфере ели и сосны.

Исследования проводились в окрестностях подтаежной зоны Западной Сибири, Томской области. Отбор почвенных проб осуществлялся с мая по сентябрь 2015 г. Образцы для исследования численности и видового состава инфузорий отбирались в светло-серых лесных почвах [Непряхин, 1977]. Для исследования микростационального распределения почвенных инфузорий выбран хвойный лес с подростом ели, зеленомошно-разнотравный. Его древесный ярус образован преимущественно сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и елью обыкновенной (*Picea abies* L.). Кустарничковый ярус занимает 40 % проективного покрытия, доминирует земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), в травяном ярусе преобладают крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), ромашка обыкновенная (*Matricaria matricarioides* L.), репейник (*Actium* L.), подорожник (*Plantago* L.) [Лапшина, 1997; Резник, 2005].

Для изучения особенностей пространственного распределения почвенных инфузорий использовались площадки размером 10×10 м. Для сбора образцов служили ризосферы корней сосны обыкновенной и ели обыкновенной. Образцы отбирали до максимальной глубины встречаемости цилиофауны — около 20 см, на расстоянии 20, 40, 60, 80 см от корневой шейки деревьев. Регулярно проводились замеры температуры, влажности и pH почвы по стандартным методикам.

Сообщество почвенных инфузорий в ризосфере сосны и ели насчитывает 7 видов из 5 семейств и 7 родов. Основную массу почвенных цилиат составляют представители семейств *Tetrahymenidae* Corliss, 1952 и *Colpodidae* Kahl, 1926. Видовой состав почвенных инфузорий в изученных биотопах однороден. Наиболее типичным структурообразующим видом является *Colpoda cucullus* [Карташев, Залялетдинова, 2015].

Из анализа данных, представленных на рисунке 17, видно, что наибольшее количество инфузорий в ризосфере ели наблюдается в июне (63300 экз./г). Максимальная численность инфузорий в ризосфере сосны (50700 экз./г) приходится на июль. Летние месяцы являются наиболее благоприятными для жизнедеятельности почвенных цилиат, так как физико-химические показатели почв — увлажнение, температура — оптимальны для размножения (таблица 25).

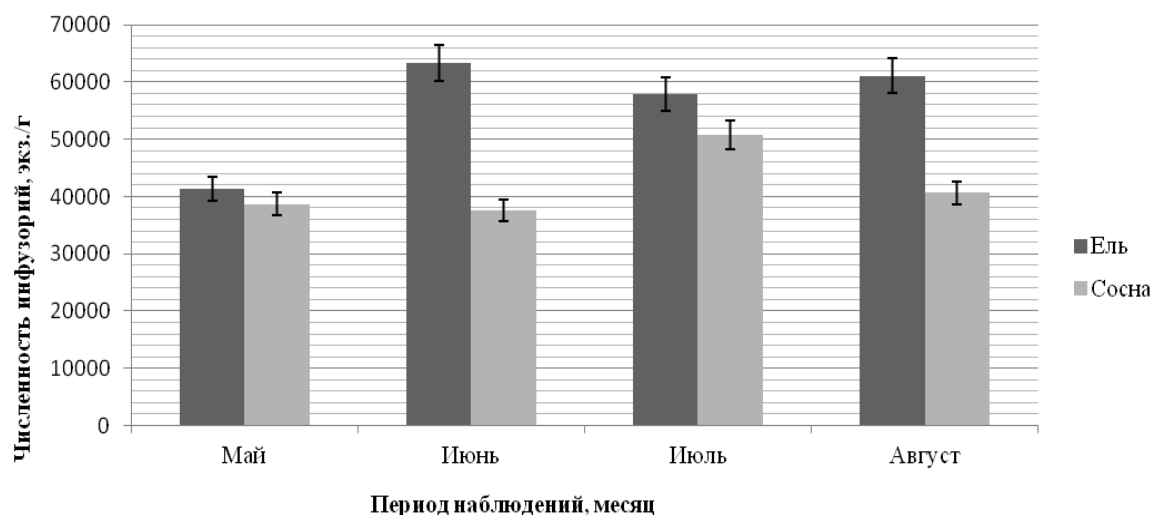


Рисунок 17. Сезонная численность почвенных инфузорий в ризосферах ели и сосны

Таблица 25. Физико-химические показатели исследуемого биотопа

Физико-химические показатели	Май		Июнь		Июль		Август	
	Е	С	Е	С	Е	С	Е	С
Влажность, %	32	34	28	9,7	23	19	28	31
Температура, С°	4	4	21	23	15	16	10	10
рН	5,4	5,4	5,3	5,7	5,4	5,4	6,8	6,9

Примечание: Е – ель; С – сосна.

Из анализа данных, представленных на рисунке 18, очевидна зависимость численности почвенных инфузорий от расстояния до корневой шейки деревьев. Максимальное значение численности инфузорий в ризосфере ели наблюдается на расстоянии 40 см. Исключение составляет вид *Colpoda taurasi*, максимум численности

которого (4800 экз./г) приходится на расстояние 20 см от корневой шейки ели. С увеличением расстояния численность вида снижается. Вид находится в доминантном положении — 2350 экз./г на расстоянии 80 см от корневой шейки. Численность депрессивных видов *Litontus varsaviensis*, *Orthodon hamatus* и *Vorticella microstoma* не превышает 900 экз./г.

Доминирующим видом в ризосфере сосны является вид *Colpoda taupaci*, максимум численности которого (4750 экз./г) находится на расстоянии 40 см от корневой шейки. Численность других видов равномерно снижается на расстоянии от 20 до 80 см от корневой шейки в зависимости от трофической специализации.

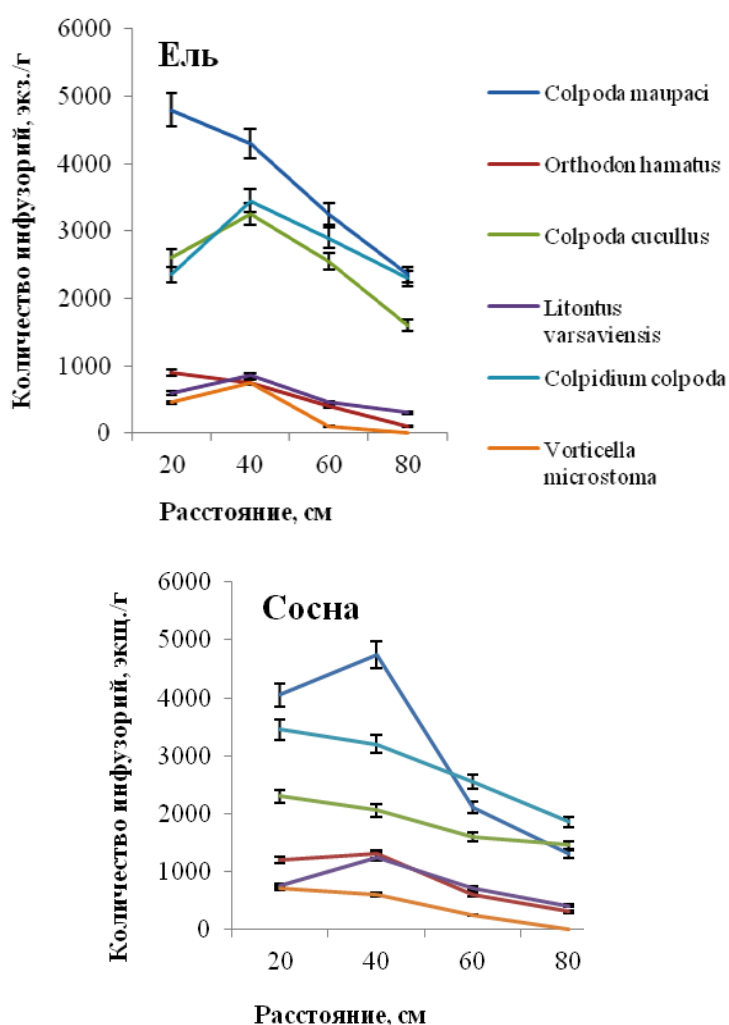


Рис. 18. Численность видов инфузорий в ризосфере ели и сосны в зависимости от расстояния до корневой шейки деревьев в мае

Пространственное распределение почвенных инфузорий в июне в ризосфере сосны (рисунок 19) характеризуется снижением численности по мере увеличения расстояния до корневой шейки дере-



ва. Наблюдается пространственная десинхронизация численности видов. Для пяти видов характерно снижение численности инфузорий с максимальным значением на расстоянии 20 см от корневой шейки сосны. К доминантным видам инфузорий, обитающих в ризосфере сосны, можно отнести *Colpoda cucullus* и *Colpoda taupaci*, к депрессивному виду — *Vorticella microstoma*. Минимальная численность от 100 до 500 экз./г характерна для видов *Vorticella microstoma*, *Orthodon hamatus* и *Colpoda taupaci* на расстоянии 60 см от корневой шейки сосны. Возможно, они конкурируют с *Colpidium colpoda* за пищевые ресурсы, так как численность этого вида увеличивается до 1700 экз./г на расстоянии 60 см и снижается на расстоянии 80 см от корневой шейки. В то же время численность депрессивных видов постепенно увеличивается.

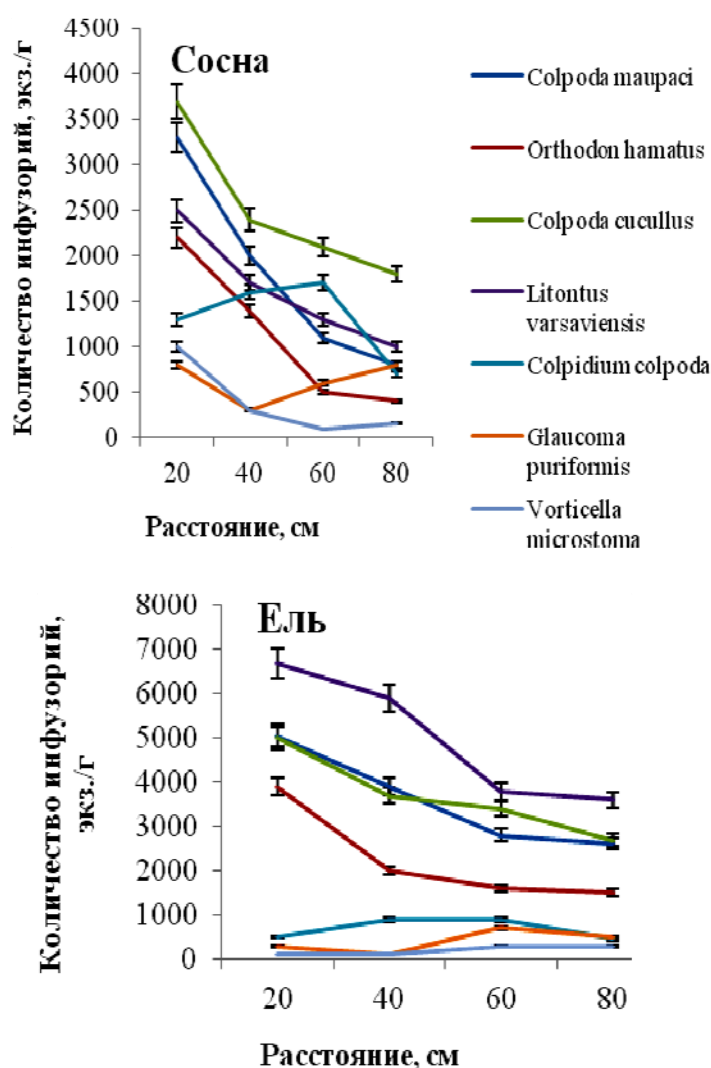


Рис. 19. Численность видов инфузорий в ризосфере сосны и ели в июне в зависимости от расстояния до корневой шейки

В ризосфере ели максимальная численность инфузорий наблюдается на расстоянии 20 см от корневой шейки дерева (см. рисунок 19). Доминирующими видами являются *Litontus varsaviensis* и *Colpoda cucullus*, рецессивными — *Vorticella microstoma*, *Glaucoma puriformis* и *Colpidium colpoda*, численность которых повышается при снижении численности доминантных видов на расстоянии 60 см.

В июле наблюдается существенное изменение структуры сообществ инфузорий, обитающих в ризосфере ели (рисунок 20).

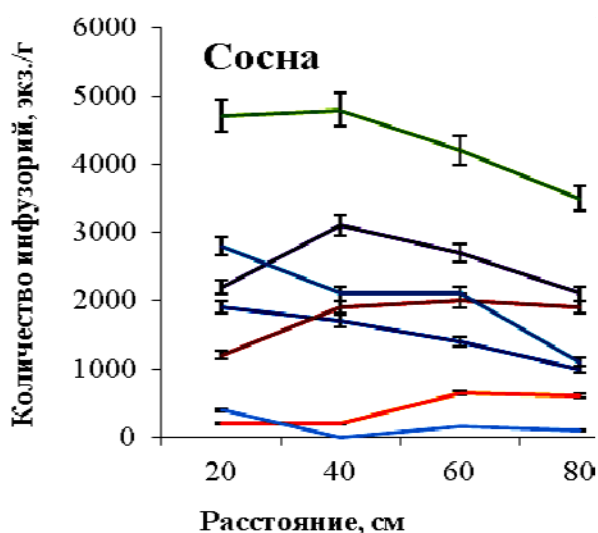
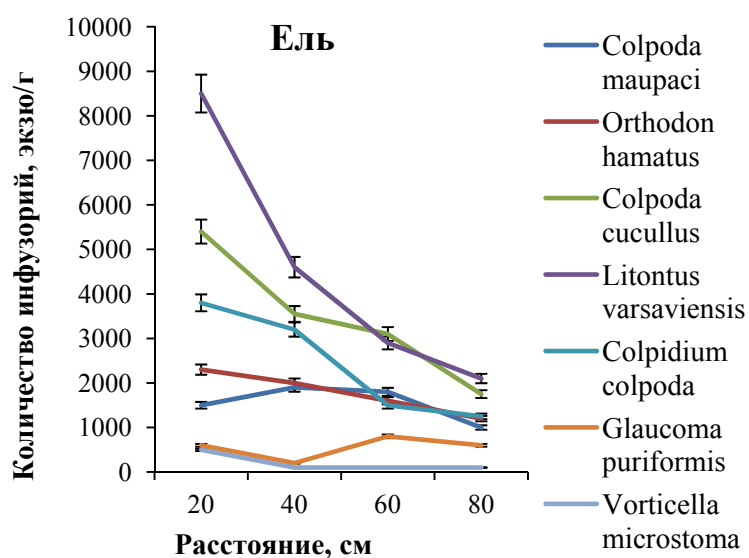


Рис. 20. Численность видов почвенных инфузорий в ризосфере ели и сосны в июле в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

Происходит расслоение пространственной структуры сообществ инфузорий. Максимальное значение численности инфузорий (от 600 до 8500 экз./г) наблюдается на расстоянии 20 см от корневой шейки ели с постепенным снижением на расстоянии 80 см. Для двух видов инфузорий характерно повышение численности в 60 см от корневой шейки ели. Наблюдаются конкурентные пространственные взаимоотношения видов в сообществах. В июле на фоне благоприятных условий происходит повышение общей численности инфузорий и пространственное перераспределение структуры сообществ в ризосфере сосны — доминирующим видом становится *Colpoda cucullus*. Виды *Glaukoma puriformis* и *Vorticella microstoma* становятся депрессивными, их численность не превышает 650 экз./г. Отмечается пространственное смещение максимальных значений численности простейших. Для трех видов инфузорий повышенное количество особей наблюдается на расстоянии 20 см, для двух видов — на расстоянии 40 см и для двух видов — на расстоянии 60 см.

Анализ данных, представленных на рисунке 21, позволяет выявить изменение пространственной структуры сообществ в ризосфере ели. Для каждого вида простейших характерно индивидуальное пространственное распределение, что, вероятно, связано с благоприятными условиями. В ризосфере ели доминирующим по численности является вид *Litontus varsaviensis* — 6900 экз./г, с максимальной численностью на расстоянии 40 см от корневой шейки дерева. Депрессивные виды *Glaukoma puriformis* и *Vorticella microstoma* (от 100 до 750 экз./г) характеризуются слабо выраженной изменчивостью. У четырех субдоминантных видов происходит снижение численности на расстоянии 60 и 80 см от корневой шейки ели.

В ризосфере сосны в августе наблюдается снижение общей численности инфузорий и адаптивное изменение пространственной структуры сообществ. Доминирующими по численности являются виды *Colpoda cucullus*, *Litontus varsaviensis*, *Colpidium colpoda* и *Colpoda taupaci* с высокими значениями численности на расстоянии 20 и 40 см и низкими — в области 60 и 80 см от корневой шейки дерева. К депрессивным видам, как и в ризосфере ели, относятся *Glaukoma puriformis* и *Vorticella microstoma*: от 100 до 300 экз./г.

Таким образом, на основании результатов исследований пространственного распределения почвенных инфузорий в ризосфере хвойных пород деревьев можно считать, что видовое разнообразие

изученных биотопов в летний период однородно. Типичными структурообразующими видами являются *Colpoda cucullus*, *Litontus varsaviensis*, *Colpidium colpoda*, *Glaucoma puriformis* и *Vorticella microstoma*. Численность почвенных инфузорий в ризосфере ели и сосны изменяется в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева. Наибольшее количество цилиофауны наблюдается на расстоянии 20 и 40 см. В благоприятных условиях при повышении общей численности почвенных инфузорий происходит расслоение пространственной структуры сообществ и рост численности особей на расстоянии 60–80 см от корневой шейки дерева.

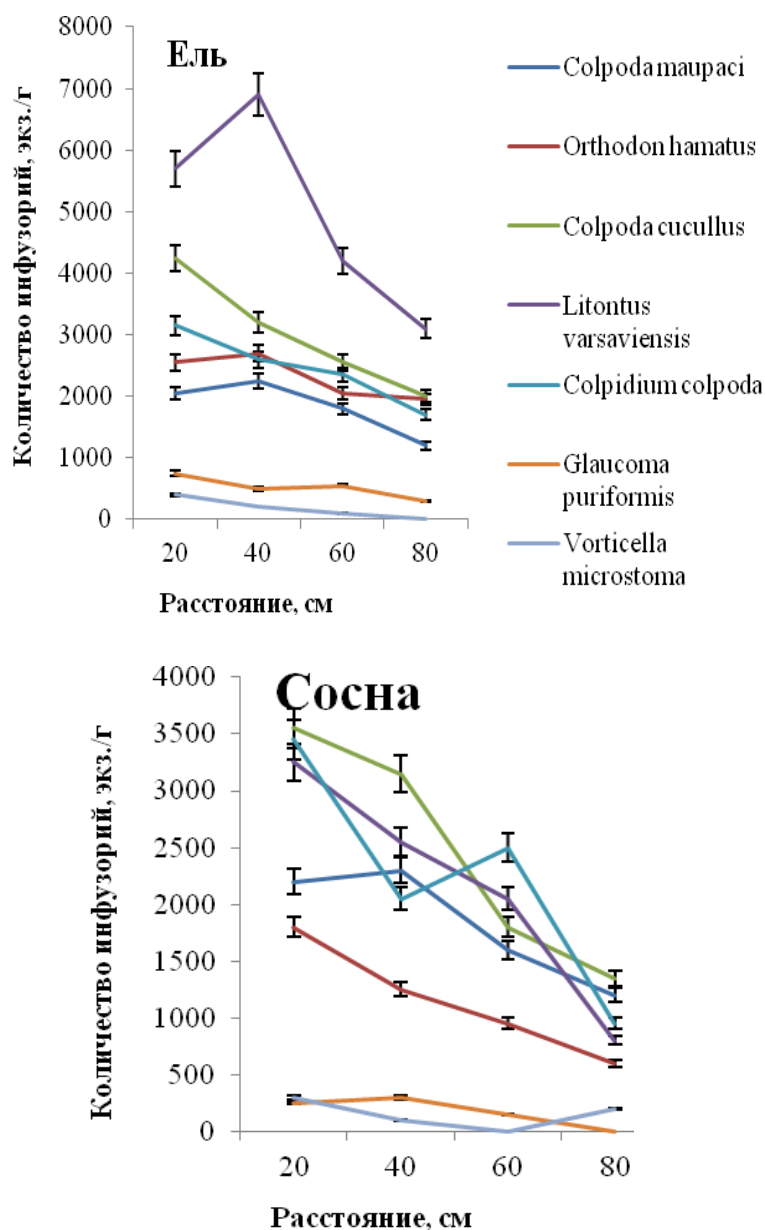


Рис. 21. Численность видов почвенных инфузорий в ризосфере ели и сосны в августе в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

В неблагоприятных условиях при снижении общей численности наблюдается концентрация инфузорий в области 20–40 см от корневой шейки ели и сосны. Следовательно, пространственная численность и видовое разнообразие почвенных инфузорий в ризосфере деревьев сезонно динамичны, изменяются в зависимости от климатических факторов, пищевых ресурсов и конкуренции. Пространственная структура численности сообществ почвенных инфузорий в ризосфере деревьев может использоваться в качестве биоиндикации благоприятного роста растений.

### **3. Влияние нефтезагрязнений на сообщества почвенных инфузорий**

#### **3.1. Процессы в почве, обусловленные нефтезагрязнениями**

Нефть и нефтепродукты относятся к распространенным загрязнителям природной среды, вызывают существенные изменения химического состава, свойств и структуры почвы [Пиковский, 2003].

При загрязнении почвы нефтью и нефтепродуктами наблюдаются отклонения в морфологических признаках почвы: темный цвет по сравнению с незагрязненными образцами; большая плотность; характерные масляные пленки, отливающие несколькими цветами; образование столбчатой структуры в нижней части профиля почв [Сулейманов, Назыров, 2007]. Происходит изменение физических свойств: увеличение водопрочных агрегатов; образование структурных отдельностей размером больше 10 мм; агрегирование почвенных частиц, что приводит к росту глыбистых частиц и снижению агрономически ценных структурных отдельностей. Ухудшение физических свойств почв проявляется в том, что нефть вытесняет воздух, нарушается поступление воды, питательных веществ, что ведет к замедлению темпов развития растений [Логинов, 2000]. Повышается количество углерода в гумусовом горизонте, но ухудшаются свойства почв как питательного субстрата для растений. Гидрофобные частицы нефти затрудняют поступление влаги к корням растений, что приводит к физиологическим изменениям. Продукты трансформации нефти изменяют состав почвенного гумуса. На первых стадиях загрязнения изменяются липидные и кислотные компоненты, увеличивается содержание нерастворимого гумина, возможно повышение подвижности гумусовых компонентов и ряда микроэлементов. Поступление нефти в почву неоднозначно влияет на активность ферментов, которая может усиливаться или ослабевать в зависимости от концентрации, вида загрязнителя и типа почвы [Хазиев, 1976].

Так, при загрязнении чернозема нефтью от 3 до 25 % массы почвы активность почвенных ферментов снижается. При невысоком нефтезагрязнении, примерно 1 %, уровень активности каталазы в почве восстанавливается, при загрязнении, равном 10 %, — повышается. Нефтяное загрязнение изменяет окислительно-восстано-

вительные условия в почве в сторону восстановительных, нефть и нефтепродукты заполняют поры, обволакивают частицы почвы, создают анаэробные условия, снижают воздухопроницаемость и окислительно-восстановительный потенциал почвы [Колесников, 2007].

Воздействие нефти на комплекс почвенных микроорганизмов неоднозначно. Исследования, проведенные в различных биоклиматических зонах, показали, что при нефтезагрязнениях увеличивается численность и активность углеводородоокисляющих микроорганизмов, осуществляющих подготовительный этап метаболизма углеводов (Пиковский, 1988). Развитию анаэробных микроорганизмов способствует понижение концентрации кислорода. Одной из причин анаэробнозиса может быть интенсивное потребление кислорода возросшим числом аэробных УОМ. Нефтяное загрязнение воздействует на интенсивность многих биохимических процессов, осуществляемых в основном ферментами микроорганизмов. Микробиологическое разрушение нефти обуславливают два фактора: наличие сложных ферментов — оксидоредуктаз, осуществляющих окислительно-восстановительные процессы, и наличие в клетках приспособлений, обеспечивающих поглощение гидрофобных субстратов [Коронелли, 1996; Никитина, Голодяев, 2003].

Показано, что с ростом концентрации водного раствора дизельного топлива двигательная активность парамеций снижается. Многие инфузории активно делятся. В опытных растворах отмечается снижение численности парамеций, уменьшение их размеров. Численность *C. aspera* представлена единичными экземплярами. В результате конкуренции их заменяют более крупные кольподы. Движение инфузорий замедляется, часть организмов находится в неподвижном состоянии [Пахомова, Минченко, 2013]. В работах Л.И. Никитиной (2011) установлено, что углеводородные пленки и эмульсии летнего дизельного топлива и бензина в концентрации 25 мг/л оказывают дифференцированное влияние на культуры инфузорий *Paramecium caudatum*, *Colpoda maupasii*, *Vorticella convallaria*. Углеводородные пленки обволакивают клетки инфузорий, закупоривают выделительные поры сократительных вакуолей, которые увеличиваются в размерах, и оболочки разрываются. Кольподы и перитрихи под влиянием углеводородных пленок образуют атипичные формы с крупными вакуолями. В результате воздействия эмульсий нефтепродуктов в культуре инфузорий происходит медленное разрушение клеток. Инфузории замедляют движение,

останавливаются и медленно разрушаются. Исследования Л.И. Никитиной (2011) в почвах, загрязненных нефтепродуктами (склад горюче-смазочных материалов) в летний период выявили 36 видов инфузорий, которые относятся к подклассу цилиат, 12 отрядам и 14 семействам. Наиболее разнообразен видовой состав пресноводных инфузорий — он включает 32 вида. Сообщество почвенных инфузорий составляют 23 вида. Увеличение видового разнообразия происходит от весны к лету с последующим снижением к осени. Сообщества инфузорий в различные сезоны образуют *Holophrya hexatricha*, *Holophrya simplex*, *Dileptus nitroviensis*, *Dileptus ancer*, *Colpoda cucullus*, *Colpoda steine*, *Colpoda maupasi*, *Chilodonella cucullus*, *Chilouncinata*, *Uronema acutum*.

Сведения о взаимодействии простейших с нефтью и ее производными ограничены. Установлено, что простейшие более устойчивы к загрязнению почвы нефтью по сравнению с другими группами беспозвоночных. Инфузории, жгутиконосцы и голые амебы постоянно присутствуют в загрязненной нефтью почве и характеризуются разнообразным видовым составом [Карташев, 2014].

Характерно, что при общем отрицательном действии нефти на почву и ее биологическую активность почвенные инфузории могут принимать активное участие в деградации нефти [Артемьева, Жеребцов, 1999; Алекперов, 1992].

### **3.2. Хроническое влияние нефтезагрязнений на почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах**

Для оценки влияния различных концентраций нефти на сообщества почвенных инфузорий в естественных биоценозах светло-серых лесных и болотных почв поверхностно загрязнялись площадки размером 1 м<sup>2</sup> товарной нефтью при одноразовом ее внесении с концентрацией 20, 100 и 200 г/кг. В качестве контрольных площадок использовались незагрязненные участки аналогичных светло-серых лесных и болотных почв. Отбор проб осуществляли еженедельно в пяти точках на каждом участке. Образцы отбирались из поверхностных горизонтов почвы [ГОСТ 17.4.3.01-83; ГОСТ 17.4.4.02-84]: А0, А1, А1А2. Оценивалась зависимость численности по каждому виду почвенных инфузорий от влияния нефти, действующей хронически в течение двухлетнего периода. В лаборатор-



ных и полевых исследованиях использовалась товарная нефть Лугенецкого месторождения [Герасимова, Коваленко, Сагаченко, 2003].

Сравнительный анализ данных, полученных в опытах с загрязнением почвы нефтью, выявил, что изменение численности почвенных инфузорий происходит в первые дни после внесения нефти.

Как видно на рисунке 22, влияние на численность цилиат оказывают небольшие концентрации внесенной нефти — 20 г/кг.

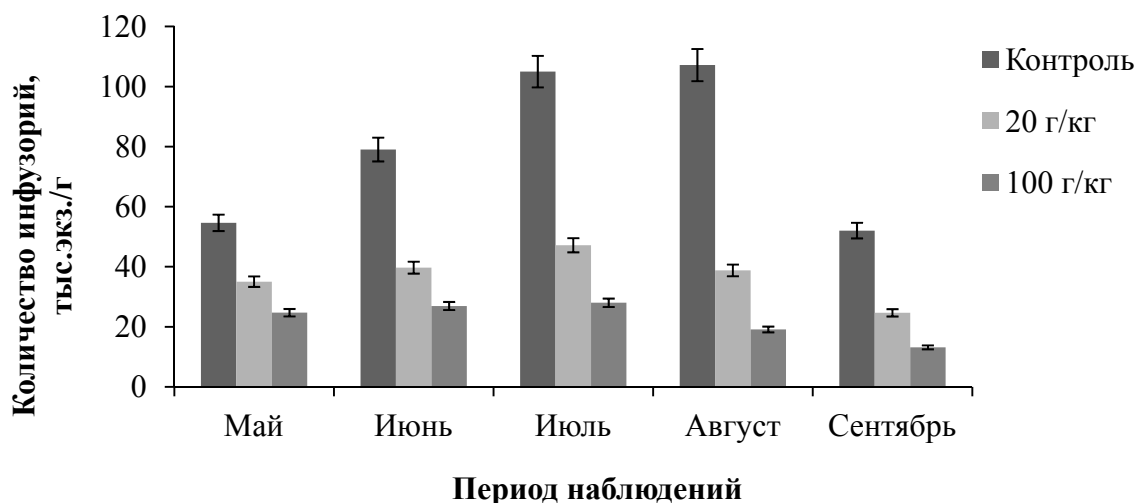


Рисунок 22. Изменение общей численности почвенных инфузорий в зависимости от концентрации нефти, 2014 г.

Увеличение концентрации нефтезагрязнений до 100 г/кг приводит к снижению численности почвенных инфузорий. Высокая гибель инфузорий наблюдается в первые сутки после внесения нефти. В последующий период численность инфузорий изменяется в зависимости от видовой устойчивости. Минимальное значение численности почвенных инфузорий наблюдается при концентрации нефти 100 г/кг почвы. Уменьшение численности цилиофауны, возможно, связано с изменением влажности, так как при нефтезагрязнениях ухудшается водопроницаемость почвы. Влияние нефти заключается в изменении свойств почвы и в химической токсичности. Ароматические углеводороды нефти оказывают токсическое влияние на живые организмы (Шарова, 2000). Отрицательное воздействие углеводородной пленки и эмульсии нефтепродуктов на культуру инфузорий подтверждается исследованиями Л.И. Никитиной, А.В. Жукова, А.В. Приходько (2011).

Анализ данных, представленных на рисунке 23 и в таблице 26, показывает, что при низкой остаточной концентрации нефти восстановление численности сообществ инфузорий происходит в

весенне-летний период 2015 г. Вероятно, процесс восстановления численности почвенных инфузорий связан с остаточным токсическим влиянием нефти на почву. Характер сезонной динамики численности инфузорий остается без изменений.

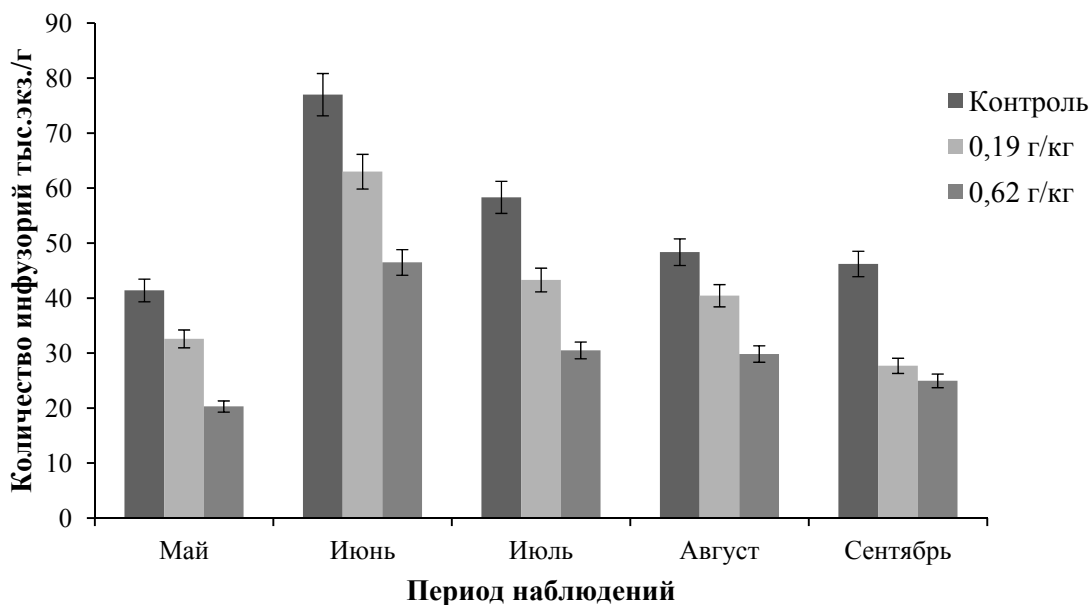


Рисунок 23. Изменение общей численности почвенных инфузорий в зависимости от концентрации нефти в восстановительный период, 2015 г.

В июне наблюдается повышение численности инфузорий в почве опытных участков с концентрацией внесенной нефти 20 г/кг и 100 г/кг. Происходит постепенное восстановление численности почвенных инфузорий.

Таблица 26. Остаточная концентрация нефти на экспериментальных участках светло-серых лесных почв, 2015 г.

Вносимая доза нефти, кг/м <sup>2</sup>	Остаточная концентрация нефти, г/кг
20	0,19±0,1
100	0,62±0,15

В сентябре общая численность почвенных инфузорий в экспериментальных участках сравнялась, но не превышала таковую в незагрязненных участках, что указывает на снижение токсичности нефти в опытных участках.

На основании статистического анализа данных можно выделить четыре вида инфузорий: *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Glaucoma pyriformis* и *Litontus varsaviensis*, присутствие которых прослеживалось в течение двухлетнего периода наблюдений.

Рассмотрим сезонную динамику численности инфузорий каждого доминантного вида при хроническом влиянии нефтезагрязнений.

Из данных, представленных на рисунке 24, следует, что при действии нефти на почву происходит снижение численности инфузорий в течение периода наблюдений.

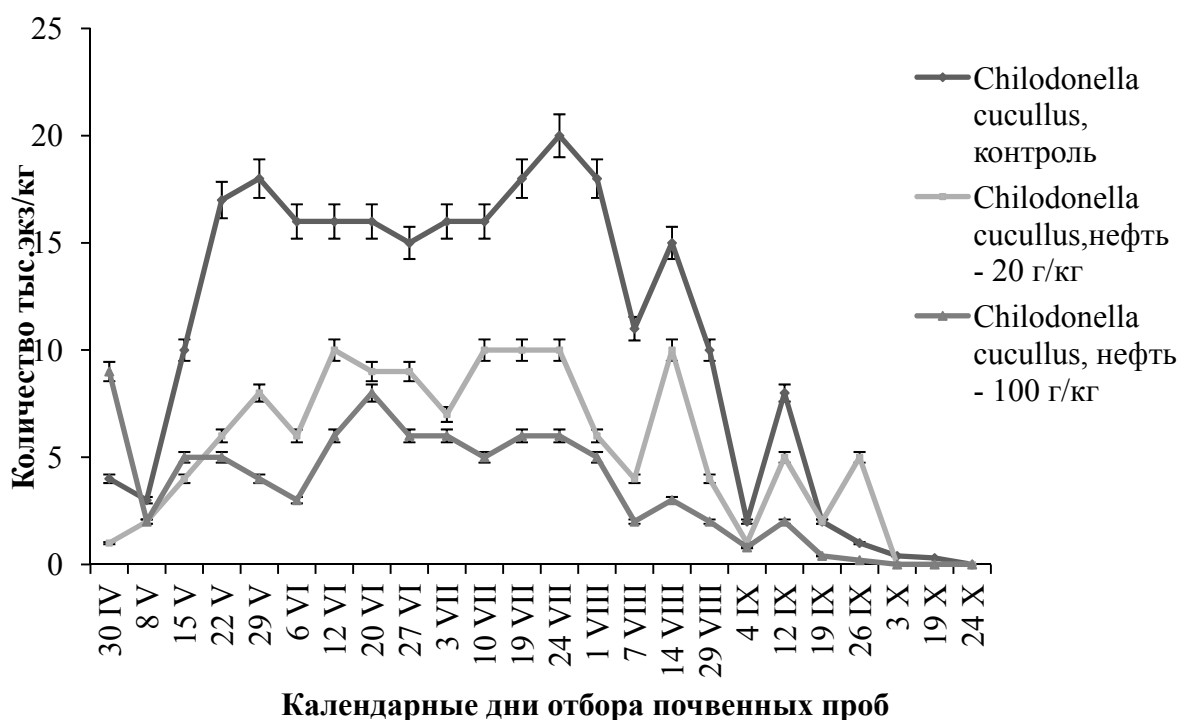


Рисунок 24. Сезонная динамика численности *Chilodonella cucullus* в светло-серых лесных почвах в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, горизонт А0, 2014 г.

Снижение численности в большей степени наблюдается при концентрации нефтезагрязнений 100 г/кг почвы. Необходимо отметить синхронность сезонных колебаний численности инфузорий в контрольных и опытных участках почвы в период наблюдений, что свидетельствует о сохранении сезонной видовой изменчивости. Сглаживание и частичное нарушение сезонной динамики численности почвенных инфузорий наблюдается при концентрации нефти 100 г/кг. Сглаживание сезонной динамики численности происходит при увеличении концентрации нефти до 200 г/кг (рисунок 25).

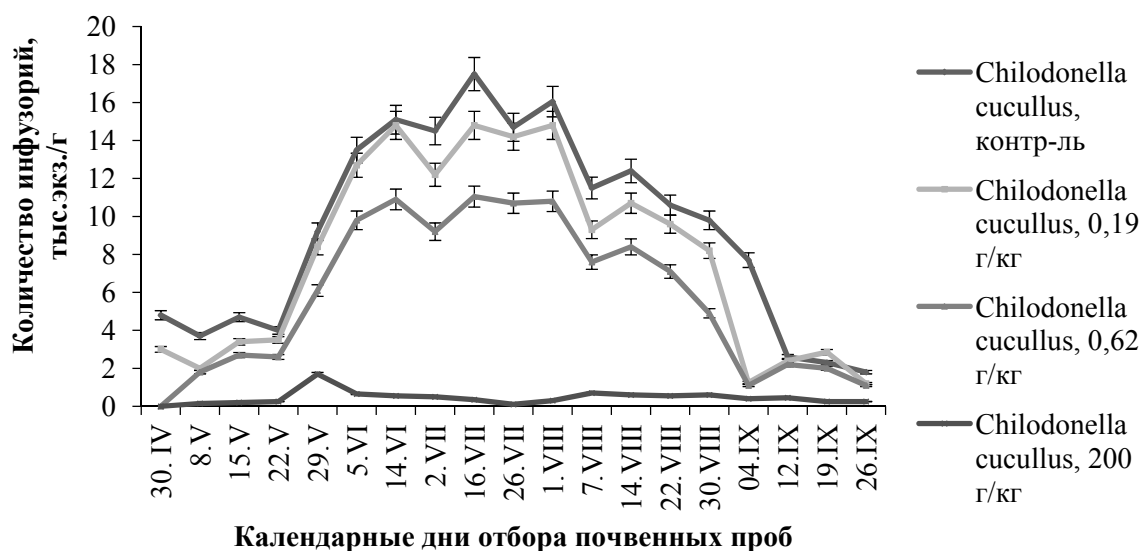


Рисунок 25. Сезонная динамика численности *Chilodonella cucullus* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 в восстановительный период, 2015 г.

Из данных, представленных на рисунке 25, можно заметить, что численность инфузорий при концентрации остаточной нефти в почве 0,19 г/кг, оставшейся после внесения 20 г/кг в 2014 г., сравнялась с контрольной. Через год после внесения нефти с концентрацией 100 г/кг численность почвенных инфузорий вида *Chilodonella cucullus* увеличилась на участках с остаточной концентрацией 0,62 г/кг, что связано со снижением концентрации ароматических углеводородов, которые являются токсичными для беспозвоночных животных [Пиковский, 1993]. Восстановление численности почвенных инфузорий происходит пропорционально снижению остаточной концентрации нефти. Рассматривая изменения численности вида *Chilodonella cucullus* в условиях высокого уровня нефтезагрязнений 200 г/кг, необходимо отметить депрессивный период в течение первых 29 суток после внесения нефти. В течение последующих 17 суток численность колеблется в пределах  $0,85 \pm 0,3$  тыс. экз./г. Аналогичные изменения численности наблюдались А.Г. Карташевым и Т.В. Смолиной (2007) под влиянием нефти на сообщества раковинных амёб. Рассматривая изменения численности двухкамерных амёб при концентрации нефтезагрязнений 100 г/кг, авторы выделяли депрессивный период в течение 7 дней после внесения нефти.

Снижение численности популяций под влиянием нефти характерно и для вида *Colpoda taupasii* (рисунок 26). Наблюдается увеличение частоты колебаний в сезонных динамиках численности

опытной группы почвенных инфузорий, что указывает на напряженность адаптивных процессов в популяциях при действии нефти [Карташев, 2014].



Рисунок 26. Сезонная динамика численности *Colpoda maupasii* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

Вид *Colpoda maupasii* в восстановительный период (рисунок 27) характеризуется повышенной численностью. Наблюдается увеличение числа особей с конца мая при концентрации нефти 0,19 г/кг после внесения 20 г/кг и 0,62 г/кг после внесения 100 г/кг в 2014 г. Проведенные исследования через год после внесения нефти показали, что у *Colpoda maupasii* повышается численность особей на загрязненных участках. На экспериментальном участке с содержанием нефти 0,19 г/кг численность инфузорий практически не отличалась от контрольной группы. Таким образом, происходит восстановление сезонной динамики численности почвенных инфузорий.

Для вида *Glaucoma pyriformis* (рисунок 28) характерно выраженное нарушение сезонной динамики численности пропорционально концентрации нефтезагрязнений. Снижение численности инфузорий прослеживается с 40-х суток действия нефтезагрязнений. Происходит сокращение активного летне-осеннего периода с высокой численностью простейших. Исследуемые популяции *Glaucoma pyriformis* находятся в угнетенном состоянии в результате воздействия нефти.



Рисунок 27. Сезонная динамика численности *Colpoda maupasii* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений в восстановительный период, 2015 г.

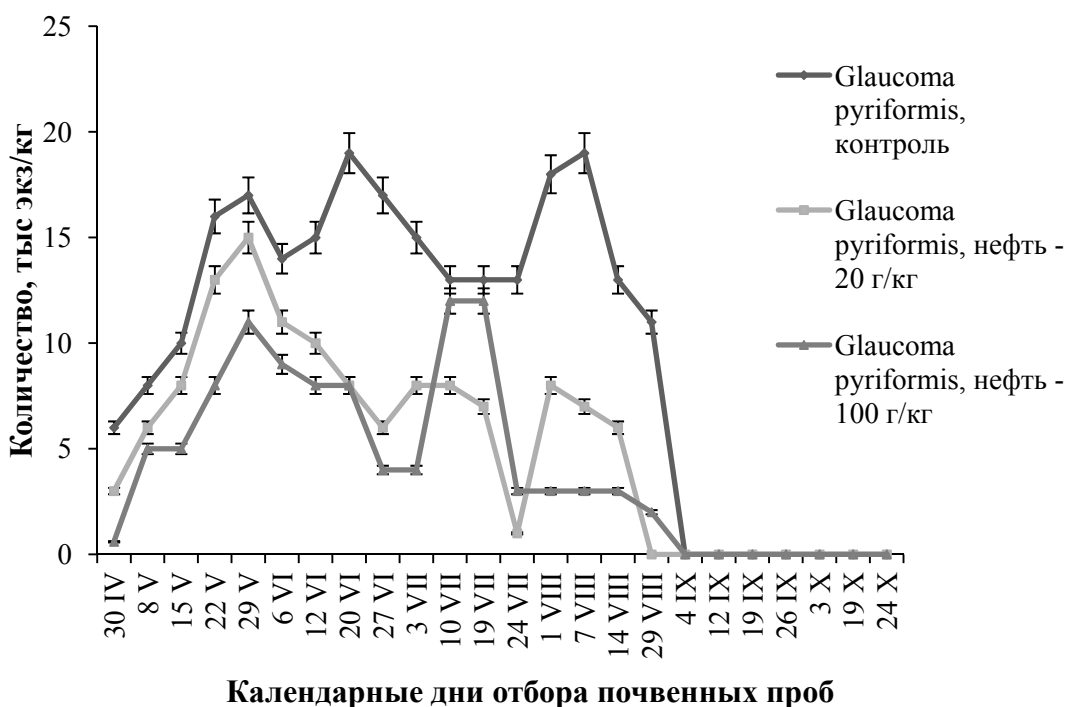


Рисунок 28. Сезонная динамика численности *Glaucoma pyriformis* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

На рисунке 29 представлены изменения численности почвенных инфузорий вида *Glaucoma pyriformis* при действии нефти различной концентрации на второй год после внесения поллютанта.

Необходимо отметить, что концентрация нефти 0,19 г/кг соответствует внесенной в 2014 г. концентрации нефти 20 г/кг, 0,62 г/кг — 100 г/кг. Снижение концентрации нефти в почве приводит к синхронизации сезонных динамик численности почвенных инфузорий *Glaucoma pyriformis*. Численность вида на контрольном участке и на нефтезагрязненных площадках повышается с конца мая и снижается в начале июля. Рост численности инфузорий в начале лета, возможно, связан с активной микробиологической деятельностью почвенных микроорганизмов, входящих в пищевой рацион вида *Glaucoma pyriformis*.

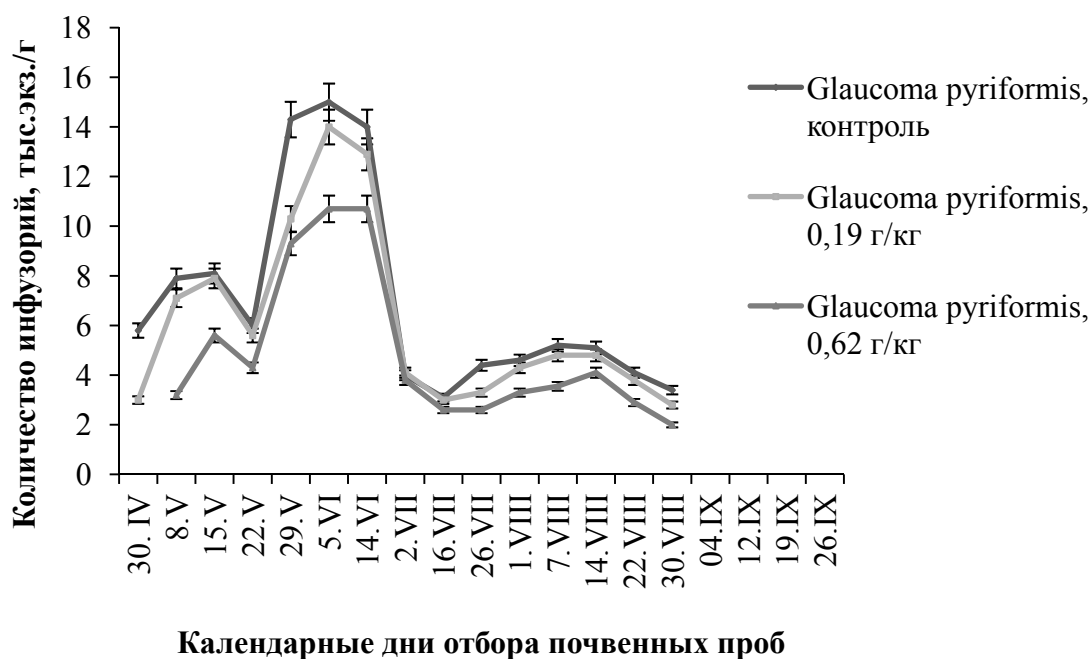


Рисунок 29. Сезонная динамика численности *Glaucoma pyriformis* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 в восстановительный период, 2015 г.

Исследованиями С.М. Самосовой, Т.И. Артемьевой (1978, 1985) установлено, что численность почвенных простейших на нефтезагрязнениях коррелирует с численностью бактерий, усваивающих азот органических соединений. Следовательно, почвенные простейшие, устойчивые к загрязнению, участвуют в деградации нефти в почве [Алекперов, 1992; Карташев, 2014].

Низкая численность в нефтезагрязненных почвах характерна для вида *Litontus varsaviensis* (рисунок 30). Происходит значительное снижение численности инфузорий вида и сглаживание сезонной динамики при действии нефти. В опытной группе наблюдается

увеличение частоты колебаний в сезонных динамиках и минимальное количество инфузорий в начальный и конечный периоды наблюдений. Такое состояние популяции при действии нефти можно охарактеризовать как депрессивное.

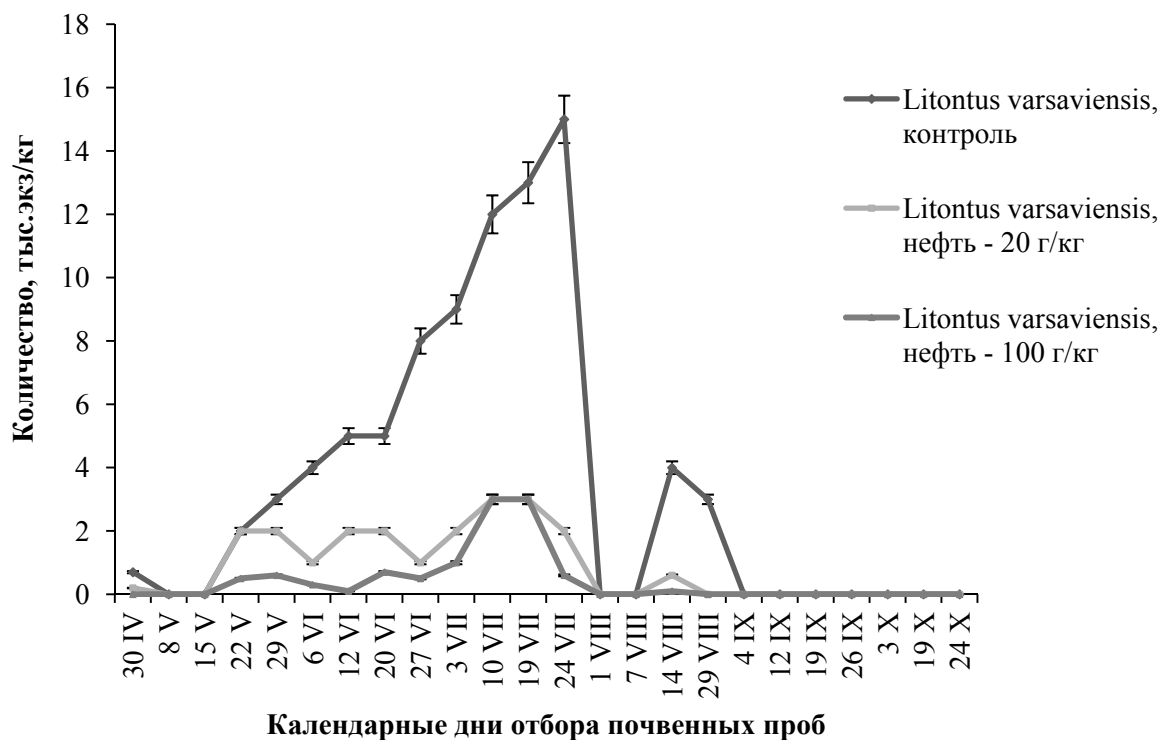


Рисунок 30. Сезонная динамика численности *Litontus varsaviensis* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

Из анализа данных на рисунке 31 видно, что по сравнению с первым годом исследований у вида *Litontus varsaviensis* наступает восстановительный период на нефтезагрязненных участках. Происходит синхронизация сезонных динамик численности выживших почвенных инфузорий. Следует отметить, что данный вид элиминируется при концентрации нефти 0,62 г/кг, что соответствует первичной концентрации 100 г/кг, а значит, этот вид может рассматриваться в качестве неустойчивого к нефтезагрязнениям.

Следовательно, на основании проведенных исследований можно считать, что наиболее устойчивым к нефтезагрязнениям в сообществе почвенных инфузорий является вид *Chilodonella cucullus*. К наименее устойчивым относятся *Litontus varsaviensis* и другие эпизодически встречающиеся виды. Нефтезагрязнения нарушают сезонную динамику численности почвенных инфузорий. Десинхро-



низация, сглаживание сезонных динамик численности инфузорий приводят к элиминации популяций, неустойчивых к нефтезагрязнениям.

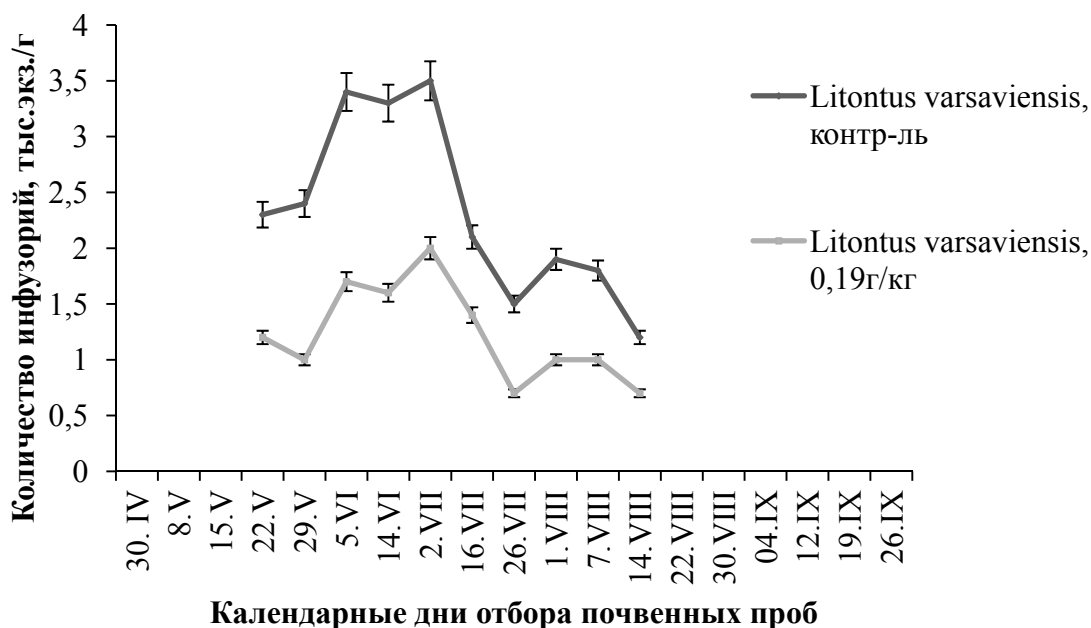


Рисунок 31. Сезонная динамика численности *Litontus varsaviensis* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 в восстановительный период, 2015 г.

В почвенном горизонте А1 при нефтезагрязнениях наблюдается постоянная встречаемость одного устойчивого вида инфузорий — *Chilodonella cucullus*. К эпизодически встречающимся относятся *Colpidium colpoda*; *Colpoda maupasi*; *Glaucoma pyriformis*; *Litontus varsaviensis*.

Анализ среднестатистических данных исследований, представленных на рисунке 32, показывает снижение численности инфузорий в нефтезагрязненных почвенных горизонтах А1. В августе численность инфузорий при действии нефти снижается до минимального уровня выживаемости в несколько сотен особей. Наблюдается частичная десинхронизация сезонных колебаний численности опытных и контрольных групп почвенных инфузорий.

Анализ сезонной динамики численности инфузорий вида *Chilodonella cucullus* в почвенном горизонте А1 (рисунок 33) через год после внесения нефти выявил синхронизацию сезонных изменений численности в опытной и контрольной группах.

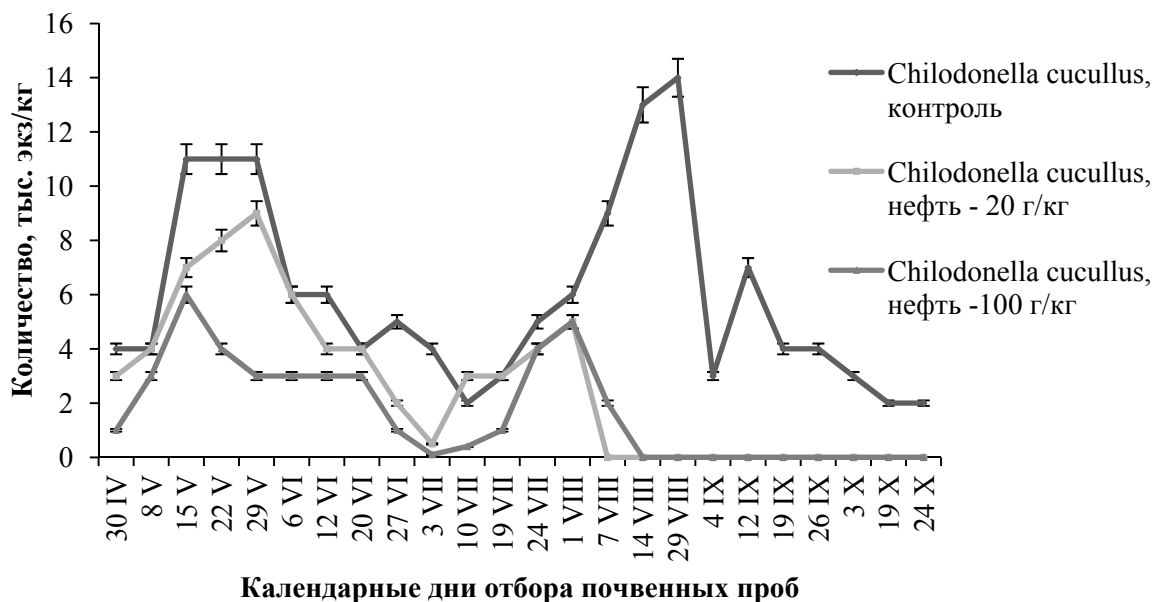


Рисунок 32. Сезонная динамика численности *Chilodonella cucullus* в светло-серых лесных почвах горизонта А1 в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

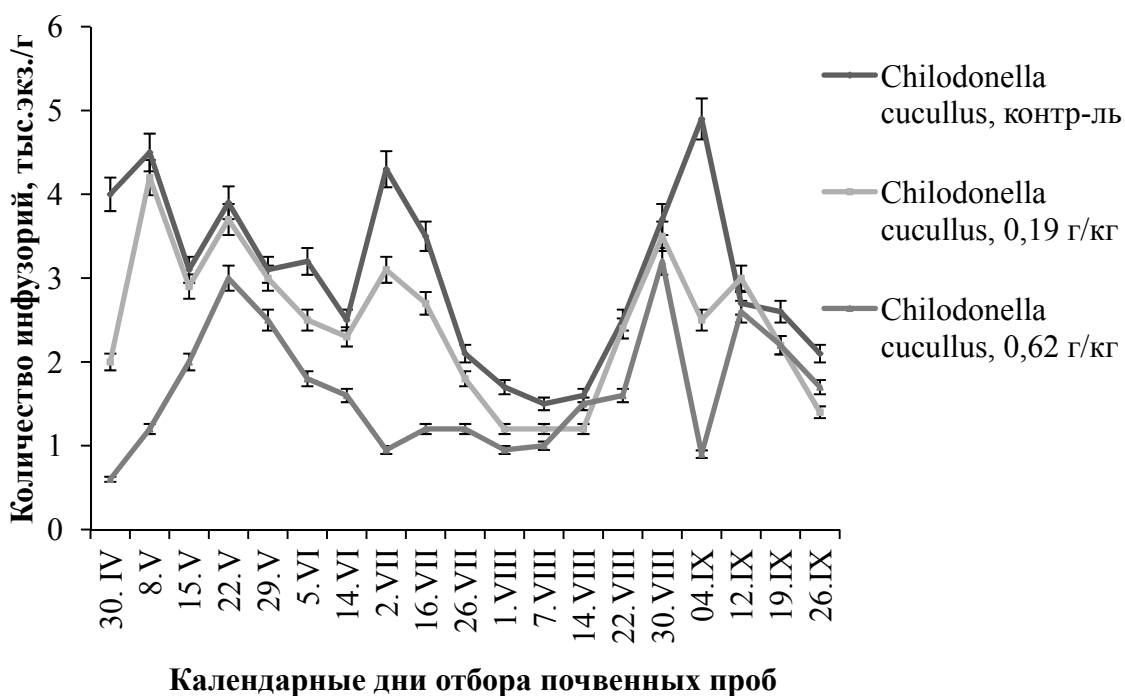


Рисунок 33. Сезонная динамика численности *Chilodonella cucullus* в светло-серых лесных почвах горизонта А1 в восстановительный период, 2015 г.

Восстановление численности почвенных инфузорий до уровня контрольных значений происходит при остаточной концентрации нефти 0,19 г/кг. При концентрации 0,62 г/кг восстановление чис-

ленности инфузорий происходит замедленными темпами. Легкие фракции нефти мигрируют по почвенному профилю, расширяя ареал первоначальных загрязнений. Твердый парафин, содержащийся в нефти, плохо разрушается, окисляется на воздухе и способен надолго запечатать поры почвенного покрова, лишив почву свободного влаго- и воздухообмена. В результате обволакивания почвенных агрегатов нефтью ухудшается доступ кислорода [Шарова, 2000].

Анализируя результаты влияния нефти с концентрацией 200 г/кг на численность почвенных инфузорий (рисунок 34), необходимо отметить значительное снижение количества особей. На уровне выживаемости сообщества инфузорий находятся в мае и сентябре.

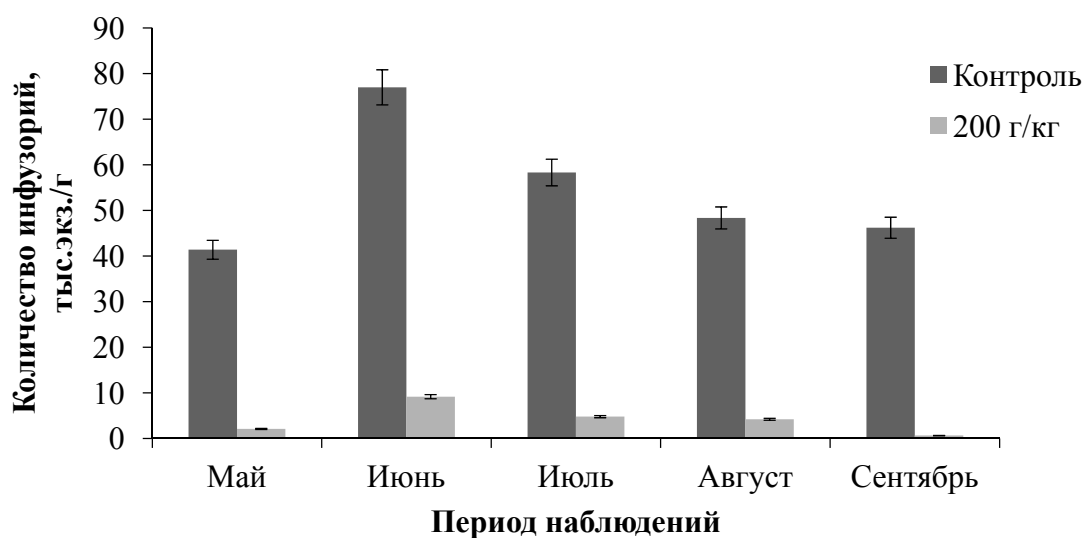


Рисунок 34. Численность почвенных инфузорий при концентрации нефти 200 г/кг, 2015 г.

При действии высоких концентраций нефти происходит элиминация неустойчивых к загрязнениям видов почвенных инфузорий (таблица 27). Вид *Didinium balbianii* не встречается в пробах почв с июля, вид *Litontus varsaviensis* отсутствует весь период наблюдений. Сезонная динамика численности оставшихся видов инфузорий сглаживается и характеризуется малым количеством выживших особей.

Снижение общего числа видов при нефтезагрязнениях наблюдается в поверхностном горизонте А0 в летне-осенний период. В почвенных горизонтах А1 и А2 количество видов инфузорий остается постоянным, но происходит их частичная замена. Вероятно,

сохранение видового разнообразия связано со сменой одних эпизодических видов другими в трех почвенных горизонтах. В горизонте A0 при действии нефти виды инфузорий *Pardon teres*, *Colpoda steine* сменяются видами *Enchelys gasterosteus*, *Holophrya simplex*. В почвенном горизонте A1 виды *Colpidium colpoda*; *Spathidium proculus* сменяются *Didinium balbianii*.

Таблица 27. Встречаемость видов почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах при загрязнении с концентрацией нефти 200 г/кг

Виды почвенных инфузорий	Период наблюдения				
	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Chilodonella cucullus</i> <i>O.F. Muller, 1786</i>	+	+	+	+	+
<i>Colpidium colpoda</i> <i>Ehrenberg, 1831, Stein</i>	+	+	+	+	+
<i>Colpoda maupasi</i> <i>Ehrenberg, 1908</i>	+	+	+	+	+
<i>Didinium balbianii</i> <i>Fabre-Domerdus, 1888</i>	+	+	–	–	–
<i>Glaucoma pyriformis</i> <i>Corliss, 1971</i>	+	+	+	+	+
<i>Litontus varsaviensis</i> <i>Wrzesniowski, 1870</i>	–	–	–	–	–

Нефть является энергетическим субстратом для большой группы органотрофных микроорганизмов, служащих источником пищи для почвенных беспозвоночных [Звягинцев, Шаповалов, 2004]. Конкурентная борьба за пищевые ресурсы приводит к смене видовой структуры сообществ почвенных инфузорий [Глазовская, 1988; Залялетдинова, Полякова, 2014].

Таким образом, на основании проведенных исследований можно считать, что хронические нефтезагрязнения в концентрациях 20, 100 и 200 г/кг в светло-серых лесных почвах приводят к снижению численности, нарушению сезонных динамик численности инфузорий и сокращению видового разнообразия. Выявлена последовательность видов инфузорий по степени их устойчивости к нефтезагрязнениям *Chilodonella cucullus*, *Colpoda maupasi*, *Glaucoma pyriformis* и *Litontus varsaviensis*. Наиболее устойчивым является вид

*Chilodonella cucullus*, который сохраняется в почвенном горизонте А1 в весеннем, летнем и осеннем периодах наблюдений [Карташев, Залялетдинова, 2015].

### 3.3. Хроническое влияние нефти на сообщества инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах

Состояние сообществ почвенных беспозвоночных при нефтезагрязнениях изменяется в зависимости от типа почв. Устойчивость беспозвоночных варьируется в широких пределах [Гельцер, 1991]. Сравнительный анализ данных, полученных в модельных опытах с загрязнением торфянистых глеевых песчаных почв нефтью при концентрации 20 г/кг и 100 г/кг, показал, что изменение численности почвенных инфузорий наблюдается в первые дни после внесения нефти.

На рисунке 35 видно, что влияние на численность цилиат оказывает концентрация нефти 20 г/кг. Снижение численности почвенных инфузорий происходит постепенно и достигает минимальных значений в августе и сентябре. При концентрации нефти 100 г/кг снижение численности инфузорий выражено в большей степени и аналогично таковому в светло-серых лесных почвах (см. рисунок 22).

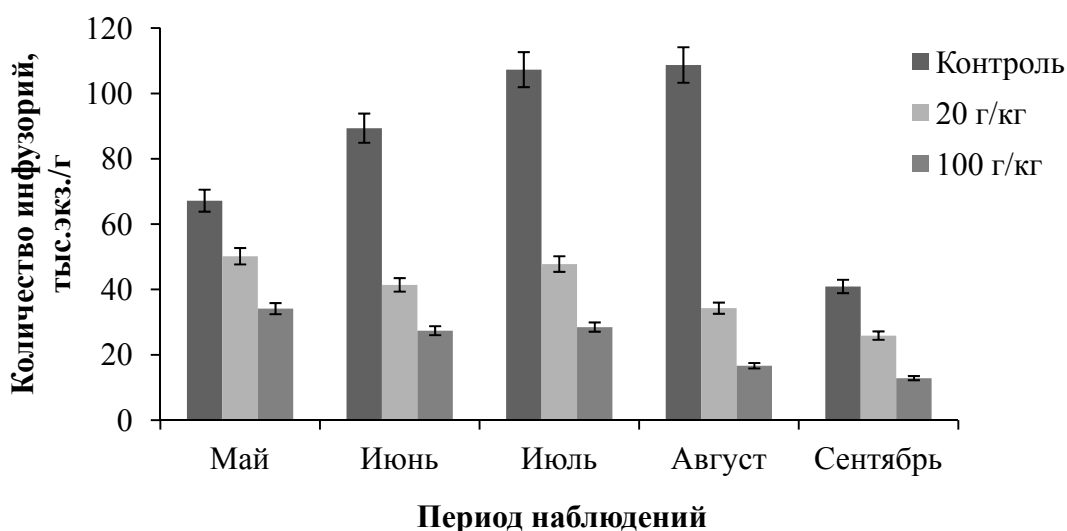


Рисунок 35. Численность почвенных инфузорий в зависимости от концентрации нефти в торфянистых глеевых песчаных почвах, 2014 г.

Анализ данных, представленных на рисунке 36, позволяет заметить повышение численности инфузорий на экспериментальном участке с концентрацией внесения нефти 20 г/кг и остаточной концентрацией в почве 0,29 г/кг. На опытном участке с концентрацией внесения нефти 100 г/кг и остаточной концентрацией 0,38 г/кг почвы происходит аналогичное постепенное восстановление численности инфузорий. Необходимо отметить, что темпы восстановления численности инфузорий не соответствуют уровням снижения концентрации нефти, что, вероятно, обусловлено остаточной токсичностью загрязнений (таблица 28).

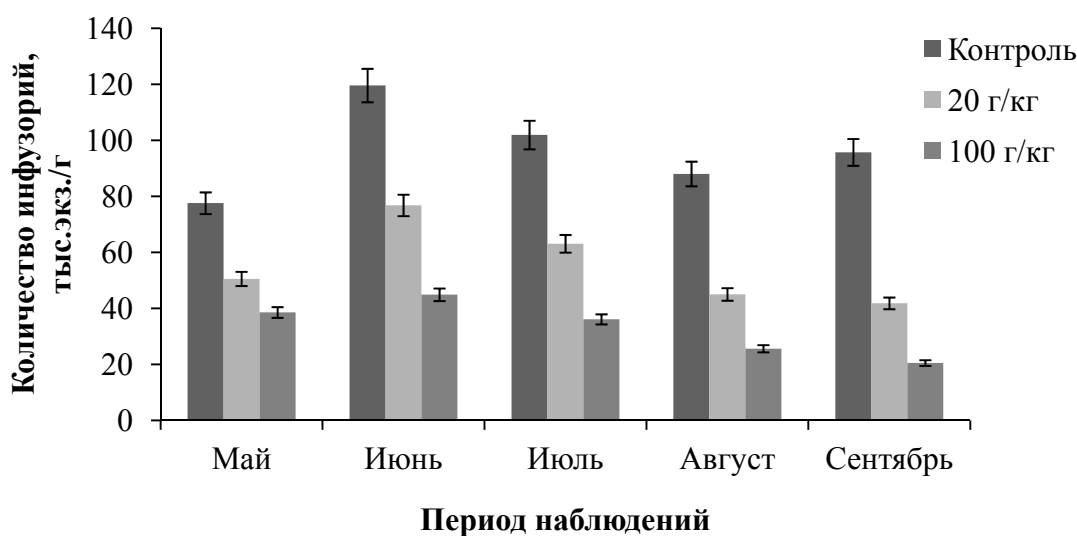


Рисунок 36. Численности почвенных инфузорий в восстановительный период в торфянистых глеевых песчаных почвах, 2015 год

Из таблицы 28 следует, что концентрация нефти через год снизилась. Далее проведем анализ экспериментальных данных, полученных для четырех видов инфузорий: *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Glaucocystis pyriformis* и *Paramecium aurelia*.

Таблица 28. Остаточная концентрация нефти на экспериментальных участках в торфянистых глеевых песчаных почвах

Вносимая доза нефти, кг/м <sup>2</sup>	Остаточная концентрация нефти, г/кг
20	0,29±0,07
100	0,38±0,09

Как видно на рисунке 37, при действии нефти происходит нарушение сезонных динамик численности почвенных инфузорий. Это выражается в увеличении колебательных изменений в осенний период и сглаживании летних подъемов численности инфузорий. Снижение численности инфузорий в течение периода наблюдений наиболее выражено при концентрации нефти 100 г/кг. Ароматические углеводороды, находясь в почве, оказывают токсическое действие на живые организмы [Соколов, 1970].

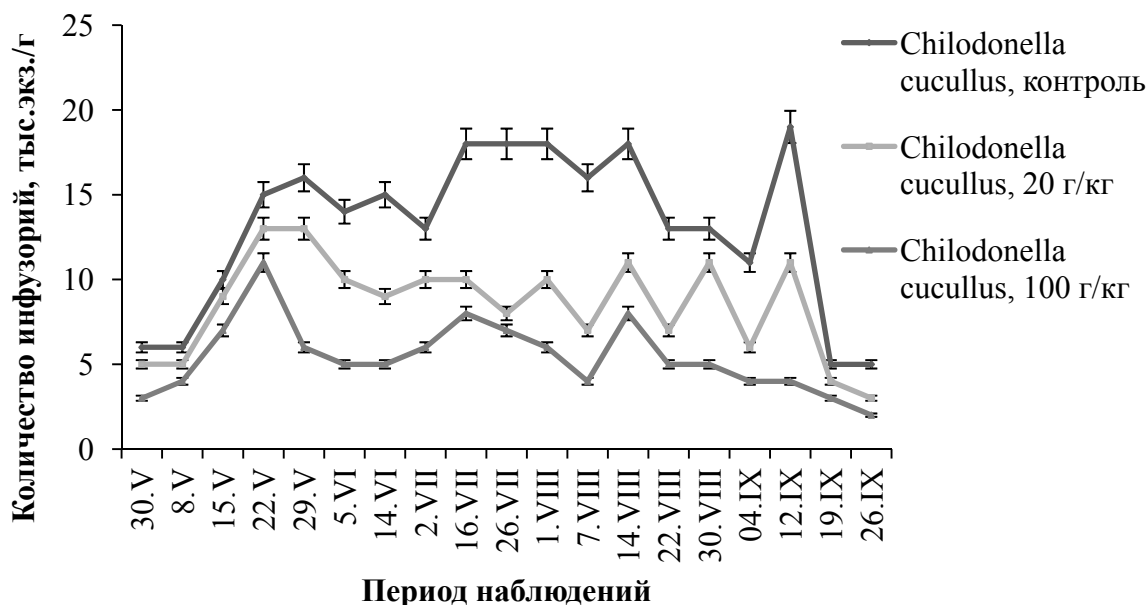


Рисунок 37. Численность инфузорий вида *Chilodonella cucullus* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта А0т в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

Представленные изменения численности вида *Chilodonella cucullus* через год после нефтезагрязнения (рисунок 38) показывают восстановление его сезонной изменчивости. Так, повышение численности простейших наблюдается с середины мая 2015 года на опытном участке с концентрацией нефти 0,29 г/кг, что соответствует концентрации внесенной нефти в 2014 г. 20 г/кг. Менее выраженное повышение численности почвенных инфузорий происходит на участке с концентрацией 0,38 г/кг при внесении нефти с концентрацией 100 г/кг. Повышение численности цилиат в экспериментальных участках может свидетельствовать об активной микробиологической деятельности почвенных микроорганизмов, входящих в пищевую рацион инфузорий [Ильин, 1982].

Аналогичное нарушение сезонных динамик численности наблюдается у вида *Colpoda taurasi* (рисунок 39). Происходит сглаживание сезонных динамик численности в опытной группе почвенных инфузорий. Снижение численности инфузорий наиболее выражено при концентрации нефти 100 г/кг.

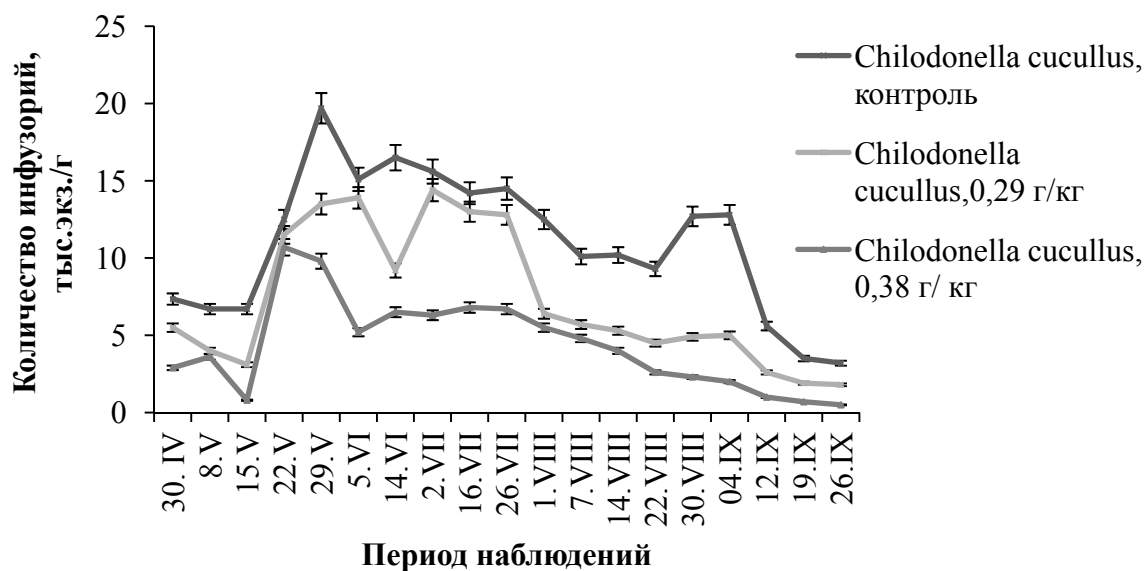


Рисунок 38. Сезонная динамика численности инфузорий вида *Chilodonella cucullus* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах в восстановительный период, горизонт А<sub>0т</sub>, 2015 г.

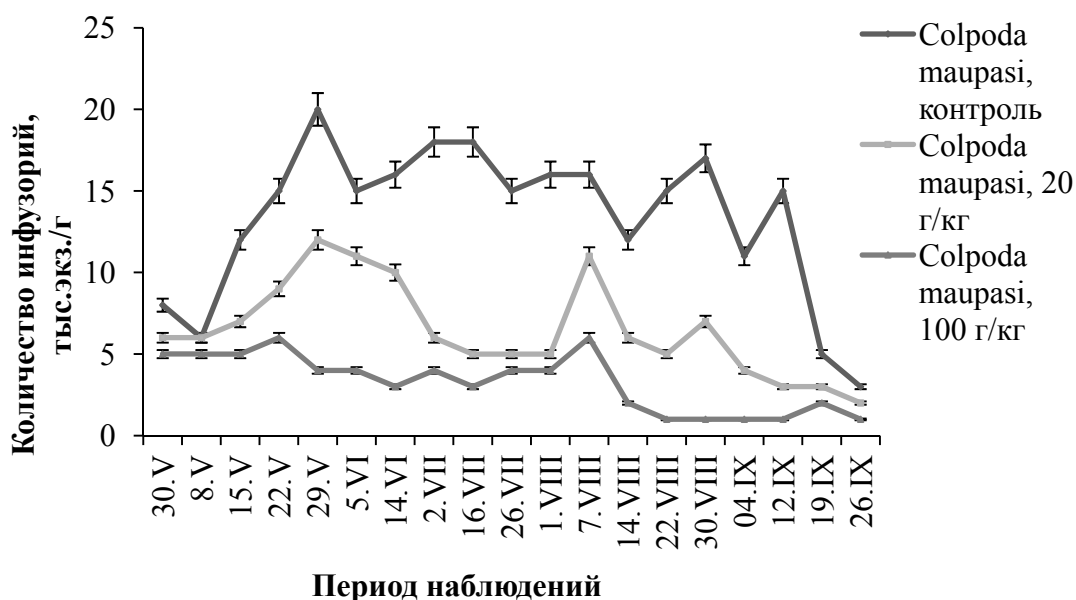


Рисунок 39. Сезонная динамика численности инфузорий вида *Colpoda taurasi* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта А<sub>0т</sub> в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.



Рассматривая восстановительный период летне-осеннего сезона (рисунок 40), необходимо отметить синхронизацию сезонных динамик численности инфузорий вида *Colpoda maupasii* в опытных и контрольных участках. Численность инфузорий в нефтезагрязненных участках повышается, что свидетельствует о снижении токсичности нефти и росте микробиологической активности.

Для вида *Glaucocystis pyriformis* (рисунок 41) характерно выраженное снижение численности инфузорий начиная с конца мая под влиянием нефти. В период наблюдения с конца июля до середины августа происходит увеличение численности инфузорий, что связано с повышением температуры и уровнем влажности [Никитина, 2011]. Наблюдается десинхронизация сезонных динамик численности в опытных группах инфузорий относительно контрольной группы. Исследуемые популяции находятся в угнетенном состоянии при воздействии нефти.



Рисунок 40. Сезонная динамика численности инфузорий вида *Colpoda maupasii* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта А0т в восстановительный период, 2015 г.

При сравнительном анализе контрольного участка и участков, загрязненных нефтью с концентрацией 20 г/кг и 100 г/кг, через год после внесения токсиканта (рисунок 42) можно сделать вывод о том, что численность инфузорий вида *Glaucocystis pyriformis* увеличилась по сравнению с 2014 годом.



Рисунок 41. Сезонная динамика численности инфузорий вида *Glaucoma pyriformis* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта А0т в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

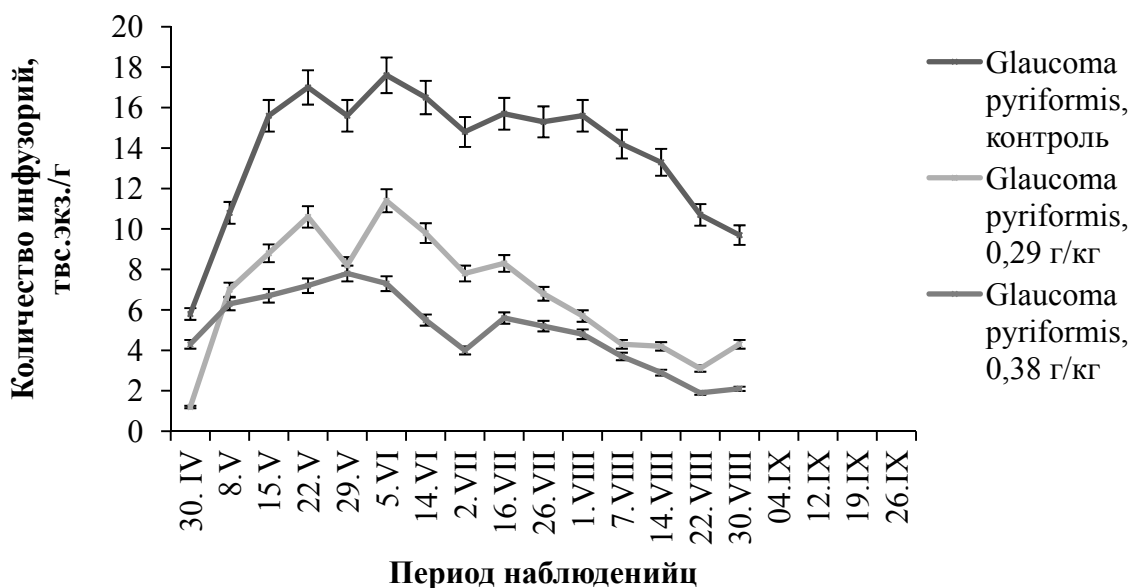


Рисунок 42. Сезонная динамика численности инфузорий вида *Glaucoma pyriformis* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта А0т в восстановительный период, 2015 г.

На протяжении месяца, с начала мая до июня, наблюдается повышение численности почвенных инфузорий, а затем снижение до конца августа. Происходит восстановление сезонных динамик численности особей этого вида. Рост численности инфузорий можно

объяснить стимулирующим воздействием нефти в низких концентрациях на углеводородокисляющие микроорганизмы [Киреева, 1994].

По данным В.П. Серединой с соавторами (2002), под влиянием нефти с первых дней ингибируется жизнедеятельность микроорганизмов, осуществляющих разложение азотосодержащих соединений в почве, и восстанавливается в течение трех месяцев после загрязнения.

Низкая численность в нефтезагрязненных почвах характерна для вида *Paramecium aurelia* (рисунок 43). Существенно изменяется сезонная динамика численности инфузорий. Происходит значительное снижение численности — с 4 до 1 тыс. экз./кг, с минимальным количеством инфузорий в весенний и осенний периоды наблюдений.

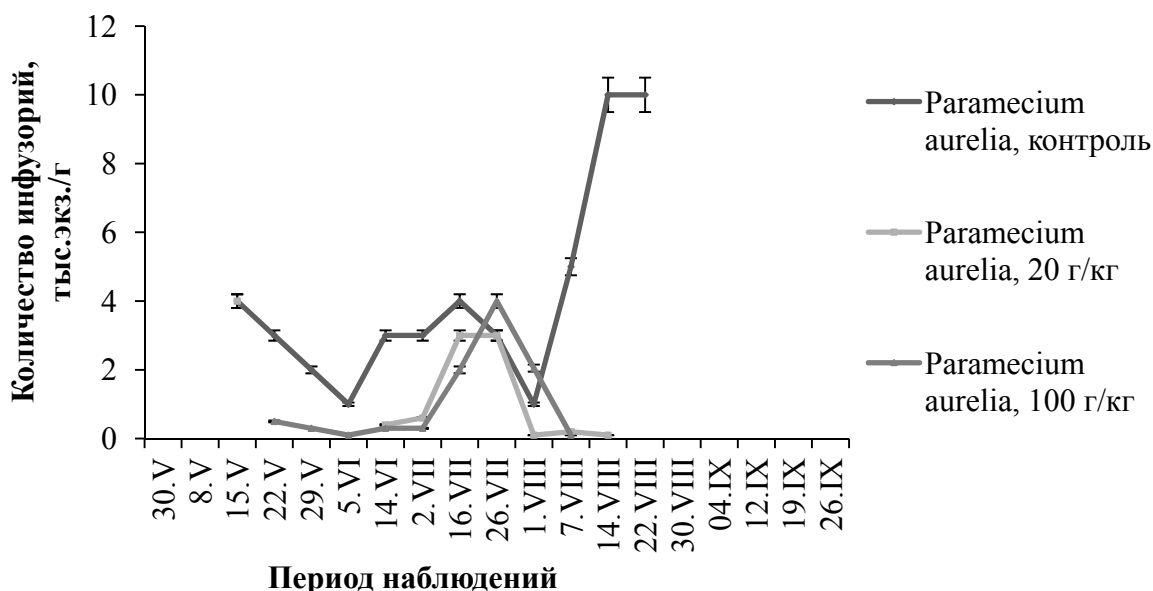


Рисунок 43. Сезонная динамика изменений численности инфузорий вида *Paramecium aurelia* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта А0т в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

Такое состояние популяции при действии нефти можно охарактеризовать как депрессивное. Незначительные колебания численности инфузорий наблюдаются с 51-х по 64-е сутки (июль), что, вероятно, связано с повышением температуры и уровня влажности верхних слоев почвы [Lynn, 2008]. Токсическое влияние растворов органического происхождения (фенолы, нефтепродукты, нитраты) на инфузорий исследовали Л.И. Никитина и соавт. (2011). Они

пришли к выводу, что высокие концентрации токсических веществ приводят к гибели значительного числа цилиат, к низким значениям концентрации токсических веществ инфузории адаптируются.

Из анализа данных, представленных на рисунке 44, видно, что по сравнению с 2014 годом сезонная динамика численности инфузорий вида *Paramecium aurelia* синхронизирована в опытных и контрольных участках. Численность рассматриваемого вида через год после внесения поллютанта ниже. Наблюдается адаптация вида *Paramecium aurelia* к нефтезагрязнению на относительно низком уровне численности особей. Формирование адаптивных комплексов у инфузорий видов *Holophrya hexatracha*, *Holophrya simplex*, *Colpoda cucullus*, *Colpoda steini*, *Colpoda taupasii* и др. под влиянием нефтепродуктов отмечали Л.И. Никитина и соавт. (2011).

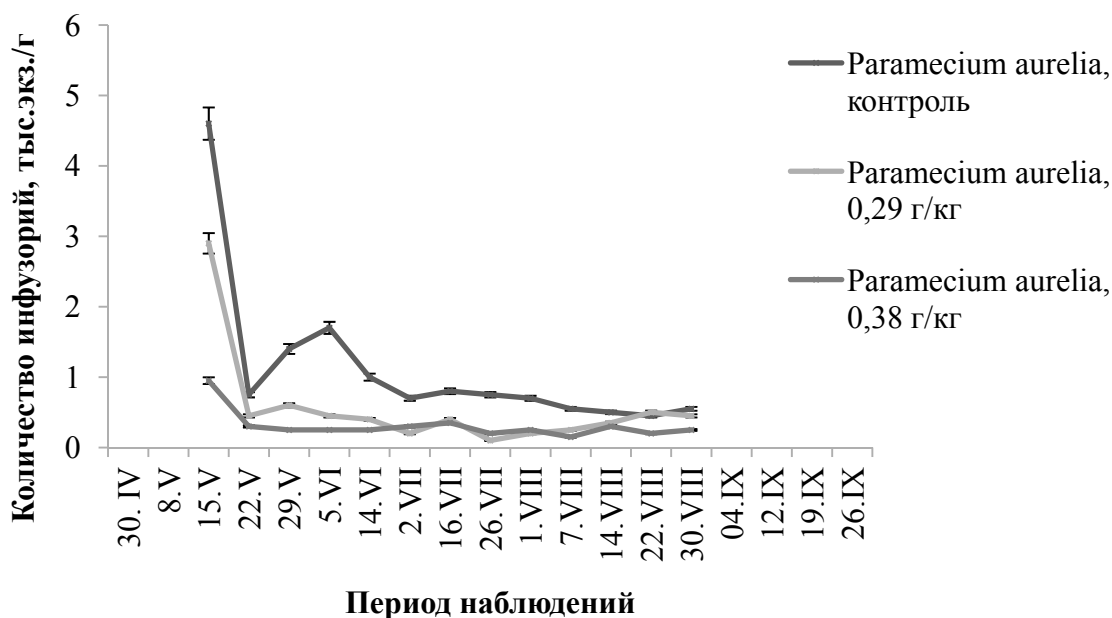


Рисунок 44. Сезонная динамика численности инфузорий вида *Paramecium aurelia* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта А0т в восстановительный период, 2015 г.

Следовательно, на основании проведенных исследований можно считать, что наиболее устойчивыми к нефтезагрязнениям в сообществе почвенных инфузорий являются виды *Chilodonella cucullus* и *Colpoda taupasii*. К наименее устойчивым относятся *Paramecium aurelia* и другие эпизодически встречающиеся виды.

В почвенном горизонте А1г при нефтезагрязнениях постоянно встречаются два вида инфузорий: *Chilodonella cucullus* и *Glaucoma pyriformis*, к эпизодически встречающимся относятся *Spathidium proculus*, *Colpoda taupasii*.

Анализ сезонной динамики численности инфузорий вида *Chilodonella cucullus* в почвенном горизонте A1g (рисунки 45, 46) через год после внесения поллютанта выявил снижение численности почвенных цилиат с увеличением концентрации нефтезагрязнения.



Рисунок 45. Сезонная динамика численности инфузорий *Chilodonella cucullus* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта A1g в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений, 2014 г.

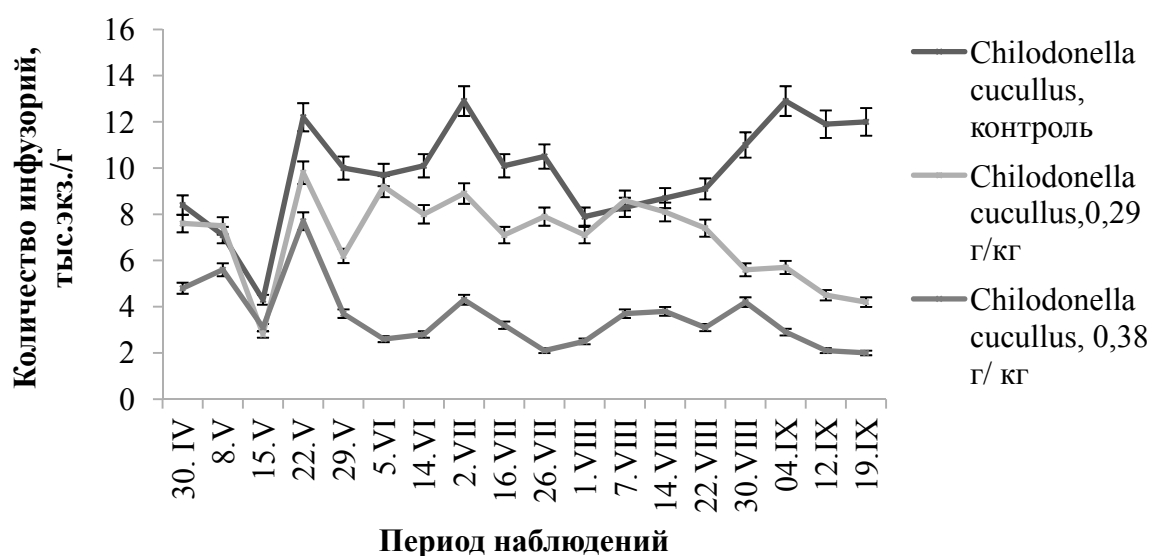


Рисунок 46. Сезонная динамика численности инфузорий *Chilodonella cucullus* в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах горизонта A1g в восстановительный период, 2015 г.

Происходит синхронизация сезонных динамик численности инфузорий. В почве, пропитанной нефтью, изменяется химический состав и строение профиля. Свойства почвы как гетерогенной системы определяют характер функционирования многокомпонентного нефтяного загрязнителя. При этом почвы играют роль хроматографической колонки, где происходит расслоение нефтяного потока. Органические компоненты задерживаются в верхних почвенных горизонтах, минерализованные воды становятся более тяжелыми и менее вязкими, быстрее проникают в нижние горизонты [Walton, 2000].

Анализ результатов изучения видового разнообразия почвенных инфузорий при воздействии нефти показывает, что количество видов простейших изменяется несущественно в опытной группе. Снижение общего количества видов при нефтезагрязнениях наблюдается в верхнем почвенном горизонте А0т в летний и осенний период. В почвенных горизонтах А1g и А1А2g количество видов инфузорий остается постоянным, но происходит частичная замена видов. Вероятно, сохранение видового разнообразия связано со сменой одних эпизодических видов другими. В почвенном горизонте А0т виды *Holophrya simplex*, *Oxitrica chlorelligera* сменяются *Stylonichia pustulata*. Нефть является энергетическим субстратом для большой группы органотрофных микроорганизмов, служащих источником пищи для почвенных беспозвоночных. Конкуренция за пищевые ресурсы приводит к изменению видовой структуры сообществ инфузорий [Ильин, 1982; Гельцер, 1993; Мордкович, 1995].

Таким образом, на основании исследований, проведенных в период летне-осеннего сезона 2014–2015 гг., можно считать, что хронические нефтезагрязнения в концентрациях 20 г/кг и 100 г/кг как в светло-серых лесных, так и в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах приводят к снижению численности сообщества почвенных инфузорий и изменениям сезонных динамик популяций доминирующих видов.

Определена последовательность видов инфузорий по степени их устойчивости к нефтезагрязнениям. В торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах к таким видам относятся *Chilodonella cucullus*, *Glaucoma pyriformis*, *Colpoda taupasi*, *Paramecium aurelia* и *Stylonichia pustulata*. В светло-серых лесных почвах устойчивы к

нефтезагрязнениям виды *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Glaucoma pyriformis* и *Litontus varsaviensis*.

Выявлены наиболее устойчивые к нефтезагрязнениям виды, которые сохраняются в трех исследуемых горизонтах торфянистых подзолистых глеевых песчаных почв (A0т; A1g; A1A2g) и светло-серых лесных почв (A0; A1; A1A2) в весеннем, летнем и осеннем периодах наблюдений. Вид *Chilodonella cucullus* является наиболее устойчивым к нефтезагрязнениям и присутствует в исследуемых почвах. Необходимо отметить наличие в торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах дополнительного устойчивого к нефтезагрязнениям вида — *Glaucoma pyriformis*. Исследуемые концентрации нефти не оказывают существенного влияния на количество видов, но приводят к перераспределению спектра эпизодических групп инфузорий [Залялетдинова, 2015].

### **3.4. Результаты лабораторных исследований по влиянию нефтезагрязнения на почвенных инфузорий**

Адаптация почвенных простейших при нефтезагрязнении происходит по двум основным направлениям: к снижению почвенной аэрации и к токсическому влиянию нефти [Дашдиев, 1990; Карташев, 2014]. В экспериментальных условиях изучалось влияние нефтезагрязнений с концентрацией 20, 100, 200 г/кг в почве и подсолнечного масла с концентрацией 200 г/кг для снижения почвенной аэрации. В качестве контроля использовалась незагрязненная почва. Для оценки влияния нефти на сообщества почвенных инфузорий опыт проводился в лабораторных условиях в течение 38 суток. Использовали кюветы из пластмассы длиной 0,5 м, высотой 0,15 м, шириной 0,2 м. В лабораторные кюветы помещался универсальный питательный грунт, предназначенный для выращивания рассады и цветочных растений, высота почвенного слоя А1 0–20 см, по одному килограмму почвы в каждой кювете. Опыты проводились при комнатной температуре, равной +20 °С. Исследования включали пять серий опытов с начальными концентрациями нефти 20, 100, 200 г/кг. В одну из кювет вносили подсолнечное масло с концентрацией 200 г/кг для имитации маслянистого влияния нефти, а именно снижения почвенной аэрации без токсичности. Нефть и

масло вносились таким образом, чтобы жидкости просачивалась по почвенному профилю равномерно на одинаковую глубину. Пробы для анализа численности и видовой структуры сообществ почвенных инфузорий брали каждые шесть дней в течение 38 суток в пяти точках. Регулярно проводились замеры влажности и РН почвы по стандартным методикам [Аринушкина, 1970; Морозов, Захаров, 2009].

На основании анализа опытных данных можно выделить четыре вида инфузорий: *Chilodonella uncicanta* [Ehrenberg, 1938]; *Colpoda stein* [Enriquez, 1908]; *Prorodon teres* [Ehrenberg, 1938] и *Uroleptus piscis* [Muller, 1786], численность которых прослеживалась в течение периода наблюдений, и цисты неполовозрелых особей. Ограниченность видового разнообразия почвенных инфузорий объясняется особенностью обедненных почв, влиянием углеводов и продуктов их разложения [Никитина, Голодяев, 2003].

Из анализа зависимостей, представленных на рисунке 47, видно, что для всех 4 видов почвенных инфузорий характерно снижение численности особей в течение периода наблюдений. Вероятно, процесс снижения численности связан с ограниченностью ресурсов питания в универсальном грунте. Необходимо отметить, что контролируемые физико-химические показатели почвы практически не изменялись (таблица 29).

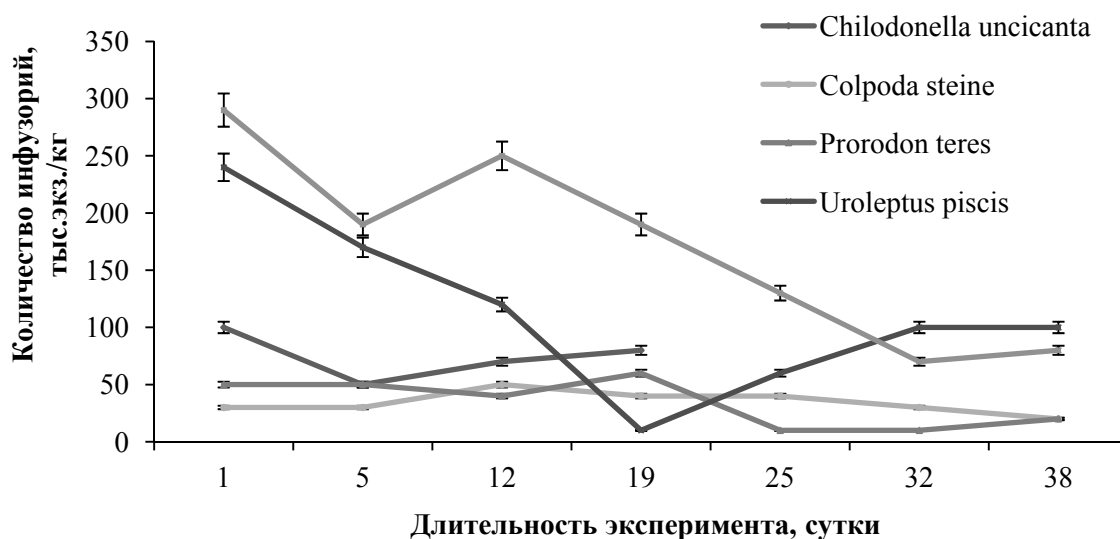


Рисунок 47. Численность почвенных инфузорий в контрольных условиях



Таблица 29. Физико-химические показатели исследуемых почв

Длительность наблюдений, сутки	Физико-химические показатели почв	Контроль	Нефть, 20 г/кг	Нефть, 100 г/кг	Нефть, 200 г/кг	Масло подсолн., 200 г/кг
1-е	Влажность, %	53±3,2	53±3,2	53±3,2	53±3,2	53±3,2
	pH	7,11±0,65	7,11±0,65	7,11±0,65	7,11±0,65	7,11±0,65
5-е	Влажность, %	53±1,2	54±1,3	53±1,6	54±2,2	55±1,4
	pH	7,11±0,63	7,01±0,68	6,35±0,87	6,02±0,84	6,88±0,97
12-е	Влажность, %	56±3,3	50±1,2	52±3,3	52±1,6	53±1,02
	pH	7,10±1,2	6,98±0,85	6,35±0,72	6,04±0,55	6,89±0,61
19-е	Влажность, %	54±3,1	51±1,0	51±1,2	52±1,4	56±3,1
	pH	7,11±1,01	6,96±0,95	6,28±0,93	5,97±0,61	6,94±0,48
25-е	Влажность, %	55±2,2	50±1,1	47±0,95	49±0,74	55±1,2
	pH	7,11±0,59	7,01±0,96	6,26±0,49	5,99±1,03	6,91±0,684
32-е	Влажность, %	56±3,4	51±2,2	52±1,3	51±1,2	54±1,1
	pH	7,10±0,65	6,98±0,64	6,29±0,81	5,98±0,96	6,95±0,46
38-е	Влажность, %	54±1,2	51±0,64	51±2,2	50±1,8	55±2,3
	pH	7,09±0,63	6,97±0,91	6,25±0,61	5,99±0,68	6,94±0,65

Наиболее выраженное снижение численности характерно для видов *Chilodonella uncicanta* и *Uroleptus piscis*, два других вида при исходной низкой численности изменялись незначительно. Начиная с 19-х суток происходила элиминация неполовозрелых особей, что подтверждает предположение о сокращении ресурсов питания [Самосова, Артемьева, Штина, 1985].

Анализ зависимостей на рисунке 48 позволяет заключить, что при концентрации нефтезагрязнения 20 г/кг не наблюдается полного покрытия поверхности почвы нефтью и аэрация почвы нарушается частично. Снижение численности инфузорий происходит в течение первых 12 суток, у вида *Colpoda stein* — в течение 5 суток. Наблюдается существенная дифференциация в динамике численности сообществ инфузорий. Для видов инфузорий *Chilodonella uncicanta* и *Colpoda stein* характерно увеличение численности начиная с 19-х суток с последующим снижением в 25-е сутки, что, вероятно, связано с увеличением численности бактерий, питающихся углеводородами [Киреева, 1994; Щавелева, 2004]. Два других вида инфузорий практически элиминируются к 32-м суткам наблюдений.

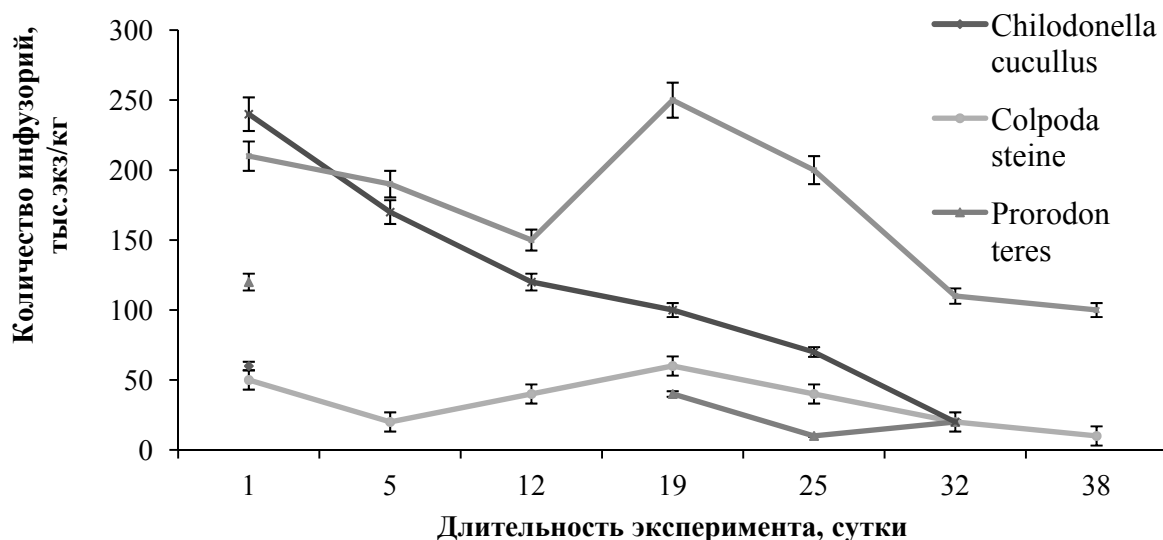


Рисунок 48. Численность различных видов инфузорий в почве при концентрации нефти 20 г/кг

Данные, представленные на рисунке 49, позволяют сделать вывод, что повышение концентрации нефти до 100 г/кг приводит к нефтяному покрытию поверхности и снижению аэрации почвы аналогично покрытию масляной пленкой (рисунок 50). У двух видов наблюдается снижение численности популяций с последующим

развитием адаптивных колебательных реакций и частичным восстановлением численности инфузорий.

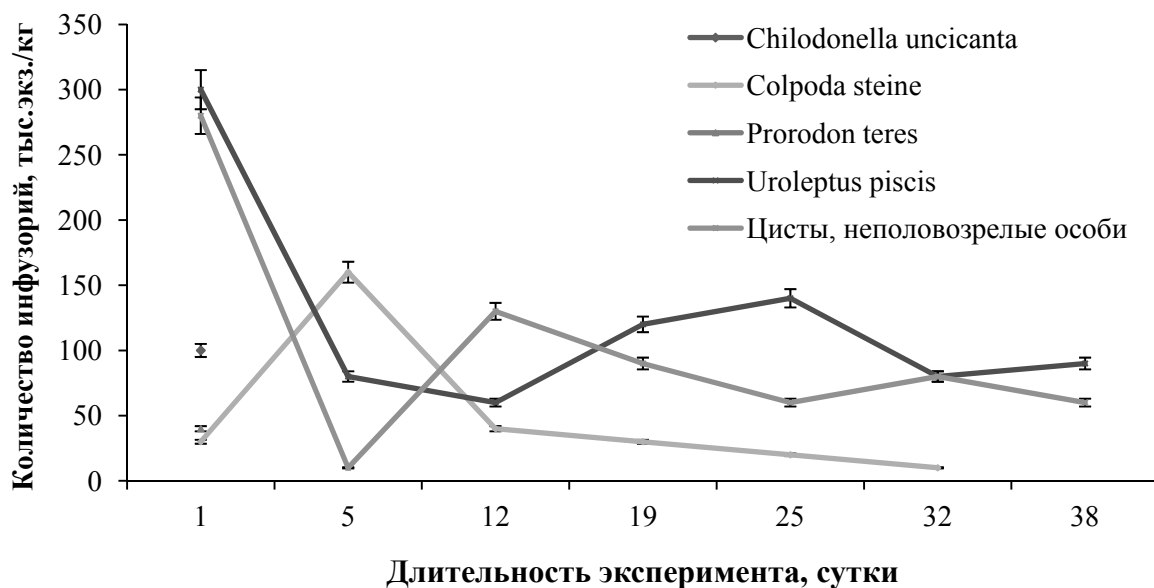


Рисунок 49. Численность различных видов инфузорий в почве с концентрацией нефти 100 г/кг

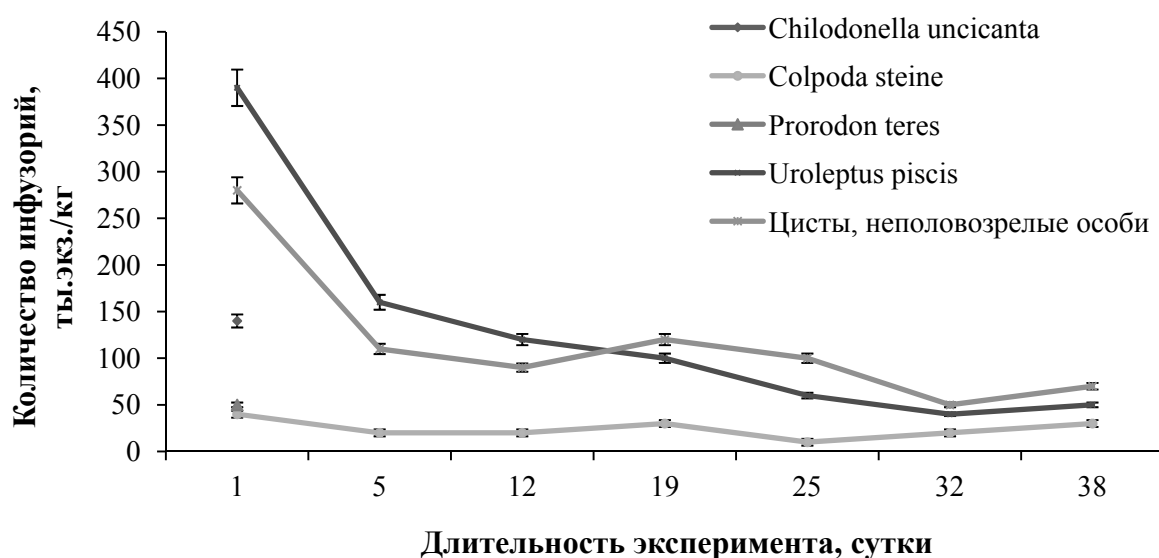


Рисунок 50. Численность видов инфузорий в почве, загрязненной подсолнечным маслом с концентрацией 200 г/кг

У вида *Colpoda stein* после кратковременного увеличения численности на 5-е сутки отмечается монотонное снижение количества особей с последующей элиминацией к 32-м суткам наблюдений. Пропитывание почвы нефтью приводит к изменениям в химическом

составе, свойствах и структуре почв: увеличивается количество углерода в верхнем слое почвы и битуминозное вещество значительно ухудшает ее физико-химические свойства. Смолисто-асфальтеновые компоненты нефти сорбируются в верхнем почвенном слое и уменьшают в нем воздушное пространство [Солнцева, 1988; 1998].

Загрязнение подсолнечным маслом и ухудшение почвенной аэрации приводит в течение 5 суток к снижению численности простейших и ее последующей стабилизации на относительно низком уровне в течение всего периода наблюдений (см. рисунок 50).

Нефтезагрязнения с концентрацией 200 г/кг значительно изменяют структуру сообществ почвенных инфузорий (рисунок 51). Элиминируется вид *Uroleptus piscis*, снижается численность видов *Colpoda stein* и *Chilodonella uncinata*. Наблюдается временное повышение численности *Prorodonteres* на 5-е сутки наблюдения с последующим снижением [Залялетдинова, Карташев, 2015]. Значительное снижение численности раковинных амёб при концентрации нефти 200 г/кг отмечается и в исследованиях Т.В. Смолиной (2007; 2009). Автор сообщает, что восстановление численности происходит медленными темпами на протяжении длительного периода. В пределах группы наблюдается дифференциация видов простейших по степени устойчивости к нефтезагрязнениям.

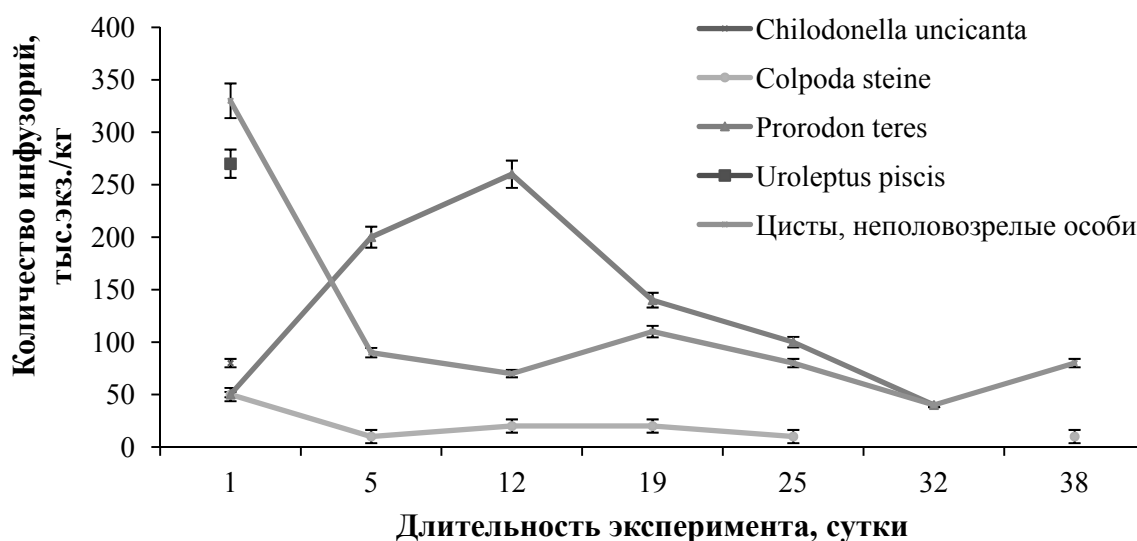


Рисунок 51. Численность видов почвенных инфузорий в почве с концентрацией нефти 200 г/кг

Таким образом, на основании проведенных исследований можно сделать вывод, что адаптация сообществ почвенных инфузорий к пониженной аэрации почв при нефтезагрязнениях происходит в

течение первых 5 суток. Наблюдается снижение численности всех видов в зависимости от их устойчивости. Адаптация к токсическому действию нефти развивается с 12 суток последствия, характеризуется колебательным типом изменений численности видов и расслоением структуры сообществ в зависимости от их видовой устойчивости.

В многолетних полевых и лабораторных исследованиях А.Г. Карташева и Т.В. Смолиной (2011) изучалось влияние различных концентраций нефти на общую численность и видовой состав сообщества раковинных амёб. Хроническое воздействие нефтезагрязнений приводит к частичной элиминации неустойчивых видов амёб в зависимости от концентрации нефти в почве. Авторы выделяют четыре стадии адаптации сообществ раковинных амёб в зависимости от длительности действия нефти. Первая — стадия резистентности, первые шесть суток, в течение которых сохраняется исходная численность амёб. Вторая стадия — снижение численности и видового разнообразия сообществ, идет в течение восьми суток с колебаниями численности тестаций. Третья — депрессивная стадия цистирования и вымирания, значительного снижения численности и видового разнообразия. Четвертая — восстановительная стадия: повышение численности и видового разнообразия раковинных амёб пропорционально снижению нефтезагрязнений, происходит в колебательном режиме.

При хроническом влиянии нефти выделяются четыре адаптационных этапа изменений сообществ инфузорий в зависимости от концентрации: снижение численности почвенных инфузорий, изменение сезонных динамик численности, элиминация неустойчивых видов с сокращением видового разнообразия и восстановление. Эти этапы адаптации инфузорий аналогичны рассмотренным стадиям адаптации сообществ раковинных амёб.

### **3.5. Влияние бензина на численность почвенных инфузорий**

Вредное 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. Несмотря на относительно короткий период острого

токсического влияния и высокую летучесть ароматических углеводородов [Солнцева, 1982; 1988], бензин и дизельное топливо значительно влияют на численность беспозвоночных животных. Ароматические углеводороды через покровы попадают в организм животных и вызывают отравление [Солнцева, 1980].

Для оценки влияния бензина на сообщества почвенных инфузорий в естественных биоценозах светло-серых лесных почв поверхностно загрязнялись бензином площадки размером 1 м<sup>2</sup> при одноразовом его внесении с концентрацией 200 г/кг. В качестве контрольных площадок использовались незагрязненные участки аналогичных светло-серых лесных и болотных почв. Отбор проб осуществляли каждую неделю в пяти точках на каждом участке. Образцы почвы отбирались из поверхностных горизонтов [ГОСТ 17.4.3.01-83; ГОСТ 17.4.4.02-84] А0, А1, А1А2. Оценивалась численность каждого вида почвенных инфузорий в зависимости от хронического влияния бензина в течение весенне-осеннего периода.

Сравнительный анализ данных, полученных в опытах с загрязнением почвы бензином, выявил, что снижение численности почвенных инфузорий происходит в первые дни после внесения бензина (рисунок 52).

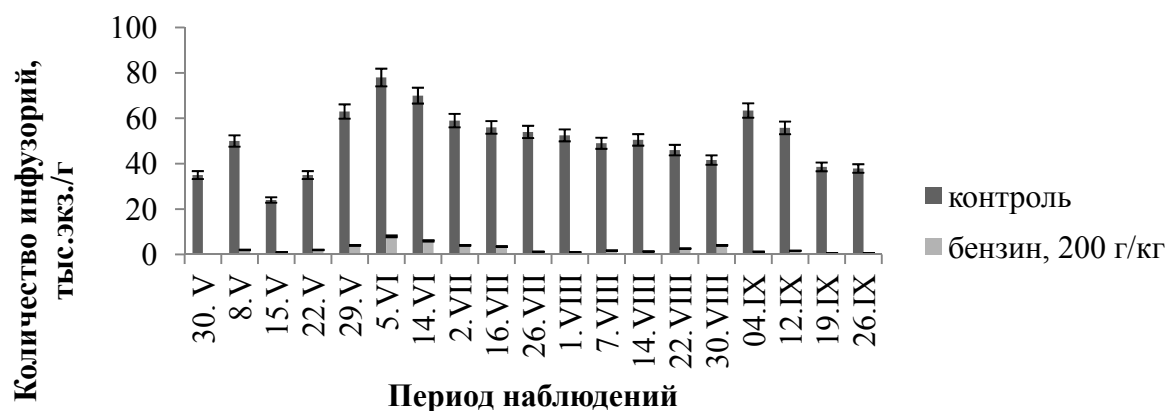


Рисунок 52. Изменение общей численности почвенных инфузорий в зависимости от концентрации бензина

Численность почвенных инфузорий под действием бензина снижается кратно, до уровня выживаемости. Необходимо отметить, что концентрация бензина в конце осени значительно снизилась (таблица 30), что несущественно отразилось на восстановлении численности почвенных инфузорий.

Таблица 30. Остаточная концентрация бензина на экспериментальных участках светло-серых лесных почв

Вносимая концентрация бензина в мае	Остаточная концентрация бензина в октябре
200 г/кг	0,102±0,025 г/кг

Происходит сокращение видового разнообразия почвенных инфузорий под влиянием бензина (рисунки 53, 54).

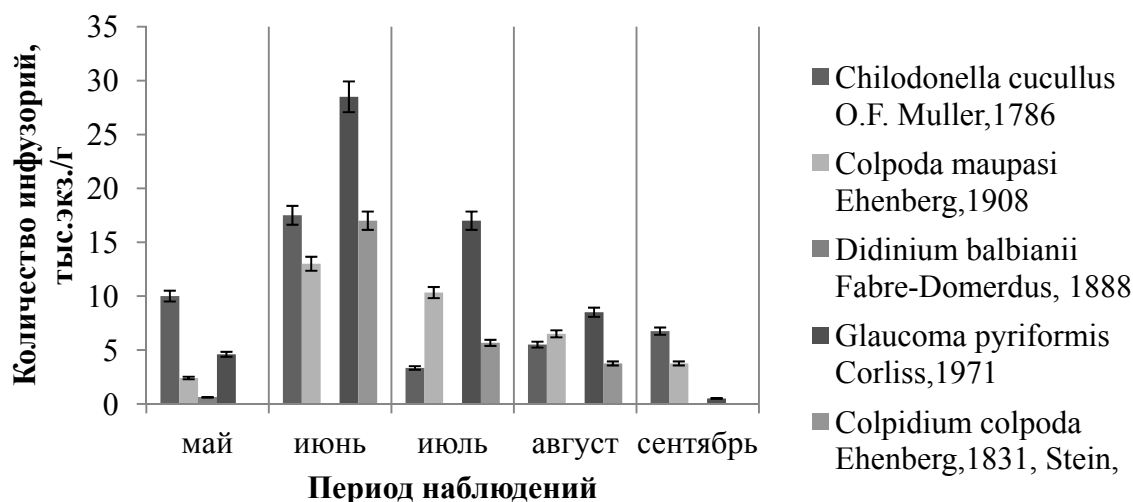


Рисунок 53. Сезонная динамика численности и видового разнообразия почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах горизонта А0 при загрязнении бензином 200 г/кг

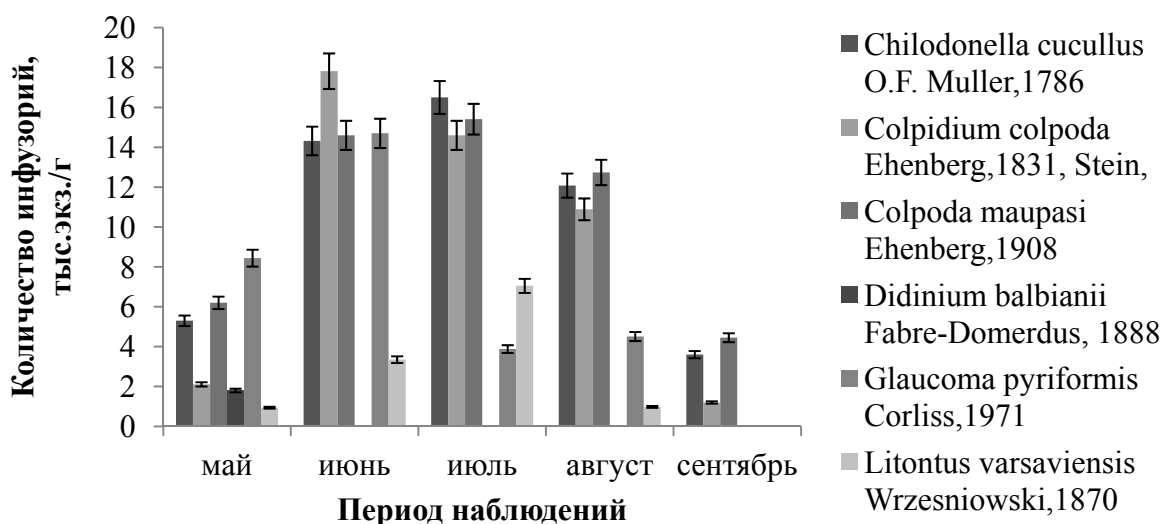


Рисунок 54. Сезонная динамика численности и видового разнообразия сообщества почвенных инфузорий в светло-серой лесной почве, 2015 г., контроль

Анализ представленных в таблице 31 данных выявил элиминацию двух видов инфузорий: *Litontus varsaviensis* и *Didinium balbianii*, наиболее неустойчивых к нефтезагрязнениям.

Таблица 31. Встречаемость видов почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах при загрязнении бензином с концентрацией 200 г/кг

Контрольные виды почвенных инфузорий	Период наблюдения				
	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Chilodonella cucullus</i> O.F. Muller, 1786	+	+	+	+	+
<i>Colpidium colpoda</i> Ehrenberg, 1831, Stein	+	+	+	+	+
<i>Colpoda taupasi</i> Ehrenberg, 1908	+	+	+	+	+
<i>Didinium balbianii</i> Fabre-Domerdus, 1888	+	–	–	–	–
<i>Glaucoma pyriformis</i> Corliss, 1971	+	+	+	+	+
<i>Litontus varsaviensis</i> Wrzesniowski, 1870	–	–	–	–	–

Исследование результатов хронического влияния бензина на наиболее устойчивые виды почвенных инфузорий показало сглаживание сезонной динамики численности у всех видов (рисунки 55–58).



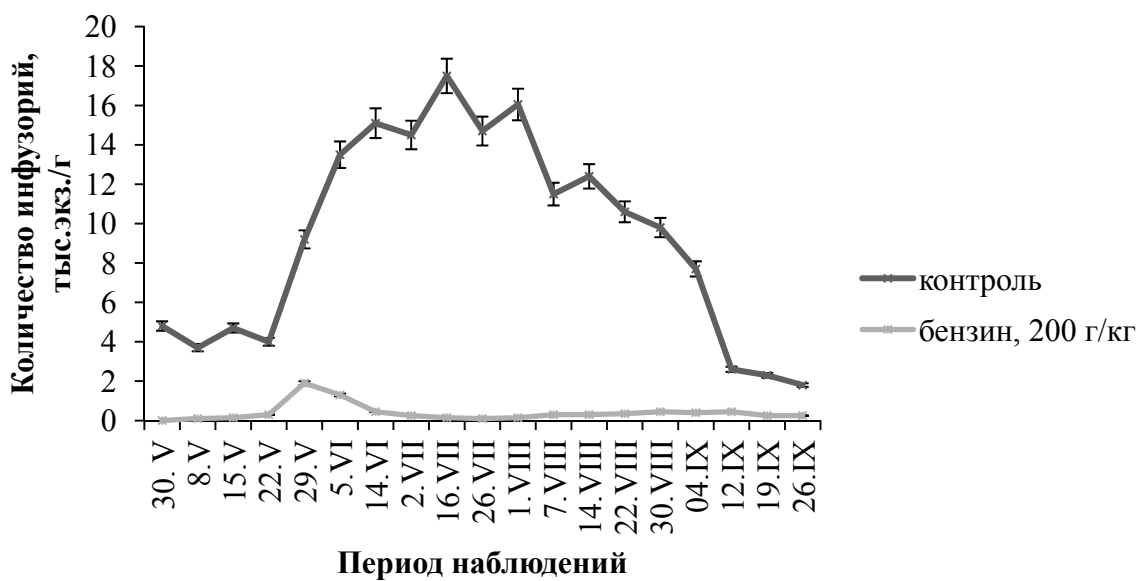


Рисунок 55. Сезонная динамика численности *Chilodonella cucullus* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 при загрязнении бензином



Рисунок 56. Сезонная динамика изменений численности *Solpoda taupasi* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 при хроническом действии бензина



Рисунок 57. Сезонная динамика изменений численности *Glaucota pyriformis* в светло-серых лесных почвах горизонта А0 при действии бензина



Рисунок 58. Сезонная динамика изменений численности *Chilodonella cucullus* в светло-серых лесных почвах горизонта А1 при действии бензина

Таким образом, хроническое влияние бензина, как и нефтезагрязнений, приводит к снижению численности простейших, нарушению сезонной динамики и сокращению видового разнообразия. Бензин оказывает значительно более угнетающее влияние по сравнению с нефтезагрязнениями на численность и видовое разнообразие сообществ почвенных инфузорий.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований в Западной Сибири впервые описано 15 видов почвенных инфузорий, относящихся к подклассу *Ciliata* — ресничные инфузории, 5 отрядам и 8 семействам. В почвах Томского района обнаружено 12 видов инфузорий, что составляет 85 % от общего видового разнообразия цилиофауны. Невысокое количество видов наблюдается в пробах, взятых в почвах Красноярского края, — 25 % от общего видового разнообразия цилиофауны. Наибольшее число видов почвенных инфузорий относится к роду *Colpoda Ehrenberg* — 3 вида. Другие роды представлены 1, 2 видами. Большая часть обнаруженных видов — эврибионты, распространенные в широком диапазоне почв, в лесных, луговых и арктических биогеоценозах [Гиляров, 1965; Гельцер, 1989]. Вид *Colpoda cucullus O.F. Muller, 1786*, широко распространен в различных типах почв, в том числе в почвах Арктики и Антарктики [Jung, Baek, 2011].

Необходимо отметить, что сходство видового состава цилиофауны в почвах Иркутской области и Томского района находится в пределах 47 %. В почвах Томского района и Красноярского края коэффициент видового сходства почвенных инфузорий составляет 16,7 %, что объясняется разными типами почв, строением рельефа и влиянием различных абиотических факторов.

При изучении пространственного распределения почвенных инфузорий в ризосфере мелколиственных и хвойных пород деревьев (березы, тополя, сосны и ели) выявлена динамика пространственной структуры сообществ инфузорий в летний период. Наблюдается несколько сезонных типов пространственной структуры сообществ цилиат. Пространственная синхронизация характеризуется равномерным снижением численности различных видов в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева. При смещении пространственных максимумов численности инфузорий проявляются конкурентные взаимодействия между различными видами. Для пространственной десинхронизации структуры сообществ характерно разнонаправленное изменение численности видов. Видовое разнообразие изученных сообществ однородно, наиболее типичными структурообразующими видами являются *Colpoda cucullus*, *Glaukoma pyriformis*. Численность почвенных инфузорий в изученных биотопах меняется в зависимости от расстояния до корневой

шейки: наибольшее количество цилиофауны наблюдается на расстоянии 20 и 40 см.

При анализе весенне-осенней динамики численности сообществ почвенных инфузорий в торфянистых глеевых песчаных и светло-серых почвах Томской области обнаружено снижение численности и видов инфузорий с глубиной генетического профиля. По сравнению со светло-серыми лесными почвами, в которых основу сообществ составляют виды инфузорий *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Colpidium colpoda* и *Glaucoma pyriformis*, в торфянистых глеевых песчаных почвах в доминирующую группу входит 5 видов инфузорий: *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Colpidium colpoda*, *Glaucoma pyriformis*, *Chilodonella uncicanta*. Установлено, что род *Chilodonella* наиболее устойчив и распространен как в светло-серых лесных, так и в торфянистых глеевых песчаных почвах и во всех исследуемых почвенных горизонтах: A0, A1A2; A0т; A1A2g. Показано, что сезонная динамика численности инфузорий в горизонте A0т торфянистых глеевых песчаных почв и в горизонте A0 светло-серых лесных почв коррелирует с сезонным колебанием температуры. В почвенном горизонте A1g торфянистых почв корреляция численности почвенных инфузорий с влажностью не наблюдается.

В светло-серых лесных почвах в горизонте A1 сезонная динамика численности инфузорий определяется уровнем влажности горизонта. Необходимо отметить, что численность и видовое разнообразие инфузорий в болотных почвах больше, чем в светло-серых лесных, что, вероятно, связано с физико-химическими показателями исследуемых почв.

При нефтезагрязнениях происходит снижение общего количества видов в поверхностном горизонте A0 в летне-осенний период. В почвенных горизонтах A1 и A2 количество видов инфузорий не изменяется, но происходит их частичная смена. Вероятно, сохранение общего количества видов связано со сменой одних эпизодических видов другими, что приводит к сохранению видового разнообразия сообществ инфузорий в трех почвенных горизонтах. В горизонте A0 при действии нефти виды инфузорий *Pardonteres*, *Colpoda steine* сменяются видами *Enchelys gasterosteus*, *Holophrya simplex*. В почвенном горизонте A1 виды *Colpidium colpoda*, *Spathidium proculus* сменяются *Didinium balbianii*.

Выявлена последовательность видов инфузорий по степени их устойчивости к нефтезагрязнениям: *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Glaucoma pyriformis* и *Litontus varsaviensis*. Наиболее устойчивым в почвах является вид *Chilodonella cucullus*, который сохраняется и в почвенном горизонте А1 в весеннем, летнем и осеннем периодах наблюдений. Исследуемые концентрации нефти не оказывают существенного влияния на количество видов, но приводят к перераспределению эпизодических видов инфузорий.

В торфянистых подзолистых глеевых песчаных почвах к таким видам относятся *Chilodonella cucullus*, *Glaucoma pyriformis*, *Colpoda taupasi*, *Paramecium aurelia* и *Stylonichia pustulata*.

В светло-серых лесных почвах виды, устойчивые к нефтезагрязнениям, следующие: *Chilodonella cucullus*, *Colpoda taupasi*, *Glaucoma pyriformis* и *Litontus varsaviensis*. Выявлены наиболее устойчивые к нефтезагрязнениям виды инфузорий, которые сохраняются в трех исследуемых почвенных горизонтах торфянистых подзолистых глеевых песчаных почв (А0, А1g, А1А2g) и светло-серых лесных почв (А0, А1, А1А2) в весеннем, летнем и осеннем периодах наблюдений. Вид *Chilodonella cucullus* является наиболее устойчивым к влиянию нефти. Для торфянистых подзолистых глеевых песчаных почв характерен устойчивый к нефтезагрязнениям вид *Glaucoma pyriformis*.

Исследуемые концентрации нефти не оказывают существенного влияния на количество видов, но приводят к перераспределению эпизодических видов инфузорий. Нефтезагрязнения с концентрацией 200 г/кг значительно изменяют структуру сообществ почвенных инфузорий. Элиминируется вид *Uroleptus piscis*, снижается численность видов *Colpoda stein* и *Chilodonella uncicanta*.

В лабораторных исследованиях установлены временные этапы адаптации сообществ почвенных инфузорий к нефтезагрязнениям: адаптация к пониженной аэрации почв при нефтезагрязнениях наблюдается в течение первых 5 суток. Происходит снижение численности всех видов инфузорий в зависимости от их устойчивости. Адаптация к токсическому действию нефти у почвенных инфузорий развивается после двенадцати суток ее влияния, характеризуется колебательным типом изменений численности и расслоением структуры сообществ в зависимости от их видовой устойчивости.

Таким образом, на основании проведенных исследований установлена видовая структура сообществ почвенных инфузорий в

Томской, Красноярской и Иркутской областях. Показано, что в течение весенне-летнего сезона происходят динамические изменения численности инфузорий в зависимости от температуры в поверхностном слое почв и влажности в почвенном слое А1. Типичными структурообразующими видами сообществ в ризосфере березы, тополя, сосны и ели являются *Colpoda cucullus*, *Glaukoma pyriformis*. Численность почвенных инфузорий максимальна на расстоянии 20 и 40 см от корневой шейки дерева. Хронические нефтезагрязнения в концентрациях 20, 100, 200 г/кг и воздействие бензина в светло-серых лесных почвах приводят к снижению численности, нарушениям сезонной динамики численности и сокращению видового разнообразия почвенных инфузорий.

## Литература

1. Алекперов И.Х. Атлас свободноживущих инфузорий // Ин-т зоологии НАН Азербайджана. Баку, 2005. 309 с.
2. Алекперов И.Х. Инфузории загрязненных нефтью водоемов и почв Апшерона // Цитология. 1992. № 4, т. 34. С. 16–17.
3. Алекперов И.Х., Мамедова В.Ф. Сезонная динамика почвенных инфузорий Самур-Ялминского национального парка. Юг России: экология, развитие. 2014. № 9(2). С. 76–82. DOI:10.18470/1992-1098-2014-2-76-82.
4. Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969.
5. Алпатов О.А. Сезонные изменения численности и видового богатства раковинных амёб (*Testacealobosea*, *Testaceafilosea*) в р. Гуйва (Бассейн Днепра) // Вестник зоологии. 2010. Т. 44, № 6. С. 525–532.
6. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 471 с.
7. Аристовская Т.В. О разложении фульвокислот микроорганизмами // Почвоведение. 1958. № 11. С. 40–51.
8. Артемьева Г.И., Жеребцов А.Л. Влияние нефтяного загрязнения на педобионтов природоклиматических зон. Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере. Сыктывкар, 1999. С. 16–17.
9. Артемьева Т.Ш., Штина Э.Ф. Экологические последствия загрязнения почв нефтью // Бактериальный фильтр Земли: тез. докл. семинара, 30–31 мая 1985 г. Пермь, 1985. Т. 1. С. 28–29.
10. Белякова О.И. Структура сообществ раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2010. 24 с.
11. Биоразнообразие экосистем Прибайкалья // Труды заповедника «Джержинский». Вып. 1. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 1995. 109 с.
12. Бобров А.А. Раковинные амёбы и закономерности их распределения в почвах // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1130–1137.
13. Борисович Т.М. К вопросу о влиянии нефтепромысловых сточных вод на почвенных простейших // Проблемы почвенной зоологии: материалы IX Всесоюз. совещ. Тбилиси, 1987. С. 45–46.
14. Бродский А.Л. Исследования по фауне почв. Ташкент: Изд-во Комитета наук УзССР, 1937.

15. Бурковский И.В. Экология свободноживущих инфузорий. М.: МГУ, 1984. 208 с.
16. Кудрин А.А., Лаптева Е.М., Долгин М.М. Влияние некоторых параметров среды на комплекс почвообитающих нематод пойменных лесов // Нематоды естественных и трансформированных экосистем: ст. по материалам 9-го Рос. симп. нематологов с междунар. участием, 27 июня – 1 июля 2011 г., г. Петрозаводск, Респ. Карелия, Россия. Петрозаводск, 2011. С. 69–71.
17. Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем / под ред. М.А. Глазковской. М.: Наука, 1988. 264 с.
18. Гельцер Ю.Г., Ибадов Р.Р., Мордкович Г.Д. Почвенные простейшие как компонент биогеоценоза // Почвенные простейшие. Л.: Наука, 1980. С. 21–35.
19. Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1989. 47 с.
20. Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие естественных биогеоценозов и агроценозов // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М., 1984 а. С. 103–114.
21. Гельцер Ю.Г. Простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты (систематика, экология): учеб. пособие для студ. биол.-почв. фак. и фак. почвовед. ун-тов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 175 с.
22. Гельцер Ю.Г. Свободноживущие Protozoa как компонент почвенной биоты // Проблемы почвенной зоологии. Новосибирск, 1991. С. 161.
23. Гельцер Ю.Г. Сравнительная характеристика протозойной фауны ризосферы некоторых сельскохозяйственных растений // Улучшение плодородия почв нечерноземной зоны. М.: Наука, 1967. С. 135–145.
24. Герасимова Н.Н., Коваленко Е.Ю., Сагаченко Т.А. Распределение азотосодержащих соединений в нефтях из Верхнеюрских отложений Западной Сибири // Материалы 5-й междунар. конф. «Химия нефти и газа». Томск: Изд-во Ин-та оптики атмосферы СО РАН, 2003. С. 72–74.
25. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 280 с.
26. Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. 243 с.



27. ГОСТ 17.4.3.01-83. Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. Введ. 1984-07-01. 4 с.

28. ГОСТ 17.4.4.02-84. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. Введ. 1986-01-01. М.: ИПК Изд-во стандартов, 2000. 8 с.

29. Денисова Т.В., Залялетдинова К.Ф., Полякова Ю.А. Сезонное распределение раковинных амёб в светло-серых лесных почвах Томского района // Природа, экология и народное хозяйство: материалы междунар. науч.-практ. конф., Воронеж, 24 марта 2015 г. Воронеж: ВЭЛБОРН, 2015. С. 11–14.

30. Денисова Т.В., Полякова Ю.А. Влияние нефтезагрязнения на сообщества раковинных амёб в светло-серой лесной почве Томского района // Научно-исследовательские публикации. 2015. Т. 1., № 3 (23). С. 27–30.

31. Дружинина И.В. Инфузории (Ciliata, Ciliophora) литоральной зоны Ильмень (фаунистические комплексы, морфология, биология) : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 287 с.

32. Залялетдинова Н.А., Залялетдинова К.Ф., Полякова Ю.А. Разнообразие беспозвоночных в почвах Красноярского края // III Междунар. науч.-практ. конф. «Формирование и развитие биосферного хозяйства». Иркутск, 2013. С. 91–95.

33. Залялетдинова Н.А., Антропова С.А. Численность и видовое разнообразие почвенных инфузорий на территории Красноярского края // Материалы 52-й Междунар. науч. студ. конф. Новосибирск, 2014. 16 с.

34. Залялетдинова Н.А. Сезонная динамика структуры сообщества инфузорий в почвах Томской области // Всерос. науч.-техн. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Научная сессия ТУСУР-2014. В 5 т. Томск: В-Спектр, 2014. Т. 4. С. 290–292.

35. Залялетдинова Н.А., Карташев А.Г. Сообщества инфузорий в почвах Красноярского края // Вестник Тамбовского университета им. Г.Р. Державина. Тамбов, 2014. Т. 19, № 5. С. 1512–1516.

36. Залялетдинова Н.А., Денисова Т.В. Закономерности распределения простейших в почвах Красноярского края // Вестник Тамбовского университета им. Г.Р. Державина. Тамбов, 2014. Т. 19, № 5. С. 1270–1271.

37. Залялетдинова Н.А., Залялетдинова К.Ф., Полякова Ю.А. Распределения почвенных простейших в почвах Томской области // Вопросы науки: естественно-научные исследования и технический прогресс : сб. ст. по материалам всерос. науч.-практ. конф. Воронеж, 2014. № 4(11). С. 60–64.

38. Залялетдинова Н.А., Карташев А.Г. Влияние нефтезагрязнения на сообщество инфузорий // Теоретические и прикладные аспекты современной науки: сб. науч. тр. по материалам VI Междунар. науч.-практ. конф. / под общ. ред. М.Г. Петровой. Белгород, 2015. С. 82–87.

39. Залялетдинова Н.А., Залялетдинова К.Ф., Полякова Ю.С. Изменение численности и видового разнообразия почвенных инфузорий при различных концентрациях нефтяного загрязнения // Ежемесячный журнал. Международный научный институт «Educatio». Новосибирск, 2014. № 7. С. 94–108.

40. Залялетдинова Н.А. Адаптация сообществ почвенных инфузорий к нефтезагрязнениям // Всерос. науч.-техн. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Научная сессия ТУСУР-2015. В 5 т. Томск: В-Спектр, 2015. Т. 5. С. 120–123.

41. Залялетдинова Н.А., Карташев А.Г. Адаптивные изменения численности и структуры сообщества почвенных инфузорий при нефтезагрязнениях // Междунар. науч.-практ. конф. «Управление инновациями в современной науке». Самара, 2015. Ч. 2: АЭТЕРНА. С. 31–34.

42. Залялетдинова Н.А., Карташев А.Г. Пространственная структура сообществ инфузорий в ризосфере хвойных деревьев // Междунар. науч.-практ. журн. «Теория и практика современной науки». 2015. № 5(5). URL: <http://www.modern-j.ru>.

43. Залялетдинова Н.А., Карташев А.Г. Биотопическое распределение почвенных инфузорий в ризосфере тополя и березы // XX Междунар. науч.-практ. конф. «Приоритетные научные направления: от теории к практике». В 2 ч. Ч. 1. / под общ. ред. С.С. Чернова. Новосибирск: Издательство ЦРНС, 2015. 198 с.

44. Захаров С.А. Стандартная методика определения гранулометрического состава почвы. М.: Наука, 2009. 162 с.

45. Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: МГУ, 1987. 256 с.

46. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.

47. Устойчивость гуминовых кислот к микробной деструкции / Д.Г. Звягинцев [и др.] // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2004. С. 44–49.

48. Иларионов С.А. Трансформация углеводов нефти в почвах гумидной зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 21 с.

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

50. Карпухина О.В., Гумаргалиева К.З., Иноземцев А.Н. Исследование металл-индуцированного окислительного стресса у одноклеточных организмов // Фундаментальные исследования. 2013. № 11-4. С. 671–674.

51. Карташев А.Г. Адаптация животных к хроническим факторам: моногр. Изд-во: Lap Lambert Academic Publishing, 2014. 269 с.

52. Карташев А.Г., Смолина Т.В. Влияние нефтезагрязнений на почвенных беспозвоночных животных. Томск: В-Спектр, 2011. 146 с.

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

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

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

56. Карташев А.Г., Ковальская М.В. Влияние нефтезагрязнений на коловраток // Сибирский экологический журн. 2006. № 5. С. 629–637.

57. Киреева Н.А. Микробиологические процессы в нефтезагрязненных почвах. Уфа: БашГУ, 1994. 172 с.

58. Колесников С.И., Татосян М.Л., Азнаурьян Д.К. Изменение ферментативной активности чернозема обыкновенного при загрязнении нефтью и нефтепродуктами в модельных экспериментах // Докл. Россельхозакадемии. 2007. № 5. С. 32–34.

59. Корганова Г.А., Гельцер Ю.Г. Раковинные амёбы как диагностический показатель биологической активности почв // Динами-

ка естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья / Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. М., 1987. С. 125–131.

60. Коронелли Т.В. Принципы и методы интенсификации биологического разрушения углеводов в окружающей среде (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 1996. Т. 32, № 6. С. 579–585.

61. Косов А.В. Геоэкологические изменения от объектов нефтедобычи на территории Западно-Катыльгинского месторождения и прогнозирование техногенного воздействия на природные ландшафты // Материалы Съезда экологов нефтяных регионов / под ред. Б.П. Ткачева. Ханты-Мансийск, 14–15 июня 2007 г. Ханты-Мансийск: Полиграфист, 2007. С. 126–137.

62. Кудрин А.А. Структура населения нематод в градиенте влажности пойменных осиново-березовых лесов Республики Коми // Изв. ПГПУ им. Белинского. 2011. № 25. С. 358–363.

63. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки: учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. унта, 1999. 95 с.

64. Лепинис А.К. Распространение почвенных простейших в прикорневой и удаленной от корней почве под культурными и дикорастущими растениями // Труды АН Лит. СССР. 1963. № 2 (31). С. 65–72.

65. Биотехнологические методы очистки окружающей среды от техногенных загрязнений / О.Н. Логинов [и др.]. Уфа: Реактив, 2000. 100 с.

66. Лозина-Лозинский Л.К. К физиологии питания инфузорий // Изв. науч.-исслед. ин-та им. Л.Ф. Лесгафта. 1929. Т. 15, вып. 1. С. 1–2.

67. Мазей Ю.А., Марфина О.В., Чернышов В.А. Распределения почвообитающих раковинных амеб вдоль горного склона (Прибайкалье, Хребет Хамар-Дабан, Пик Черского) // Поволжский экологический журнал. 2011. № 1. С. 42–48.

68. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А. Структура сообщества раковинных амеб в заболоченных биотопах южной тайги Европейской части России // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129, № 2. С. 212–222.

69. Бобров А.А. Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообщества раковинных амёб (Protozoa: Testacea): дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1999 б. 340 с.

70. Бех И.А., Данченко А.М., Динамика лесного фонда Томской области, основные тенденции и причины // Природокомплекс Томской области. Т. II. Биологические и водные ресурсы. Томск: ТГУ, 1995. С. 11–16.

71. Булатова У.А. Фауна раковинных амёб (Testacea) зеленых мхов Бакчарского района Томской области // Вестник ТГУ. Приложение: Материалы I Всероссийской школы-семинара с международным участием «Концептуальные и практические проблемы исследований в области зоологии беспозвоночных». 2004. № 11. С. 11–13.

72. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А. Изменение сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента в Среднем Поволжье // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 37. С. 13–23.

73. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., Трулова А.С. Раковинные амёбы в почвах лесостепных биогеоценозов (по материалам заповедника «Приволжская лесостепь») // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2013. № 2. С. 5–26.

74. Марзеева Н.А. Стандартная методика отбора почв. М.: Наука, 2009. 132 с.

75. Медведева М.В. Методика исследования почв урбанизированных территорий: учеб. пособие для студентов вузов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 23 с.

76. Мордкович Г.Д. Простейшие в почвах Сибири // Почвоведение. 1995. № 8. С. 981–986.

77. Морозов С.А. Стандартная методика определения влажности и кислотности почвы. М.: Наука, 2009. 140 с.

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

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

80. Никитина Л.И. Почвенные инфузории Среднего Приамурья. Хабаровск: Изд-во ХГПУ, 1997. 102 с.

81. Цилиофауна природных и техногенных экосистем Среднего Приамурья: моногр. / Л.И. Никитина [и др.]. Хабаровск: Изд-во ДВГУПС, 2011. 160 с.

82. Никитина Л.И. Комплексы инфузорий как показатель почвенных условий смешанного леса Большехехцирского заповедника [Хабаровский край] и Воронежа 1 // Материалы 43-й науч. конф. [Хабар. гос. пед. ун-та]. Хабаровск, 1997. Вып. 4. С. 56–59.

83. Николюк В.Ф. Методы быстрого подсчета количества микроорганизмов в жидкой среде // Узб. гидробиол. журн. 1963. С. 32–81.

84. Николюк В.Ф., Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие СССР. Ташкент: ФАН, 1972. 312 с.

85. Определитель Protozoa почв Европейской части СССР / А.К. Лепинис [и др.]. Вильнюс: Минтис, 1973. 171 с.

86. Пахомова Н.А., Минченко Е.Е. Инфузории и биотестирование // Материалы Междунар. науч.-техн. конф. «Наука и образование-2013» (4–11 марта 2013 г.) [Электронный ресурс]. Мурманск: МГТУ (Гос. рег. НТЦ «Информрегистр» № 0321301202). С. 1020–1023.

87. Петухова Г.А., Ковальчук Н.М., Волкова С.И. Оценка опасности эффектов последствия нефти с помощью модельных тест-объектов // Вестник ТюмГУ. 2002. № 4. С. 103–105.

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

89. Проблема диагностики и нормирования загрязнения почв нефтью и нефтепродуктами / Ю.И. Пиковский [и др.] // Почвоведение. 2003. № 9. С. 1132–1140.

90. Пиковский Ю.И. Экспериментальные исследования трансформации нефти в почвах // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Л., 1988. С. 145–156.

91. ПНД Ф 16.1:2.2.22-98. Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в минеральных, органогенных, органо-минеральных почвах / Тюменский гос. ун-т. Утв. Гос. комитетом Российской Федерации по охране окружающей среды, 10.11.1998. 21 с.

92. Порядок определения размеров ущерба от загрязненных земель химическими веществами: утв. Роскомземом 10.11.1993 и Минприроды РФ 18.11.1993.

93. Потапов А.Д. Экология: учеб. для строительных специальностей вузов. М.: Высшая школа, 2000. 448 с.

94. Природно-ресурсное районирование Томской области / Е.Д. Лапшина [и др.] ; отв. ред. В.Н. Воробьев. Томск: Спектр, 1997. 40 с.

95. Приходько А.В., Никитина Л.И., Муромцева Е.В. Биологическая роль инфузорий в природных и антропогенных биоценозах // Мониторинг природных экосистем: сб. ст. III Всерос. науч.-практ. конф. Пенза, 2009. С. 218–220.

96. Приходько А.В. Морфоэкологические особенности инфузорий из природных и антропогенных биоценозов Амурской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск, 2009. 23 с.

97. Просекин К.А., Никитина Т.Х. Влияние абиотических факторов на распространение и численность почвенных Ciliata // Природа охраняемых природных территорий Байкальского региона: современное состояние и мониторинг. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2005. Вып. 4. С. 29–38.

98. Протисты: Руководство по зоологии. СПб.: Наука, 2007. Ч. 2. 1144 с.

99. Резник И.В. Вклад первого отечественного микробиолога М.М. Тереховского в развитие науки о лекарственных растениях // Annals of Mechnicovs Institute. 2005. № 3. С. 22–27.

100. Романенко В.Н. Почвенная зоология: учеб. пособие для студентов вузов. Томск : ТГУ, 2013. 196 с.

101. Самсова С.М., Артемьева Т.И. Реакция почвенных животных и микроорганизмов на загрязнение нефтью и засоление пластовыми водами // Проблемы почвенной зоологии: тез. VI Всесоюз. совещ. Минск: Наука и техника, 1978. С. 1621–1627.

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

103. Смолина Т.В. Влияние нефтезагрязнения на раковинных амёб: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Омск, 2009. 24 с.

104. Смольникова В.В. Простейшие. 2009. 378 с.

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

106. 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.

107. Солнцева Н.П. Общие закономерности трансформации почв в районах добычи нефти (формы проявления, основные процессы, модели) // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М., 1988. С. 23–42.

108. Солнцева Н.П., Пиковский Ю.И. Особенности загрязнения почв в районах нефтедобычи // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. JL, 1980. С. 76–82.

109. Способ отверждения нефти, нефтепродуктов и растительных масел: а. с. СССР: А 1 С 09 К 3/32 / Р.А. Дашдиев, Т.Б. Геокчаев, С.В. Магерарова. № 1544787; опубл. 23.02.90, Бюл. № 7.

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

111. Структурно-функциональная организация животного населения почвы / Б.Р. Стриганова [и др.] // Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. М.: Наука, 2002. С. 227–273.

112. Сулейманов Р.Р., Назыров Ф.И. Изменение буферности почв при загрязнении нефтью // Вестник ОГУ. 2007. № 4. С. 133–149.

113. Таргульян В.О., Величко А.А. Процессы почвообразования и эволюция почв. М.: Наука, 1985.

114. Хазиев Ф.Х. Ферментативная активность почв. М.: Наука, 1976. 179 с.

115. Хаусман К., Хюльсман Н., Радек Р. Протистология: руководство / пер. с англ. С.А. Карпова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

116. Хаусман К. Протозоология. М.: Мир, 2010. 336 с.

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

118. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: учеб. пособие для студентов вузов. М.: Владос, 2002. 594 с.

119. Жизнеспособные простейшие в вечной мерзлоте Арктики / А.В. Шатилович [и др.] // Криосфера Земли. 2010. Т. XIV, № 2. С. 69–78.

120. Щавелева А.Д. Влияние некоторых антропогенных факторов и биологически активных веществ на жизнедеятельность пресноводных инфузорий : дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск, 2004. 151 с.



121. Bamforth S.S. Protozoa from aboveground and ground soils of a tropical rain forest in Puerto Rico // *Pedobiologia*. 2007. № 50(6). 17 p.
122. Polycyclic aromatic hydrocarbons in soil and plant samples from the vicinity of an oil refinery / M.I. Bakker [et al.] // *Science Total Environ*. 2000. Vol. 263. P. 91–100.
123. Bamforth S.S. The genus *Colpoda* in litters and soils // *J. Protozool*. 1969. Vol. 16, Suppl. P. 11.
124. Basset Y., Horlyck V., Wright S.J. *Studying Forest Canopies from Above: The International Canopy Crane Network*. Panama City: Smithsonian Tropical Research Institute and UNEP, 2003. 196 pp.
125. Bharti D., Kumar S., Terza L. Morphology, morphogenesis and molecular phylogeny of a novel soil ciliate, *Pseudouroleptus plestiensis* n. sp. (Ciliophora, Oxytrichidae), from the uplands of Colfiorito, Italy // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2014. No. 64. P. 2625–2636.
126. Morphology and phylogenetic analysis of two oxytrichid soil ciliates from China, *Oxytricha paraganulifera* n. sp. and *Oxytricha granulifera* Foissner and Adam, 1983 (Protista, Ciliophora, Hypotrichia) / S. Chen [et al.] // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2014. No. 64. P. 3016–3027.
127. Curds C.K. The role of Protazoa in the activated sludge process // *Amer. Zool. J.* 1973. Vol. 13. P. 161–169.
128. Dragesco J. Cilies mesopsammigues Afrigue noire // *Caieres Biol. Mar.* 1965. № 6. P. 357–399.
129. Eherenberg Ch.G. *Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen*. Leipzig, 1938.
130. Finley H.E. Ecology of peritrich Protozoa // *Progress in protozoology*. Prague, 1963. P. 176–179.
131. Foissner W., Agatha S., Berger H. Soil ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Namibia (Southwest Africa), with emphasis on two contrasting environments, the Etosha region and the Na-mib Desert. *Denisia*. 2002. No. 5 P. 1–1459.
132. Description of *Leptopharynx bromelicola* n. sp. and characterization of the genus *Leptopharynx* Mermod 1914 (Protista, Ciliophora) / W. Foissner [et al.] // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2011. No. 58. P. 134–151.
133. Hino I. Central. form the Phitotechnical Inst. Miyazaki college of Agriculture. 1928. № 29. P. 412–435.

134. Jae-Ho Jung, Kyung-Min Park, Gi-Sik Min. Morphology and Molecular Phylogeny of *Pseudouroleptus jejuensis* nov. spec., a New Soil Ciliate (Ciliophora, Spirotrichea) from South Korea // *Acta Protozool.* 2014. No. 53. P. 195–206.
135. John O. Corliss. *The Ciliated protozoa.* Oxford: Pergamon Press, 1979. 455 p.
136. A new marine ciliate, *Metaurostylopsis antarctica* nov. spec. / J.-H. Jung [et al.] // *Ciliophora, Urostylelida.* 2011.
137. Kishaba K., Mitchell E.A.D. Changes in testate amoebae (Protoists) communities in a small raised bog. A 40-year study // *Acta Protozool.* 2005. Vol. 44. P. 1–12.
138. Krause M. *Schwerkraftwahrnehmung des Ciliaten Stilonichia mutilus: elektro-und verhaltensphysiologische Untersuchungen: Dissertation.* Bonn: Bd.L,S. 2003. 180 p.
139. Ena/VASP proteins: regulators of the actin cytoskeleton and cell migration / M. Krause [et al.] // *Ann. Rev. Cell. Dev. Biol.* 2003. Vol. 19. P. 541–564.
140. Kubo R.R. *Protozoology.* Springfield, 1971. 1174 p.
141. Lazzaro A., Risse-Buhl U., Brankatschk R. Molecular and Morphological Snapshot Characterisation of the Protist Communities in Contrasting Alpine Glacier Forefields // *Acta Protozool.* 2015. Vol. 54. P. 143–156.
142. A new revised classification of Protazoa. The commite on Systematics and evolution of the Society of Protozoologists / N.D. Levine [et al.] // *J. Protozool.* 1980. Vol. 27, № 1. P. 37–58.
143. Lynn D.H. *Tge Ciliated Protozoa Characterization, Classification, and Guide to the Literature.* Canada, 2008. 605 p.
144. Mitchell E.A.D., Payne R.J., Lamentowicz M. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands // *J. Paleolimnol.* 2008. Vol. 40. P. 603–618.
145. Rogerson A., Berger J. Protozoa and crude oil: a question of concern? // *Spill. Technol. Newslett.* 1980. Vol. 5, № 6. P. 157–160.
146. Smith J. Microhabitat selection in the simple oribatid community dwelling in epilithic moss cover (Acari: Oribatida) // *Naturwissenschaften.* 2006. V. 93. P. 570–576.
147. Stout J.D. *The bacterial and protozoa of some soil samples from Scoresby, East Greenland.* Kobenhavn. 1970. 236 p.

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

149. Walton B.T., Guthrie E.A., Hoilman A.M. Toxicant degradation in the rhizosphere // *Am. Chem. Society.* 2000. P. 11–26.

150. Morphological reports on two species of *Dexiotricha* (Ciliophora, Scuticociliatia), with a note on the phylogenetic position of the genus / F. Xinpeng [et al.] // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* 2014. Vol. 64. P. 680–688.

# Оглавление

Введение .....	3
<b>1. ЭКОЛОГИЯ ПОЧВЕННЫХ ИНФУЗОРИЙ</b>	
1.1. Биология почвенных инфузорий.....	5
1.2. Численность и видовой состав инфузорий в различных типах почв .....	8
1.3. Распространение инфузорий в почвах в зависимости от экологических факторов .....	12
1.4. Биотопические особенности распространения почвенных простейших .....	13
1.5. Адаптация простейших к хроническим факторам .....	15
1.6. Распространенность инфузорий в Западной Сибири .....	19
<b>2. ЗНАЧЕНИЕ СЕЗОННЫХ И БИОТОПИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ДЛЯ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОЧВЕННЫХ ИНФУЗОРИЙ</b>	
2.1. Сезонная динамика численности сообществ инфузорий в светло-серых лесных почвах Томского района .....	24
2.2. Сезонная динамика сообществ инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах Томского района .....	46
2.3. Пространственное распределение почвенных инфузорий в ризосфере тополя и березы .....	67
2.4. Пространственная структура сообществ почвенных инфузорий в ризосфере ели и сосны .....	78
<b>3. ВЛИЯНИЕ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЙ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ ИНФУЗОРИЙ</b>	
3.1. Процессы в почве, обусловленные нефтезагрязнениями.....	86
3.2. Хроническое влияние нефтезагрязнений на почвенных инфузорий в светло-серых лесных почвах .....	88
3.3. Хроническое влияние нефти на сообщества инфузорий в торфянистых глеевых песчаных почвах.....	101
3.4. Результаты лабораторных исследований по влиянию нефтезагрязнения на почвенных инфузорий .....	111
3.5. Влияние бензина на численность почвенных инфузорий.....	117
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	123
Литература.....	127