

А. Г. Карташев, С. А. Калашникова

**Влияние нефтезагрязнений
и сеноманских растворов
на сообщества почвенных нематод**

**Москва
Горячая линия – Телеком
2018**

УДК 502.521:632.651
ББК 40.325
К27

Рецензенты: д-р биол. наук, научный сотрудник Национального исследовательского Томского государственного университета (НИ ТГУ) *Б. Д. Куранов*; д-р биол. наук, доцент Национального исследовательского Томского политехнического университета (ТПУ) *А. В. Захарченко*.

Карташев А. Г., Калашникова С. А.

К27 Влияние нефтезагрязнений и сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод. – М.: Горячая линия – Телеком, 2018. – 146 с., ил.
ISBN 978-5-9912-0768-3.

Представлены результаты исследований по родовому разнообразию почвенных нематод. Выявлены зависимости влияния нефти, нефтепродуктов и минеральных сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод в почвах Томской области. Рассмотрены пространственные изменения сообществ нематод в прикорневой области хвойных деревьев. Определены временные показатели развития адаптаций сообществ почвенных нематод в зависимости от вида и интенсивности загрязнений. Показано, что почвенные нематоды могут использоваться в биоиндикационных методах исследований.

Для научных сотрудников, преподавателей и студентов, специализирующихся в области экологии и природопользования.

ББК 40.325

Адрес издательства в Интернет WWW.TECHBOOK.RU

ISBN 978-5-9912-0768-3 © А. Г. Карташев, С. А. Калашникова, 2018
© Издательство «Горячая линия – Телеком», 2018

ВВЕДЕНИЕ

Сообщества почвенных беспозвоночных животных активно участвуют в сохранении плодородия почв [Ruiz, Lavelle, 2008, Ильин и др., 1982]. Нематоды являются необходимым компонентом биогеоценозов и вместе с простейшими представлены во всех группах почвенных животных [Соловьева, 1986; Соловьева и др., 1976]. Почвенные нематоды активно перерабатывают растительный опад, стимулируют активность микроорганизмов и участвуют в круговороте питательных веществ [Бызов, 1999; Мамилев и др., 1999; Ettema, Bongers, 1993].

Основную часть жизненного цикла нематоды проводят в почве и подвержены влиянию почвенной среды. Загрязнение почвы негативно влияет на сообщества нематод [Гиляров, 1982; Груздева, Матвеева, Коваленко, 2003; Груздева, Сушук, 2009]. Развитие нефтедобывающей промышленности привело к локальным и региональным экологическим изменениям. При разведке, добыче, хранении, транспортировке и использовании нефтепродуктов происходят утечки нефти, аварии и разливы высокоминерализованных вод, которые приводят к загрязнениям почвы и грунтовых вод [Карташев, 2007].

В настоящее время разрабатываются биоиндикационные критерии оценки техногенных воздействий на почву, используемые для оценки нефтезагрязнений [Карташев, Смолина, 2011, Залаялетдинова, Карташев, 2016]. Исследование почвенных нематод позволяет прогнозировать состояние почв и осуществлять мониторинг окружающей среды [Матвеева и др., 2001; Груздева и др., 2003; Bongers, 1990]. Нематоды чувствительны к изменению среды обитания, имеют короткий цикл развития, не мигрируют, встречаются повсеместно. Необходимо отметить, что влияние нефти, сеноманских растворов и нефтепродуктов на сообщества почвенных нематод Западной Сибири практически не изучалось.

Целью настоящего исследования являлось изучение влияния нефтезагрязнений, сеноманских растворов и нефтепродуктов на сообщества почвенных нематод серых лесных почв Томской области.

Исследовалось распространение сообществ нематод в почвах Томской области: их сезонная динамика в серых лесных почвах, пространственная структура в верхних горизонтах почвы, в лесной подстилке хвойных деревьев (ель, сосна). Изучалось хроническое влияние нефтезагрязнений, сеноманских растворов и бензина в сезонной динамике и адаптации почвенных нематод к нефтепродуктам.

Экология почвенных нематод

1.1. Биология почвенных нематод

Нематоды принадлежат к типу первичнополостных животных — Nematelminthes [Парамов, 1962] и по разнообразию являются второй группой царства животных после насекомых [Тишлер, 1971]. Нематоды встречаются во всех известных местообитаниях. В XX веке систематика нематод подразделялась на два класса: Adenophorea и Secernentea. Благодаря исследованиям последних лет, показана искусственность дифференцировки группы. С 2011 года, тип делится на 3 класса, объединяющий 30 рядов и насчитывает 24 тысячи видов [Hodda, 2011].

Размеры тела нематод во многом зависят от образа жизни и изменяются в широком диапазоне: от долей миллиметра до десятков сантиметров. Крупные нематоды обычно относятся к зоопаразитам, свободноживущие, в основном паразиты растений, отличаются мелкими размерами.

Чаще всего нематоды обладают несегментированным, цилиндрическим или веретенообразным телом с круглой формой на поперечном срезе [Гиляров, 1986]. Встречаются разновидности, ведущие сидячий или малоподвижный образ жизни, имеющие грушевидную или шаровидную форму.

Тело нематод состоит из трех отделов: передний — трофико-сенсорный, средний — трофико-генитальный и хвостовой — каудальный отделы [Зиновьева, Чижов, 2012]. Передний отдел подразделяется на два участка — головной (головная капсула) и глоточный. В центральной части головного участка располагается ротовое отверстие с лабильными зубами и неподвижными головными буграми. На головной капсуле располагаются органы чувств. По глоточному участку проходит пищевод, представляющий часть передней

кишки. Средний отдел (или собственно тело), в котором находятся средняя кишка и половые железы с их протоками, составляет основную часть нематод. В хвостовой части тела располагается анальное отверстие, форма которого является систематическим признаком [Замотайлов, 2015].

Стенку тела нематод, образует кожно-мышечный мешок, состоящий из кутикулы, гиподермы с кожными железами и мускулатуры. Защитную функцию выполняет кутикула с неклоточным строением, образуемая из выделений гиподермы. Кутикула бывает гладкой или кольчатой. На ее поверхности могут встречаться придатки, связанные с органами чувств. По боковым линиям нематод гиподерма утолщается и образует продольные гиподермальные валики, глубоко вдающиеся в первичную полость тела. У некоторых нематод в валики включены экскреторные каналы. С гиподермой связана система кожных желез. Большинство фитонематод имеют шейную железу, которая располагается на брюшной стороне тела, позади от пищевода. Для фитонематод характерно наличие боковых хвостовых желез, называемых фазмидами [Зиновьева, Чижов, 2012].

Мускулатура у нематод представлена одним слоем продольных волокон. Мышечный слой не слитный, разделен валиками гиподермы на 4 продольные ленты: две спинно-боковых и две брюшно-боковых. При сокращении спинные и брюшные ленты функционируют согласовано, тело нематод способно изгибаться в дорзовентральной плоскости. Нематоды передвигаются лежа на боку. Основной тип движения нематод, обеспечивает движение в воде, донных осадках, почве и тканях растений [Зиновьева, Чижов, 2012; Шульц, Гвоздев, 1970].

Нервная система нематод состоит из группы продольных нервных стволов, соединенных между собой кольцевыми перемычками. В центре нервной системы находится нервное кольцо, оцепляющее пищевод в средней или передней области, вокруг которого располагаются нервные клетки. От окологлоточного нервного кольца в переднюю и заднюю части тела отходят продольные нервы. Каждый из шести нервов, идущий в переднюю часть тела, разветвляется на 3 ветви и возбуждает губные хеморецепторы. В хвостовую часть от нервного кольца отходят от 8 до 12 нервов: 1 — спинной, 1 — брюшной, 4 — субмедиальных и 1—3 пары боковых [Зиновьева, Чижов, 2012].

С нервной системой тесно связаны органы осязания и химического восприятия. К ним относятся тангорорецепторы, амфиды, фазмиды, дейриды, гомезонид, гемизонион и цефалиды. Наличие и расположение органов чувств используется при систематике нематод.

Органы осязания у нематод представлены тангорцепторами, имеющими форму щетинок или сосочков, т.е. папилл, которые расположены, в основном, на головном участке, а у самцов — в области клоаки. Тангорцепторы подразделяют на головные, губные, соматические и хвостовые.

Хеморецепторы или амфиды могут быть различной формы: карманообразной, спиральной, круглой, щелевидной, поровидной и др. Амфиды соединяются с нервным кольцом посредством боковых нервов. У свободноживущих нематод амфиды более развиты у самцов с выраженным половым диморфизмом.

Фазмиды представляют собой поровидные образования, расположенные между линиями бокового поля в хвостовой части тела. Форма и расположение фазмид варьирует и имеет важное таксономическое значение. На основании наличия или отсутствия фазмид все нематоды разделяются на два подкласса [Кулинич, 1990].

Дейриды — парные кутикулярные образования, открывающиеся поровидными отверстиями в середине боковых полей в области нервного кольца (характерны для семейства теленхид) [Замотайлов, 2015].

Гомезонид — орган полукруглой формы, расположенный вблизи выделительной поры на брюшной стороне тела [Зиновьева, Чижов, 2012].

Цефалиты — парные органы, расположенные в передней части тела за головой. Различают передние и задние цефалиты. Они имеют вид колец, охватывающих все тело нематоды. Цефалиты хорошо выражены у нематод родов *Heterodera*, *Meloidodyne*.

Гемизонион — орган чувств, обнаруженный у семейства Теленхиды, расположен между кутикулой и гиподермой [Замотайлов, 2015].

К кутикулярным структурам, связанным с нервной системой, относятся половые сосочки самцов, расположенные, как правило, на брюшной стороне тела впереди клоаки или за ней [Зиновьева, Чижов, 2012].

Экскреторная система нематод состоит из экскреторного канала, экскреторной железы и экскреторной поры. Классическое строение экскреторной системы у подкласса Secernentea соответствует форме «Н». Нематоды отряда Tylenchida имеют только один экскреторный канал. Экскреторный канал у Secernentea заканчивается экскреторной порой, расположенной на уровне нервного кольца, проток канала у поры кутикулирован. У Adenophorea экскреторная система упрощена и представлена одной железой с некутикулированным выделительным протоком. У большинства нематод отряда

Dorylaimida поры отсутствуют, что используется при диагностике видов [Кулинич, 1990].

Первичная полость тела нематод, представляет пространство между внутренними органами, ограниченное снаружи кожно-мускульным мешком. В протоцеле расположена пищеварительная и половая система нематод [Зиновьева, Чижов, 2012]. Пищеварительная система нематод трубковидной формы и состоит из трех отделов: передняя, средняя, задняя кишка.

Передняя кишка представлена ротовой полостью и пищеводом. Ротовая полость, у разных систематических групп устроенная по-разному, состоит из пяти отделов: хейлостомы, простомы, мезостомы, метастомы и мелостомы. Их внутреннее устройство варьирует. Наиболее характерным типом стомы подкласса фазмидиевых, к которым относятся большинство видов нематод, считают рабдитоидную стому. Теленхоидная стома преобразована в стилет из стенок ротовой полости. Через ведущее кольцо стилета может выдвигаться вперед при сокращении специальных мышц. По стилету в пищевод нематод поступает жидкая пища. Дорилаймоидная стома прикорневых нематод имеет вид копыта, которое образовалось из зуба — кутикулярного выроста в ротовой полости, используется для прокалывания оболочек растительных клеток.

За ротовой полостью следует пищевод, включающий прокорпус, бульбус, истмус, кардиальный отдел или кардиальный бульбус. Рабдитоидный пищевод отличается мощным развитием мускулатуры, особенно развиты мышцы метакорпального бульбуса. Истмус охвачен окологлоточным нервным кольцом. Кардинальный бульбус имеет форму луковицы, в которых происходит измельчение пищевых комков, поступающих через стому. У рабдитид пищеводные железы развиты слабо, и, в большинстве своем, относятся к сапробионтам.

Диплогастероидный пищевод по строению напоминает рабдитоидный, но кардиальный отдел лишен мускулатуры, связанного с ней дробильного аппарата, и представляет собой чисто железистое образование. Аналогичные изменения стомы обусловлены переходом к хищничеству. Подвижные метастомные зубы служат для разрывания стенки тела жертвы. Кардиальный бульбус — мышечного типа с дробильным аппаратом.

Теленхоидное строение пищевода встречается у типичных фитогельминтов с наличием стилета и развитых желез кардиального отдела.

Афелинхоидный пищевод встречается у настоящих фитогельминтов. Пищеводные железы не образуют кардиального бульбуса, свободно свешиваются в полость тела.

Дораклаймоидный пищевод состоит из двух отделов: переднего тонкого, почти лишенного мускулатуры, и заднего утолщенного с мощными радиальными мышцами.

Дорилаймоидный пищевод встречается у нематод подкласса афазмидневых.

Средняя кишка представляет собой трубку, состоящую из одного слоя клеток энтодермы, где происходит всасывание пищи, лишена мускулатуры и желез. Пища поступает обработанной ферментами пищевых желез. В стенках средней кишки накапливается большое количество запасных питательных веществ, и отдел кишечника приобретает значение жирового тела. Задняя кишка короткая и узкая, у большинства нематод выстланная кутикулой, открывается наружу анальным отверстием и служит для выведения из кишечника остатков пищи.

Как правило, нематоды раздельнополые животные. У самцов развиты семенники, семяпроводы и специальные органы — спиккулы и рулек. Женские половые органы состоят из яичников, яйцепроводов и матки. Самцы с помощью спиккулы оплодотворяют самок. Сперма нематод, не имеющая подвижных жгутиков, перемещается амебоидными движениями. В половых путях самок формируются яйца, которые оплодотворяются спермой самцов в семяприемниках. Оплодотворенные яйца выходят наружу или развиваются внутри половых трубок. В этом случае из женской особи выходят наружу личинки. Яйца нематод окружены яйцевой оболочкой, предохраняющей их от физических и химических воздействий среды. Личинки 4 раза линяют, после каждой линьки переходят в следующую стадию развития. Из личинки четвертого возраста развиваются молодые формы — самец или самка. Часто личинки не похожи на взрослые формы. В таких случаях говорят о развитии с превращением [Наумов, Кузякин, 1971].

Изученные нами впервые экологические группы почвенных нематод распространены в Западной Сибири, исследованы недостаточно и могут быть использованы при биоиндикационных тестированиях почв.

1.2. Почвенные нематоды Западной Сибири

Нематодология как наука сформировалась в конце XIX в. Основателем нематодологии в России и в мире считается И.Н. Филипьев (1918), заложивший основы классификации нематод [Филипьев, 1918—1921, 1934, 1936]. Большим вкладом

в изучение паразитических нематод явилось издание К.И. Скрябиным (1949—1954) с сотрудниками труда «Определители паразитических нематод», состоящего из 4-х томов. А.А. Парамонов (1962, 1964, 1970) продолжил и развил исследования нематод, издав руководство по изучению почвенной нематодофауны. Начиная, с середины 1920-х годов появляются работы, связанные с изучением распространения отдельных видов почвенных нематод в разных географических зонах с определением почвенно-климатических факторов, оказывающих влияние на их распространение и численность. Изучение почвенных факторов сводилось к оценке воздействия на нематод отдельных физико-химических свойств почвы, в то время как зависимости их распространения от типов почв и протекающих в них почвообразовательных процессов практически не рассматривались.

Некоторые исследователи, указывали на встречаемость видов и родов нематод в конкретных почвах в определенном географическом районе. Образовались различные научно-исследовательские школы: А.А. Парамонова, Т.С. Скарбилович, Н.И. Суменкова, И.А. Барановской, О.В. Слободянюк, О.З. Метлицкого, Н.Д. Романенко, Е.С. Кирьянова, И.А. Рубцова, Т.А. Платонова, Н.М. Свешникова, А.С. Ерошенко, В.Г. Гагарина, Г.И. Соловьева, Э.Л. Краль, А.Т. Тулаганова, З.Н. Нарбаева, Т.С. Иванова, Л.М. Шагалина, П.И. Нестерова, И.Я. Элиавы, Г.А. Какулия и др. Опубликованы сводки и определители по фауне нематод, определители мировой фауны по их конкретным родам и семействам [Рысс, 2008]. О нематодофауне Западной Сибири и Томской области впервые упоминается в трудах Э.В. Герман (1969), посвященных исследованиям нематод сельскохозяйственных культур Верхнего и Среднего Приобья.

Нематодофауна исследовалась в Новосибирской и Томской области в прикорневой почве, в тканях корней и стеблей различных культур. Описаны 117 видов нематод, относящихся к 42 родам, 18 семействам, объединенных в 4 отряда и 2 подкласса. Районы исследования: Бакчарский, Карасукский, Кожевниковский, Колпашевский, Шегарский, Зырянский, Кривошеинский и др. [Герман, 1969]. Нематоды представлены различными систематическими группами, как количественно, так и качественно. Наибольшее число видов, представлены отрядом Tylenchidae — 58, из них представители 3 семейств: Noplolaimidae, Aphelenchoididae, Tylenchidae занимают в качественном отношении наибольший удельный вес. Отмечается высокая частота встречаемости и количественное преобладание видов из семейства Aphelenchoididae [Герман, 1969]. На втором месте по разнообразию находится

отряд Rhabditida, который насчитывает 28 видов. Преобладают виды из отряда Tylenchida. Представленные виды характеризуются высокой частотой встречаемости и являются основными, определяющими фауну нематод, в исследуемых пробах почв и тканях растений [Герман, 1986]. Следовательно, роды *Aphelenchus*, *Paraphelenchus*, *Panagrolaimus*, *Cephalobus*, *Chiloplacus* широко распространены, а *Alaimus*, *Monhystera*, *Diplogastrellus*, *Deladenus* встречаются редко [Герман, 1969].

Фауна нематод прикорневой почвы представлена 78 видами. Большинство из них (52 вида) найдено и в растениях, 26 видов — только в почве. Встречаемость разных групп почвенных нематод неодинакова. Преобладающими среди них являются представители отряда Tylenchida — 33 вида, что составляет 42 % от общего числа найденных почвенных нематод. Наиболее многочисленными в отряде по видовому разнообразию являются два рода — *Aphelenchoides* и *Ditylenchus*, количественное большинство видов — *Aphelenchus avenae* и *Paraphelenchus pseudoparietinus*. В районах исследования Томской области таежной зоны преобладают виды родов *Thylenchorhynchus*, *Paraphelleychus*, *Aphelenchus* [Герман, 1969].

Рассматривая прикорневую почву, необходимо выделить особей подотряда Dorylaimida, представленных 25-ю видами, составляющими 32 % от общего числа почвенных нематод. Наиболее часто встречаемыми родами являются *Mesodorylaimus*, *Eudorylaimus*. Из отряда Rhabditida в почвах зарегистрировано 13 видов, составляющих 17 %. В большинстве случаев господствующим являлся род *Panagrolaimus*. По родовому разнообразию преобладающим является семейство Cephalobidae [Герман, 1969].

Таким образом, можно считать, что исследования почвенных нематод в Западной Сибири немногочисленны. Изучены сообщества почвенных нематод в сельскохозяйственных культурах. Не исследован таксономический состав и распространенность почвенных нематод в различных типах почв Томской области. Изучение естественных сообществ почвенных нематод, включая экспериментальные исследования, позволяют выявить закономерности расселения нематод и особенности формирования сообществ в биоценозах [Даниленко, 2000].

Влияние абиотических и биотических условий на сообщества почвенных нематод

2.1. Распространенность почвенных нематод в Томской области

В соответствии с типом питания выделяют шесть эколого-трофических групп нематод:

- бактериотрофы, использующие в качестве питания микробную массу;
- микотрофы, питающиеся содержимым мицелия грибов;
- политрофы, питающиеся растительными соками корней растений, водорослей, яйцами клещей;
- хищники, питающиеся более мелкими нематодами — олигохетами, энхитреидами;
- нематоды-фитотрофы — паразиты растений;
- нематоды, ассоциирующие с растениями [Yeates et al., 1993].

Отбор проб при нематодологических исследованиях зависит от поставленных задач. В настоящем исследовании применен модифицированный метод Бермана. Использовалась воронка, соединительная резиновая трубка, пробирка, капроновая сетка с ячейками и фильтр. Исследуемую пробу почв массой от 15 до 30 г помещали на фильтр и расположенную в воронке капроновую сетку, заливали водой так, чтобы навеска почвы была полностью смочена. Время экспонирования составляло 24 часа. Выходящие из почвы нематоды оседали в пробирку. Через двое суток сетка вынималась из воронки, пробирка отделялась от соединительной трубки и отправлялась

для фиксации нематод [Smol et al.,1999; van Bezooijen,2006, Кулинич, 1990, Сушук, 2009].

Фиксация предотвращала процессы разложения тканей нематод и давала возможность сохранить их в течение длительного времени. Для фиксации использовался раствор ТАФ, являющийся наиболее распространенным у нематологов, состоящий из 7 мл формалина, 2 мл триэтанолamina и 91 мл дистиллированной воды. После отсоединения от воронки, из пробирки удалялась вода, а все выделенные нематоды оставались на ее дне. Перед применением фиксатора пробирку с нематодами прогревали на водяной бане при температуре 60 °С, в течение 2 минут. При горячей фиксации раствор хорошо проникает в тело нематод и качество препаратов улучшается. После добавления в пробирку 2 мл фиксатора ТАФ препараты фиксировались [Кулинич, 1990, Сушук, 2009].

Просмотр зафиксированных нематод происходил на временных микропрепаратах. Из пробирки брался небольшой объем жидкости с нематодами и помещался на часовое стекло. Под бинокляром небольшого увеличения все нематоды переносились с помощью игл на предметные стекла в каплю глицерина. Отобранные нематоды накрывались покровным стеклом и просматривались под биноклярным микроскопом Motic DM-BA-300 с максимальным увеличением в 100 раз. Найденные нематоды определялись до рода, формировался общий список таксонов и составлялась таблица с перерасчетом количества почвенных нематод каждого рода на 100 г почвы. Каждая проба почвы исследовалась в 5-кратной повторности.

Для пересчета почвенных нематод на 100 г сырой почвы использовалась формула [Van Bezooijen, 2006]:

$$N_{ww} = \left(\frac{V_2}{V_1} n_1 \right) \frac{100}{W},$$

где n_1 — число нематод в объеме аликвоты; V_1 — объем аликвоты отобранной из общего объема суспензии (мл); V_2 — общий объем суспензии (мл); W — масса почвенной пробы (г).

Для определения таксонов нематод использовались пособия А.А. Парамонова (1962, 1964, 1970), определитель, составленный Е.С. Кирьяновой и Э.Л. Краллем (1969), определитель В.Г. Гагарина (1981, 1993) и иллюстрированный ключ для определения некоторых групп нематод электронного ресурса: <http://nematode.unl.edu/>.

Исследован видовой состав и численность почвенных нематод на территории городов Томска и Северска и поселка Бакчар.

В пределах городов Томска и Северска изучены почвенные нематоды в светло-серых лесных почвах. Пробы почвы дерново-подзолистого типа отобраны в поселке Бакчар с дерновым горизонтом от 10 до 20 см. Они характеризуются малой мощностью гумусового горизонта (12—18 см) с меньшим содержанием перегноя в верхнем горизонте (3—5 %), питательных веществ (азота, фосфора) по сравнению со светло-серыми лесными почвами [Гаджиев и др., 2008; Хмелев и др., 2008; Важенина, 2010]. Для исследования почвенных нематод в Томской области пробы отбирались стандартным методом с 5-кратной повторностью в конце сентября. В результате исследования выявлено 29 родов почвенных нематод, относящиеся к 16 семействам, объединенных в 8 отрядов (табл. 1). Высокий коэффициент родового разнообразия Шеннона (H') в почвах городов Северска (2,96) и Томска (2,92) указывает на высокий уровень биоразнообразия в исследуемых биотопах. Значения H' в поселке Бакчар отличался незначительно (2,65).

Таблица 1

**Родовой спектр сообществ почвенных нематод
в почвах Томской области**

Родовой состав	Томск	Северск	Бакчар	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по <i>c-p</i> -шкале [Bongers, 1990]
<i>Panagrolaimus</i>	++	+++	+++	Б	1
<i>Mesorhabditis</i>		+++		Б	1
<i>Rhabditis</i>			++	Б	1
<i>Chiloplacus</i>	++	++	++	Б	2
<i>Cervidellus</i>	+++	++	+++	Б	2
<i>Cephalobus</i>	+++	++	++	Б	2
<i>Acrobeloides</i>	+++	++	++	Б	2
<i>Acrobeles</i>	+			Б	2
<i>Eucephalobus</i>	+	+		Б	2
<i>Heterocephalobus</i>	+++	+		Б	2
<i>Plectus</i>	++	++	+	Б	2

Окончание табл. 1

Родовой состав	Томск	Северск	Бакчар	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers, 1990]
<i>Wilsonema</i>	+	+		Б	2
<i>Teratocephalus</i>			+++	Б	3
<i>Alaimus</i>		+	+	Б	4
<i>Aphelenchoides</i>	+++	+++	++	М	2
<i>Aphelenchus</i>	+++	+++	+++	М	2
<i>Ditylenchus</i>			+	М	2
<i>Diphtherophora</i>	++	+	+	М	3
<i>Tylencholaimus</i>	++	++	+	М	4
<i>Eudorylaimus</i>	++	+	+	П	5
<i>Mesodorylaimus</i>	++	+	+	П	5
<i>Mononchus</i>	+	+		Х	4
<i>Clarkus</i>	+			Х	4
<i>Filenchus</i>	+++	++	++	Аср	2
<i>Coslenchus</i>	+++	+		Аср	2
<i>Lelenchus</i>	+++	+	+	Аср	2
<i>Tylenchus</i>	++			Аср	2
<i>Malenchus</i>			+	Аср	2
<i>Paratylenchus</i>	++	++	++	Пр	2
Всего таксонов	23	22	19		

Примечание. Рода почвенных нематод, относящиеся к группе доминантных (+++), обычных видов (++) , численность которых не превышает 15 % (+).

Б — бактериотрофы, М — микотрофы, П — политрофы, Х — хищники, Пр — паразиты растений, Аср — нематоды, ассоциированные с растением [Yeates et al., 1993]; 1–5 — значение таксона по с-р-шкале Бонгерса [Bongers, 1990].

В результате исследований в почвах окрестностей города Томска, обнаружено 23 рода нематод, что составляет 79 % от общего

числа найденных родов в Томской области. Наименьшее число родов почвенных нематод определены в почвах поселка Бакчар (19). Большая часть родов почвенных нематод встречалась повсеместно в широких диапазонах почв. Рядом авторов отмечается обилие нематод семейств *Cephalobidae*, *Tylenchidae*, *Aphelenchoididae*, *Aphelenchidae* в различных биоценозах [Герман, 1969; Кудрин, 2011; Волкова, Казаченко, 2010; Пшеничников и др., 2016; Шматко, Тихонов, 2010; Груздева и др., 2006; Матвеева и др., 2015]. Аналогичные данные получены в исследованиях Э.В. Герман (1969). Максимальное число видов в почвах Западной Сибири представлено отрядом *Tylenchidae*, наибольшая частота встречаемости и количественное преобладание видов наблюдалось в семействе *Aphelenchoididae*. По родовому разнообразию преобладающим является семейство *Cephalobidae* [Герман, 1969].

Анализ фауны почвенных нематод позволил выделить таксоны, присутствовавшие во всех изученных районах Томской области. Основными таксонами почвенных нематод в Томской области можно считать *Cervidellus*, *Chiloplacus*, *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Paratylenchus*, *Filenchus*, *Lelenchus*, *Tylencholaimus*, *Eudorylaimus*, *Diphtherophora*, *Plectus*, *Panagrolaimus*. Необходимо отметить рода нематод, характерные для определенных биотопов районов Томской области. В пробах почв города Северска преобладает род *Mesorhabditis*, для окрестностей города Томска — *Acrobeles*, *Clarkus*, *Tylenchus*, поселка Бакчар — *Rhabditis*, *Teratocephalus*, *Ditylenchus*, *Malenchus*. Данные по фаунистическому сходству почвенные нематод в почвах Томской области представлены в табл. 2.

Таблица 2

**Коэффициент родового сходства
по Серенсену—Чекановскому**

Биотопы	Томск	Северск	Бакчар
Томск		0,89	0,71
Северск	0,89		0,78
Бакчар	0,71	0,78	

Сравнивая между собой значения родового сходства, можно говорить о видовой аналогичности сообществ нематод. Коэффициент Серенсена—Чекановского находился на уровне 0,7—0,89, что

объясняется аналогичными природно-климатическими условиями и строениями рельефа.

Почвенные нематоды относились к шести эколого-трофическим группам [Yeates et al., 1993]. На всех исследуемых участках отмечено высокое разнообразие бактериотрофов как в количестве родов, так и численном составе. Данные подтверждаются исследованиями Д.Г. Даниленко (2000), Г.И. Соловьевой (1986), Е.Н. Романенко (2000), А.А. Кудрина (2012), Е.М. Матвеевой и др. (2015). Высокая численность нематод-бактериотрофов — характерное явление для сообществ нематод таежных, лесных биотопов (табл. 3).

Таблица 3

**Структура сообществ почвенных нематод
в почвах Томской области**

Биотоп	Б	М	П	Х	Аср	Пр
Томск	42,6	18,7	7,8	1,3	24,8	4,8
Северск	53,6	20,9	5,9	1	15,1	3,6
Бакчар	71,3	10,9	3,5	0	9,3	5,0

Примечание. Б — бактериотрофы, М — микотрофы, П — политрофы, Х — хищники, Пр — паразиты растений, Аср — нематоды, ассоциированные с растением [Yeates et al., 1993].

В процентном содержании высокая доля бактериотрофов в сообществах нематод в почвах поселка Бакчар составляла 71 %. Различия в эколого-трофической структуре возможно связано с типом почвы в исследуемых районах Томской области. Субдоминанты в сообществах почвенных нематод в городах Томске, Северске и поселке Бакчар представлены различными группами. В почвах города Томска на второй ступени эколого-трофического ряда находятся нематоды, ассоциированные с растениями. В городе Северске и поселке Бакчар — микотрофы. Доля нематод политрофов, паразитов растений и хищников составляла менее 10 %.

Проведенные исследования позволили дополнить данные по родовому разнообразию почвенных нематод Томской области. Определены рода нематод: *Cervidellus*, *Chiloplacus*, *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Paratylenchus*, *Filenchus*, *Lelenchus*, *Tylencholaimus*, *Eudorylaimus*, *Mesodorylaimus*, *Diphtherophora*, *Plectus*, *Panagrolaimus*, составляющие основу сообществ в светло-серых лесных и дерново-подзолистых почвах Томской области.

2.2. **Сезонная динамика численности почвенных нематод в светло-серых лесных почвах города Томска**

Годовая и сезонная динамика численности сообществ почвенных нематод зависит от их активности при различных режимах увлажнения субстрата и температуры [Яте, 1995]. Изучение этих факторов позволило объяснить миграцию нематод к корням, распространение, выживание хищных и энтомофильных видов, соотношение между их активностью и разнообразием [Чернова, 1977; Соловьева, 1986; Даниленко, 2000]. Первые исследования сезонной динамики почвенных нематод в России проведены Т.С. Скарбилович (1958) и Е.С. Кирьяновой (1961). Общие закономерности изменения сезонной динамики численности почвенных нематод представлены в работах Т.С. Скарбилович (1960), J.W. Seinhorst (1965), V.R. Ferris, R.L. Bernard (1967), C.F. Marks (1968), А.А Разживина (1971), J.M. Good, W.S. Murphy (1973), Г.И. Соловьевой с соавторами (1976, 1986), Т.Г. Терентьевой (1977), Н.И. Anderson (1979), В.Г. Губиной и др. (1984), А.А. Шестеперова (1985) [Даниленко, 2000].

Анализ опубликованных работ позволил выявить особенности сезонной динамики численности почвенных нематод в зависимости от влажности, температуры, конкуренции, питания и других факторов [Ветрова, 1980, Губина, 1982; Рысс, 1982; Соловьева, 1986; Hanel, 1996, Brown, Gaugler, 1998], антропогенных воздействий [Соловьева, 1986; Шлепетене, 1986; Шестеперов, Савотиков, 1995]. Многие авторы связывают данное явление с ростом растений [Yeates, 1968, Wyss 1970]. В течение года численность почвенных нематод изменялась несколько раз. Максимальные значения в умеренных широтах наблюдались весной и осенью [Губина, 1971; Заруднева, 1976; Терентьева, 1977; Norton, 1978; Метлицкий и др., 1979; Wasilewska, 1979; Saly, 1980; Тиев, 1981; Тураев, 1981; Шестеперов, 1985; Buttner, 1989; Ruess, 1995].

Низкая численность почвенных нематод отмечалась летом и зимой, что связано с засухами и низкими температурами. Если зимой температура почвы выше 0 °С, численность почвенных нематод повышается в зимние месяцы [Шлепетене, 1986, Hanel, 1994]. Исследования почвенных нематод в Словакии выявили увеличение численности в мае, апреле, начале июня, августе и январе [Sabova et al., 1979; Hanel, 1996]. В исследованиях Cerekova и Cagan (2011) зафиксирована высокая численность нематод в мае и ее снижение

в сентябре. В Карелии пик наблюдался в августе. В субтропических регионах по данным И.Ю. Кузьмина (1972, 1978) максимальные значения приходилось на середину вегетационного периода — конец июля. В зависимости от типа леса сезонная динамика численности нематод изменялась следующим образом: в хвойном лесу максимальная численность наблюдается в мае, в мелколиственном лесу — в июле [Новикова, 1978].

Изменение численности почвенных нематод происходило в зависимости от типа питания. Весной наблюдался рост численности нематод-бактериотрофов, связанный с усилением процессов разложения органических веществ в почве. В летний период происходило снижение численности бактериотрофов, но увеличивалась доля паразитических нематод, обусловленная ростом корневой массы растений. Осенью наблюдалось увеличение численности нематод всех трофических групп [Шестеперов, 1995; Кудрин, 2012]. В лесах Швеции соотношение бактериотрофов и микотрофов в течение летнего периода не изменялось [Sohlenius, Bostrom, 2001].

Изучение сезонной динамики численности почвенных нематод в Гребневском и Ивантеевском лесопитомниках Московской области проводилось на образцах дерново-подзолистой почвы под сеянцами сосны и ели. Весной (в апреле — начале мая) средняя численность нематод в прикорневой почве изменялась в пределах 2—25 экз. на 1 мл почвы, в течение всего летнего сезона она составила 32—43 экз. на 1 мл, к осени увеличилась в 2 раза — до 65 экз. на 1 мл. Колебания численности нематод в почве в течение вегетационного периода автор связывает с изменениями температуры, влажности почвы, с ростом и развитием растения-хозяина [Губина, 1969].

По результатам исследований в средней тайге Республики Коми в поверхностном слое почвы выявлено три основных пика численности почвенных нематод за вегетационный период: повышение следовало за периодом обильных осадков и высоких температур, снижение осадков и подсыхание почв привело к понижению этого показателя. В еловом лесу максимальная численность почвенных нематод зарегистрирована в конце августа, при переувлажнении почвы нематоды мигрировали в более глубокие слои (11—15 см) [Даниленко, 2000].

Исследования Е.Н. Романенко (2000) проводились на территории Московской области в верхних почвенных горизонтах (0—40 см). Максимальная численность почвенных нематод, наблюдавшаяся в конце мая — начале июня, связана с прогреваемостью почвенной поверхности и увлажненностью почвы. Численность

бактерио-сапрофаговых нематод значительно снижалась летом и увеличивалась в начале осени. Подобный двухвершинный подъем наблюдался и у фитофагов. Численность политрофов и хищных нематод изменялась в течение вегетационного периода незначительно [Романенко, 2000]. Аналогичные данные по сезонной динамике плотности популяций нематод получены в окрестностях Петрозаводска и характеризовались колебаниями численности с двумя пиками: весной (май) и в конце вегетационного периода (сентябрь) [Матвеева и др., 2015].

Данные сезонной динамики численности почвенных нематод в почвах Томской области немногочисленны, эпизодичны и не позволяют проводить анализ. Изучение проводилось в окрестностях города Томска, в подтаежной зоне Западной Сибири, в типичных почвенно-климатических условиях. Исследования проводились в смешанном лесу в древесном ярусе с березой с осиной, сосной, елью, в подросте — береза, осина, ель. В подлеске присутствовал шиповник и волчье лыко. Была заложена модельная площадка 10 × 10 м, расположенная на ровной поверхности, на правом берегу Томи, без древостоя и подроста. Травяно-кустарничковый ярус представлен преимущественно растениями: мятлик луговой, бор развесистый, скерда двулетняя, осот полевой, овсяница гигантская, вейник наземный, полынь обыкновенная. Почва светло-серая лесная с умеренно промерзающим подтипом. Светло-серые лесные почвы характеризуются большой оподзоленностью и низкой гумусированностью. Элювиальный горизонт почвы обеднен илестыми частицами, иллювиальный обогащен илом. Среднее содержание гумуса колеблется в диапазоне от 1,5 до 3 % [Гаджиев и др., 1988; Хмелев и др., 1988; Важенин, Важенина, 1969]. В составе почв присутствовали фульвокислоты, усиливающие кислую реакцию в верхних горизонтах, степень насыщенности основаниями составлял 70—85 %. Светло-серые лесные почвы можно объединить в группу, характеризующуюся низким содержанием поглощенного кальция, кислой реакцией, высокой обменной кислотностью, обусловленной преимущественно подвижным алюминием и ненасыщенными основаниями [Гаджиев и др., 1988].

Отбор проб для исследования сезонной динамики численности почвенных нематод осуществлялся каждый месяц: апрель, май, июнь, июль, август, сентябрь, октябрь. В весенний период происходил сход снежного покрова и устанавливались температуры воздуха от +6° С до +22° С. Пробы почвы отбирались в поверхностном горизонте на глубине 0—10 см. Отбор проб осуществляли по стандартной методике в пяти точках модельной площадки в 3-кратной

повторности. Проводились измерения температуры и кислотности почв. В лабораторных условиях определяли родовой состав и численность почвенных нематод. Определялась численность почвенных нематод в 100 г сырой почвы и родовой спектр. Подсчет и анализ почвенных нематод проводился с использованием цифрового микроскопа Motic DM-BA 300.

В результате проведенных исследований с конца апреля до начала октября определено 23 рода нематод в исследуемом поверхностном слое светло-серых лесных почв. Встречаемость остальных родов почвенных нематод изменялась в зависимости от сезона. Многочисленные рода почвенных нематод в светло-серых лесных почвах: *Lelenchus*, *Coslenchus*, *Chiloplacus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Cervidellus*, *Tylencholaimus*. Среднестатистические значения численности сообществ почвенных нематод в светло-серых лесных почвах в поверхностном горизонте представлены в табл. 4.

Анализ среднестатистических показателей численности почвенных нематод позволил выявить сезонные изменения в верхних горизонтах почвы. Высокие значения наблюдались с 30 мая по 30 июня и с 30 августа по 20 сентября. Выявлена зависимость сезонной динамики численности почвенных нематод с климатическими условиями, характерными для исследуемого района (рис. 1, 2). Необходимо отметить, что рост данного показателя коррелировал с повышением температуры выше 15 °С и осадками. Максимальные значения в светло-серых лесных почвах зафиксированы 30 июня — 12,3 тыс. экз./100 г сырой почвы, что превышает результат, полученный в начале вегетационного периода, в 4 раза. Минимальные показатели численности почвенных нематод наблюдались в начале апреля, в конце июля и в середине октября. Это связано с засушливым периодом в середине вегетационного сезона и низкими температурами в начале и конце исследуемого периода. Аналогичный двухвершинный подъем численности отмечался и другими исследователями (Даниленко (2000), Шестеперов (1995), Романенко (2000), Кудрин (2012), Новикова (1978)).

Анализ данных, представленных на рис. 1, позволяет выявить основные температурные периоды. Первый — с 1 апреля по 1 июня, характеризуется повышением температуры воздуха, постепенным прогреванием почвенного покрова, значительным количеством осадков. Второй — с начала июня по конец июля, когда колебания среднесуточной температуры были незначительны, установилась жаркая летняя погода, в конце периода выпало большое количество осадков. Для третьего — с 1 августа по 20 сентября, характерны

Таблица 4

Численность почвенных нематод в горизонте A_0 (0—5 см)
в светло-серых лесных почвах

Рода почвенных нематод	30.04	30.05	30.06	30.07	30.08	20.09	10.10
<i>Costlenchus</i>	61 ± 5	736 ± 132	992 ± 63	757 ± 69	678 ± 72	662 ± 41	320 ± 30
<i>Lelenchus</i>	128 ± 21	1212 ± 222	1241 ± 78	556 ± 43	534 ± 52	592 ± 47	201 ± 18
<i>Filenchus</i>	92 ± 14	775 ± 71	702 ± 44	384 ± 89	622 ± 58	528 ± 24	413 ± 36
<i>Plectus</i>	68 ± 4	422 ± 32	379 ± 25	68 ± 9	93 ± 12	179 ± 15	43 ± 4
<i>Chitoplacus</i>	132 ± 19	689 ± 26	834 ± 52	653 ± 35	898 ± 46	434 ± 25	141 ± 17
<i>Acrobeles</i>	0	196 ± 15	156 ± 19	0	0	96 ± 5	0
<i>Acrobelloides</i>	67 ± 5	1252 ± 168	1276 ± 67	641 ± 26	672 ± 41	645 ± 32	445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	38 ± 2	274 ± 34	315 ± 22	166 ± 29	234 ± 33	448 ± 24	38 ± 2
<i>Eucephalobus</i>	36 ± 2	270 ± 41	163 ± 35	52 ± 6	32 ± 15	61 ± 7	12 ± 4
<i>Cephalobus</i>	85 ± 7	501 ± 46	572 ± 61	256 ± 18	613 ± 47	676 ± 52	344 ± 26
<i>Aphelenchoides</i>	66 ± 13	965 ± 78	992 ± 79	512 ± 25	824 ± 71	632 ± 33	332 ± 17
<i>Heterocephalobus</i>	16 ± 2	392 ± 51	362 ± 37	201 ± 37	412 ± 43	534 ± 37	93 ± 19
<i>Mesodorylaimus</i>	15 ± 2	110 ± 14	146 ± 9	412 ± 74	532 ± 61	254 ± 17	15 ± 4

Окончание табл. 4

Рода почвенных нематод	30.04	30.05	30.06	30.07	30.08	20.09	10.10
<i>Eudorylaimus</i>	19 ± 3	132 ± 13	278 ± 19	634 ± 34	702 ± 23	412 ± 27	32 ± 2
<i>Criconema</i>	0	0	0	0	89 ± 31	0	0
<i>Paratylenchus</i>	82 ± 11	651 ± 63	667 ± 46	824 ± 69	836 ± 74	412 ± 31	96 ± 5
<i>Cervidellus</i>	94 ± 13	790 ± 173	826 ± 72	418 ± 46	558 ± 26	533 ± 19	68 ± 11
<i>Mesorhabditis</i>	12 ± 3	45 ± 9	36 ± 4	0	0	0	0
<i>Wilsonema</i>	0	195 ± 33	124 ± 9	32 ± 6	63 ± 3	27 ± 3	0
<i>Prismatolaimus</i>	15 ± 4	154 ± 26	91 ± 3	0	0	0	0
<i>Diphtherophora</i>	18 ± 3	258 ± 37	389 ± 45	81 ± 8	62 ± 4	122 ± 5	72 ± 3
<i>Tylencholaimus</i>	39 ± 6	677 ± 62	823 ± 75	626 ± 51	384 ± 18	254 ± 21	94 ± 21
<i>Clarkus</i>	0	36 ± 7	61 ± 15	389 ± 46	302 ± 12	42 ± 6	0
<i>Mononchus</i>	0	16 ± 2	34 ± 19	267 ± 48	302 ± 23	68 ± 11	0
<i>Tylenchus</i>	52 ± 9	458 ± 69	552 ± 74	186 ± 34	376 ± 21	332 ± 19	126 ± 16

постоянная температура и минимальное количество осадков. Четвертый — с 20 сентября до конца октября, связан с понижением температуры воздуха и увеличением атмосферных осадков. Зависимость численности почвенных нематод от динамики температурного режима и суммы осадков представлена на рис. 2.

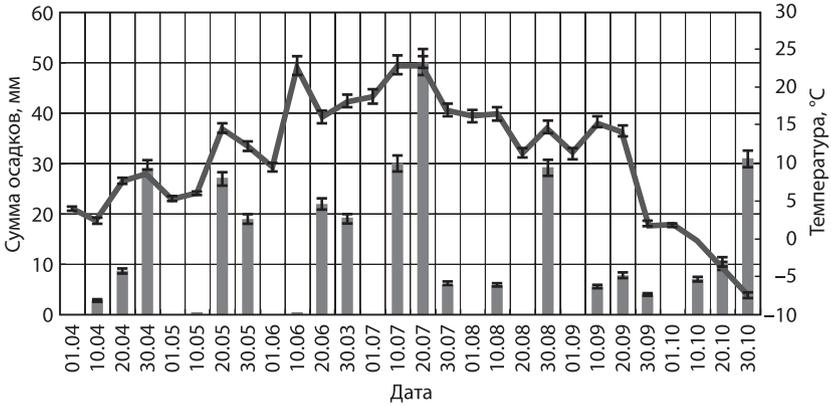


Рис. 1. Изменения температуры и суммы осадков за вегетационный период 2016 г.

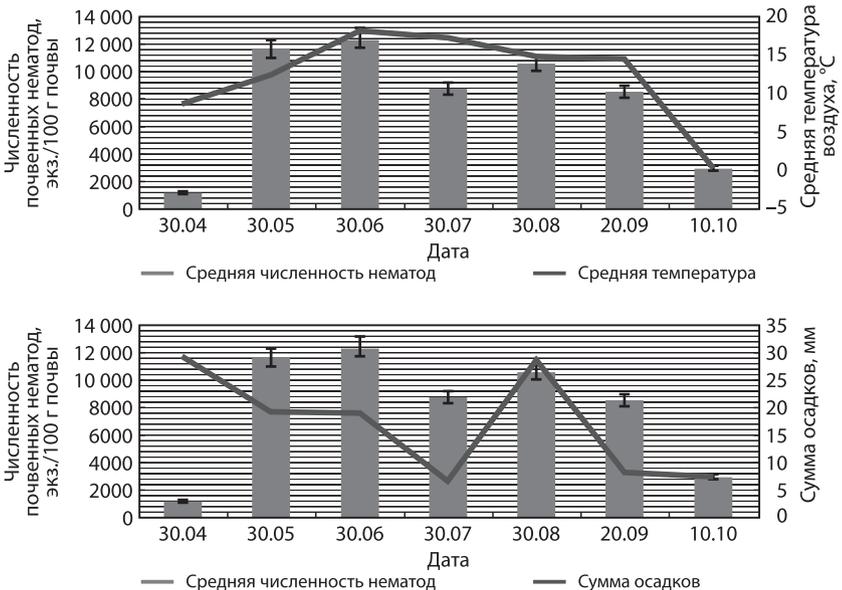


Рис. 2. Динамика общей численности почвенных нематод в зависимости от климатических изменений исследуемого периода

Рассмотрены изменения эколого-трофических групп почвенных нематод за вегетационный период. В период с апреля по сентябрь во всех почвенных образцах доминирующей группой почвенных нематод являлись бактериотрофы (рис. 3).

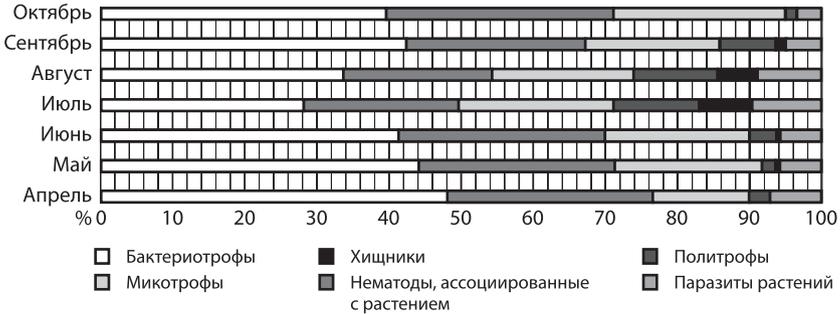


Рис. 3. Процентное соотношение эколого-трофических групп почвенных нематод в светло-серых лесных почвах за вегетационный период

К доминирующим родам почвенных нематод — бактериотрофам — относились *Chiloplacus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus*, *Cervidellus*. В течение изучаемого периода численность основной доминирующей группы изменялась. Высокие показатели наблюдались в начале вегетации, в конце апреля и во второй половине сентября, что обусловлено повышенной микробиологической активностью и процессами разложения органического вещества. Аналогичные изменения наблюдались и у нематод, ассоциированных с растениями, представленных родами *Lelenchus*, *Coslenchus*, *Filenchus*. Изменения численности микотрофов в течение исследуемого периода находились в пределах 20%. Необходимо отметить рост численности данной группы к концу мая и к началу сентября в процентном соотношении. Численность хищников (0%), политрофов (3%) и паразитов растений (7%) повышалась в середине вегетации (7,5, 12 и 9%, соответственно) и снижалась, начиная с конца августа (0, 1,5, 3%, соответственно) (табл. 5).

Полученные результаты по фауне нематод и количественные характеристики их сообществ проанализированы с использованием индексов экологической нематологии. Индексы H' и ΣMI используются для характеристики разнообразия фауны и степени зрелости сообществ нематод. Индекс зрелости основан на распределении таксонов нематод по шкале, предложенной Т. Bongers (1990): от устойчивых родов нематод (r -стратегов) к нарушениям

Таблица 5

**Численность и процентное соотношение эколого-трофических групп почвенных нематод
в верхнем горизонте светло-серых лесных почв в период вегетации**

Эколого- трофическая группа нематод	30.04		30.05		30.06		30.07		30.08		20.09		10.10	
	экз./100 г почвы	%												
Б	563	48	5180	44	5134	42	2487	28	3575	34	3633	43	1184	40
Асп	333	29	3181	27	3487	28	1883	21	2210	21	2114	25	944	32
М	154	13	2348	20	2516	20	1871	21	2058	19	1595	19	710	24
П	34	3	242	2	424	3	1046	12	1234	12	666	8	47	2
Х	0	0	52	0	95	1	656	7	604	6	110	1	0	0
Пр	82	7	651	6	667	5	824	9	925	9	412	5	96	3

Примечание. Б — бактериотрофы, М — микотрофы, П — политрофы, Х — хищники, Пр — паразиты растений, Асп — нематоды, ассоциированные с растением.

среды до чувствительных (*k*-стратегов). В исследованиях сезонной динамики численности почвенных нематод в светло-серых лесных почвах индекс зрелости сообществ находился в пределах 2,1–2,6. Отмечено возрастание значений ΣMI в течение вегетационного периода. Наблюдалось повышение индекса к середине периода, что указывает на отсутствие в пределах промежутка времени значительных негативных воздействий на среду обитания (табл. 6). Изменения индекса зрелости сообществ нематод свидетельствовали о наличии в фауне большого количества особей, устойчивых к неблагоприятным условиям среды и имеющих средние показатели (*c-p* = 2,3) по шкале Бонгера. Значения индекса Шеннона H' в течение периода исследования изменялись в диапазоне от 2,6 до 2,93, т.е. сообщества нематод вариабильные.

Таблица 6

**Эколого-популяционные индексы, рассчитанные
для сообществ почвенных нематод в светло-серых лесных почвах**

	H'	ΣMI	CI	EI	SI
Апрель	2,83	2,14	68,25	40,44	45,17
Май	2,93	2,20	78,26	38,69	48,26
Июнь	2,92	2,26	77,34	39,51	55,28
Июль	2,88	2,64	82,11	40,87	75,67
Август	2,93	2,53	80,33	39,91	71,19
Сентябрь	2,92	2,28	65,03	44,02	58,58
Октябрь	2,60	2,12	90,73	38,37	30,90

Примечание. ΣMI — индекс зрелости сообществ нематод; H' — индекс Шеннона; SI — индекс структурированности; EI — индекс обогащения почвенной трофической сети; CI — индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве.

В фауне почвенных нематод Томской области доминирующими родами бактериотрофов являлись *Chiloplacus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus*, *Cervidellus*, *Heterocephalobus*; нематод, ассоциированных с растениями — *Lelenchus*, *Coslenchus*, микотрофов: *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*.

Индекс CI варьирует в пределах от 65 до 90. Повышение значений индекса происходило в октябре, июле и августе. Высокое значение CI указывает на активное разложение органического вещества грибами, что характерно для лесных биоценозов. Индекс обогащения

трофической сети EI, отражающий степень плодородия почв, варьировал в диапазоне от 38 до 44. По литературным данным для лесов характерен низкий уровень обогащения почв органикой и значения EI не превышало 50, что согласуется с полученными результатами. Индекс структурированности почвенной трофической сети SI изменялся от 45 до 75 в течение вегетационного периода. В июле и августе трофические сети более стабильны и многокомпонентны [Ferris et al., 2001; Матвеева и др., 2008; Cerevkova, Renco, 2009]. Известно, что упрощенная трофическая сеть приурочена к почвенным экосистемам, испытывающим воздействие неблагоприятных факторов среды: климатических и антропогенных. Г. Феррисом с соавторами введен термин «базальная трофическая сеть» для обозначения примитивной сети, представленной нематодами с широкой экологической пластичностью, главным образом бактериотрофами и микотрофами. Упрощенность сети авторы связывали с факторами стресса, включая ограничение пищевых ресурсов, неблагоприятные условия среды или загрязнение [Ferris et al., 2001, Сушук, 2009].

2.3. Пространственная структура сообществ почвенных нематод в прикорневой области хвойных деревьев

Почвенные нематоды — обширная группа организмов, обитающая во всех типах почв. Нематоды, как и многие беспозвоночные, расселяются в верхних слоях почвы, на глубине до 30 см и участвуют в гниении, минерализации и круговороте азота. Их деятельность по разложению органического вещества сопоставима по масштабу с деятельностью бактерий [Волкова, Казаченко, 2014]. Описано более 24 тыс. видов нематод, из них около 40 % свободноживущие виды, питающиеся простейшими, бактериями, грибами и нематодами. Около 44 % нематод являются паразитами животных и человека, остальные 6 % связаны с растениями. Все высшие растения могут быть хозяевами одного и более видов паразитических нематод [Lambert, Bekal, 2002]. Целый ряд физико-химических, климатических и антропогенных факторов влияют на видовое разнообразие и пространственное распределение нематод в каждом биотопе. Деятельность почвенных нематод взаимосвязана с растениями и микрофлорой. Видовое разнообразие и численность почвенных нематод можно использовать в качестве индикаторов состояния корневой системы растений [Груздева, 2001].

В Швеции в 10-сантиметровом слое почвы 15–20-летней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) выявили основные трофические группы почвенных нематод: микотрофы, бактериатрофы, политрофы и хищники [Sohlenius, Persson, Magnusson, 1997; Magnusson, Sohlenius, 1980]. Из группы микотрофов наиболее многочисленные рода *Tylenchus*, *Aphelenchoides*, *Tylencholaimus*. Среди бактериотрофов доминантные рода представлены *Acrobeloides*, *Plectus* и *Rhabdolaimus*; субдоминантные — *Teratocephalus*, *Wilsonema*, *Alaimus*, *Pristomatolaimus*, *Monhystera*. Отмечена высокая численность рода *Eudorylaimus*, относящегося к политрофам.

В исследованиях А.Т. Skwiercz (2011) описаны нематоды 209 лесных питомников Польши, рассмотрены 119 видов почвенных нематод, относящихся к 56 родам. Наиболее часто встречались виды *Aphelenchoides* и *Aphelenchus*, которые принадлежат к микотрофам. Обнаружены следующие рода: *Trichodorus* (59,3 %), *Pratylenchus* (44,9 %), *Paratylenchus* (44,9 %), *Paratrichodorus* (25,0 %), *Rotylenchus* (15,9 %), *Bitylenchus* (14 %), *Cephalenchus* (12,9 %), *Ditylenchus* (11,4 %) и *Helicotylenchus* (10 %) [Skwiercz, 2011].

Китайскими учеными Min Zhang, Wen-Ju Liang и Xiao-Ke Zhang (2009) исследованы 4 типа леса плоскогорья Чанбайшань: хвойно-широколиственный, темнохвойный елово-пихтовый, темнохвойный ельник и березовый. Показано, что общая численность почвенных нематод существенно зависит от типа леса. Самая высокая численность нематод наблюдалась в хвойно-широколиственном лесу 3367 экз./100 г почвы. Минимальная численность зафиксирована в темнохвойном ельнике 355 экз./100 г почвы. Общее количество родов — 62, количество родов значительно варьировало в зависимости от типа леса. В хвойно-широколиственном лесу обнаружен 51 род почвенных нематод, в темнохвойном елово-пихтовом лесу — 28, в темнохвойном ельнике — 37, в березовом лесу — 33. Доминирующие рода почвенных нематод в исследуемых почвах, представленные *Tylenchus*, *Filenchus* и *Plectus*. *Malenchus*, являлись доминирующими во всех наблюдаемых типах почв за исключением березового леса [Zhang, Liang, Zhang, 2011].

Изучены почвенные нематоды в 5 еловых лесных насаждениях в горах Бескиды, в европейской части [Hanel, 1996]. Исследования проводились в период с 1988 по 1992 год. Ельники дифференцировались следующим образом: еловый лес с возрастом деревьев 5–9 лет, 105-летний еловый лес, 134-летний еловый лес, 52-летний еловый лес с разным подростом. Обнаружено 92 вида почвенных нематод. Наибольшее количество видов наблюдалось в ельнике с молодыми деревьями. Наиболее распространенные рода почвенных

нематод в изученных почвах *Filenchus*, *Acrobeloides Plectus*, *Eudorylaimus*, *Rhabditis* и *Rotylenchus*; субдоминантные рода *Aphelenchoides*, *Ditylenchus* и *Malenchus* встречаются во всех еловых лесах исследуемого района. Для еловых лесов пяти- и девятилетнего возраста характерны рода нематод *Rotylenchus*, *Clarkus*, *Prionchulus*, *Bursilla*. Рассматривая трофическую структуру сообществ почвенных нематод, автор выделяет микофитофагов, бактериофагов, микофагов, фитофагов в качестве наиболее многочисленных групп [Hanel, 1996].

Изучая динамику численности нематод корневой системы семян хвойных, ели обыкновенной (*Picea excelsa*), сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) в Гребневском и Ивантеевском лесопитомниках Московской области установлено, что плотность популяции в корнях постепенно увеличивается по мере роста растения-хозяина. Максимум численности в корнях отмечен в летние месяцы (конец мая, август), в почве — осенью [Губина, 1969]. Аналогичные исследования проводились в питомниках восточного Полесья Украины при изучении фитонематод семян сосны обыкновенной.

Изучением фауны почвенных нематод в различных типах леса посвящены работы Л.И. Груздева с соавторами (1997—2001). Исследования проводились на территории заповедника «Кивач» (республика Карелия). Исследованы следующие типы леса: ельник бруснично-черничный, ельник черничный, ельник мелкотравно-зеленомошный, ельник липняковый, сосняк бруснично-черничный, сосняк брусничный, липово-елово-сосновый неморально-разнотравный. Наибольшая численность почвенных нематод (33 450 экз./100 г почвы) обнаружена в разнотравном черничном лесу, наименьшая (457 экз./100 г) — в ельнике мелкотравно-зеленомошном. Рассматривая видовой состав почвенных нематод, необходимо выделить высокое разнообразие, характерное для ельника мелкотравно-зеленомошного. Определены 59 видов из 49 родов почвенных нематод. Доминирующие виды представлены *Tylencholaimusstecki* (12 %), *Tylenchusdavainei* (10 %), *Clarcuspapillatus* (9 %), *Plectuscirratu*s (8 %). По трофической структуре преобладающей группой являлись бактериотрофы, составляющие до 61 % от общей численности нематод. Автор связывает данное явление с большим количеством углерода в почве. Микотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, составляют от 7 до 53 % в зависимости от типа леса [Груздева и др., 2006].

По результатам исследований ботанического сада ПетрГУ скального сосняка выявлено 43 вида нематод (1996). Наиболее многочисленными родами в исследуемых почвах являлись

Aphelenchoides (33,2 %), *Lelenchus* (29,6 %), *Plectus* (16,9 %). Показана высокая встречаемость следующих родов почвенных нематод: *Eudorylaimus*, *Teratocephalus* (93 % проб), *Prismatolaimus*, *Tylencholaimus* (87 % проб), 8 видов нематод встречались эпизодически. Оценка эколого-трофических групп нематод показала, что в сосняке скальном на территории Ботанического сада представлены все 6 функциональных групп. Доминирующая группа — бактериотрофы (44 %), равнозначны по присутствию в сообществах микотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями. В порядке убывания располагаются политрофы, паразиты растений и хищники [Груздева, 2001]. Изучена фауна почвенных нематод в тайге Республики Коми, в окрестности города Сыктывкара. Почвенные нематоды еловых лесов представлены 61 видом из 7 отрядов. По обилию и видовому разнообразию преобладают представители родов *Plectus*, *Acrobeloides*, *Aglenchus*. Фауна нематод осинников насчитывает 58 видов из 7 отрядов. Доминирующие рода аналогичны еловому лесу [Даниленко, 2000].

Пространственная структура сообществ почвенных нематод в зависимости от расстояний до корневой шейки деревьев не исследовалась. Сообщества почвенных нематод в зависимости от вида деревьев в Томской области не изучались, что обуславливает необходимость проведения аналогичных исследований. Почвенные нематоды расселяются в верхних слоях почвы, на глубине до 30 см. Преимущественно ими заселена ризосфера растений, в которой обеспечивается контакт нематод с корнями и органами растений, погруженными в почву [Парамонов, 1962]. Исследования численности и родового состава почвенных нематод в прикорневой почве хвойных деревьев проводились в окрестностях города Томска, на правом берегу Томи, в подтаежной зоне Западной Сибири. Образцы почвы отбирались в светло-серых лесных почвах, которые характеризуются оподзоленностью и малой мощностью гумусового горизонта. Отбор почвенных проб проводился ежемесячно с конца апреля до сентября 2016 года.

Исследование почвенных нематод проводилось в смешанном лесу. Для изучения отдельных хвойных пород использовались размеченные площадки 10 × 10 м в фитоценозах с доминантным видом лесных пород. Хвойные породы, выбранные для исследования, представлены сосной обыкновенной и елью обыкновенной. Все виды лесообразующих пород достаточно равномерно распределены по площадкам. Подроста и подлеска в пробных площадках не было. Площадки располагались на ровной поверхности с травянистым ярусом с общим проективным покрытием 40 %.

Доминирующими видами являлись злаковые, орляк обыкновенный, крапива двудомная, чистотел, подорожник. Для изучения почвенных нематод в прикорневой почве на пробных площадках выбраны 5 сосен и 5 елей. Численность и родовой состав нематод изучался на расстоянии 20, 40 и 80 см от корневой шейки дерева. Образцы почвы отбирались на глубине до 20 см. Пробы отбирались в четырех направлениях от корневой шейки деревьев: север, юг, восток, запад. Для определения влияния факторов окружающей среды на почвенных нематод проводились замеры температуры и влажности. Полученные статистические результаты исследований представлены в табл. 7 и 8 с перечнем обнаруженных родов почвенных нематод.

Фауна почвенных нематод в прикорневой почве ели и сосны насчитывала 32 рода, относящихся к 20 семействам, объединенных в 8 отрядов. Максимальные значения общей численности нематод составили 18 тыс. экз./100 г почвы в верхних слоях (0–5 см), в толще хвойного опада. Фауна нематод разнообразна по систематическому составу. Наиболее часто в прикорневой почве хвойных пород деревьев встречаются почвенные нематоды отрядов Rhabditida (9 родов), Tylenchida (8 родов). Наблюдались сезонные изменения численности нематод в прикорневой области при различном расстоянии от деревьев (рис. 4, 5).

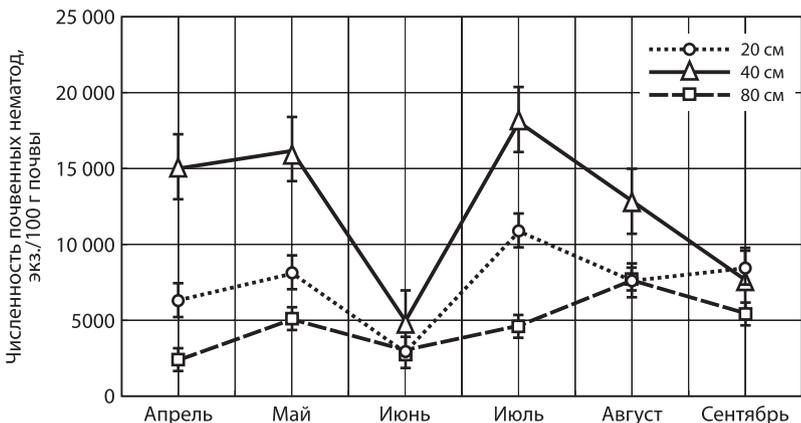


Рис. 4. Сезонная динамика общей численности почвенных нематод в верхних горизонтах почвы на различных расстояниях от ели обыкновенной

Выявлено увеличение таксонометрического разнообразия почвенных нематод в подстилке ели обыкновенной до 32 родов,

Таблица 7

Численность родов почвенных нематод в прикорневой области ели в весенне-осенний период
в зависимости от расстояния от расстояния до корневой шейки ели

Рода почвенных нематод	Трофическая группа	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
На расстоянии 20 см от корневой шейки ели							
<i>Panagrolaimus</i>	Б	243 ± 13	214 ± 9	246 ± 17	384 ± 13	314 ± 11	845 ± 46
<i>Monhystera</i>	Б	0	0	0	96 ± 5	67 ± 2	0
<i>Mesorhabditis</i>	Б	0	34 ± 1	186 ± 11	56 ± 4	178 ± 9	227 ± 16
<i>Cervidellus</i>	Б	249 ± 31	197 ± 9	92 ± 2	239 ± 10	162 ± 9	327 ± 24
<i>Cephalobus</i>	Б	306 ± 19	276 ± 18	66 ± 3	569 ± 34	154 ± 8	236 ± 19
<i>Acrobeloides</i>	Б	345 ± 22	297 ± 13	75 ± 11	512 ± 29	171 ± 10	340 ± 12
<i>Acrobeles</i>	Б	0	369 ± 24	0	392 ± 23	103 ± 4	31 ± 1
<i>Eucephalobus</i>	Б	34 ± 3	85 ± 5	0	163 ± 11	56 ± 3	48 ± 3
<i>Heterocephalobus</i>	Б	186 ± 16	254 ± 14	84 ± 7	138 ± 7	89 ± 7	247 ± 11
<i>Plectus</i>	Б	376 ± 25	593 ± 38	154 ± 9	723 ± 33	578 ± 28	368 ± 14
<i>Wilsonema</i>	Б	167 ± 10	186 ± 12	81 ± 4	546 ± 31	312 ± 17	81 ± 2
<i>Prismatolaimus</i>	Б	0	108 ± 7	0	114 ± 7	96 ± 5	44 ± 2
<i>Teratoccephalus</i>	Б	32 ± 3	64 ± 2	0	129 ± 9	112 ± 7	37 ± 3

<i>Alaimus</i>	Б	0	0	0	0	33 ± 2	65 ± 4	0
<i>Aphelenchoides</i>	М	832 ± 41	1162 ± 96	313 ± 26	1245 ± 77	783 ± 41	1322 ± 67	
<i>Aphelenchus</i>	М	374 ± 29	476 ± 34	137 ± 10	478 ± 29	157 ± 9	533 ± 24	
<i>Ditylenchus</i>	М	172 ± 14	379 ± 20	258 ± 17	386 ± 16	252 ± 18	79 ± 5	
<i>Diphtherophora</i>	М	34 ± 2	96 ± 8	76 ± 6	88 ± 5	56 ± 4	22 ± 1	
<i>Tylencholaimus</i>	М	489 ± 37	673 ± 47	269 ± 18	426 ± 23	318 ± 17	369 ± 21	
<i>Eudorylaimus</i>	П	673 ± 43	387 ± 26	248 ± 11	202 ± 12	426 ± 22	372 ± 18	
<i>Mesodorylaimus</i>	П	82 ± 5	209 ± 13	52 ± 3	94 ± 6	62 ± 7	83 ± 9	
<i>Mononchus</i>	Х	0	0	0	136 ± 4	89 ± 6	62 ± 4	
<i>Clarkus</i>	Х	0	0	0	106 ± 9	102 ± 3	34 ± 2	
<i>Filenchus</i>	Асп	97 ± 6	149 ± 19	0	245 ± 15	105 ± 7	253 ± 10	
<i>Coslenchus</i>	Асп	246 ± 19	276 ± 36	68 ± 3	459 ± 35	476 ± 21	179 ± 8	
<i>Lelenchus</i>	Асп	213 ± 8	271 ± 24	0	389 ± 23	354 ± 14	272 ± 19	
<i>Tylenchus</i>	Асп	439 ± 33	453 ± 39	94 ± 7	864 ± 44	612 ± 39	294 ± 15	
<i>Malenchus</i>	Асп	257 ± 17	279 ± 18	54 ± 2	421 ± 24	212 ± 14	146 ± 9	
<i>Paratylenchus</i>	Пр	317 ± 11	474 ± 22	214 ± 15	678 ± 32	775 ± 52	976 ± 61	
<i>Pratylenchus</i>	Пр	0	0	0	131 ± 9	98 ± 6	58 ± 4	
<i>Xiphinema</i>	Пр	0	0	0	92 ± 4	58 ± 2	97 ± 6	
Всего таксонов		22	25	19	32	32	30	

Продолжение табл. 7

Рода почвенных нематод	Трофическая группа	На расстоянии 40 см от корневой шейки ели						
		Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	
<i>Panagrolaimus</i>	Б	732 ± 37	628 ± 42	214 ± 13	672 ± 39	289 ± 13	1243 ± 66	
<i>Monhystera</i>	Б	0	0	0	112 ± 3	63 ± 4	0	
<i>Mesorhabditis</i>	Б	0	164 ± 14	118 ± 9	98 ± 4	84 ± 7	341 ± 20	
<i>Chiloplacus</i>	Б	614 ± 32	662 ± 28	246 ± 16	534 ± 25	745 ± 31	276 ± 19	
<i>Cervidellus</i>	Б	936 ± 49	962 ± 44	68 ± 3	923 ± 46	689 ± 41	257 ± 14	
<i>Cephalobus</i>	Б	1331 ± 64	1383 ± 78	298 ± 14	1503 ± 79	778 ± 30	118 ± 6	
<i>Acrobelooides</i>	Б	768 ± 27	617 ± 21	248 ± 12	682 ± 37	868 ± 42	573 ± 34	
<i>Acrobeles</i>	Б	0	671 ± 37	0	330 ± 11	529 ± 27	21 ± 1	
<i>Eucephalobus</i>	Б	52 ± 4	98 ± 6	0	246 ± 13	102 ± 9	24 ± 3	
<i>Plectus</i>	Б	714 ± 30	936 ± 55	462 ± 23	1278 ± 64	879 ± 58	276 ± 11	
<i>Wilsonema</i>	Б	491 ± 27	453 ± 32	202 ± 11	421 ± 24	363 ± 22	46 ± 3	
<i>Prismatolaimus</i>	Б	0	68 ± 5	0	341 ± 17	131 ± 7	0	
<i>Teratoccephalus</i>	Б	97 ± 6	42 ± 3	0	204 ± 13	142 ± 9	51 ± 4	
<i>Alaimus</i>	Б	0	0	0	132 ± 6	78 ± 5	0	

<i>Aphelenchoides</i>	M	1724 ± 82	1842 ± 91	421 ± 19	2178 ± 107	991 ± 46	967 ± 41
<i>Aphelenchus</i>	M	980 ± 46	935 ± 56	151 ± 7	823 ± 44	231 ± 14	573 ± 31
<i>Ditylenchus</i>	M	224 ± 10	345 ± 17	173 ± 9	189 ± 12	445 ± 23	52 ± 5
<i>Diphtherophora</i>	M	66 ± 4	72 ± 6	84 ± 5	142 ± 7	89 ± 6	26 ± 4
<i>Tylencholaimus</i>	M	518 ± 23	662 ± 27	428 ± 17	672 ± 35	832 ± 41	297 ± 16
<i>Eudorylaimus</i>	П	771 ± 36	658 ± 41	356 ± 25	498 ± 34	987 ± 49	259 ± 13
<i>Mesodorylaimus</i>	П	94 ± 7	114 ± 8	108 ± 4	134 ± 6	128 ± 7	34 ± 1
<i>Mononchus</i>	X	0	0	0	151 ± 11	86 ± 4	67 ± 4
<i>Clarkus</i>	X	0	0	0	183 ± 9	98 ± 10	38 ± 3
<i>Filenchus</i>	Асп	246 ± 11	184 ± 7	0	251 ± 14	135 ± 6	129 ± 13
<i>Coslenchus</i>	Асп	495 ± 29	442 ± 27	132 ± 6	524 ± 24	612 ± 30	97 ± 8
<i>Lelenchus</i>	Асп	632 ± 34	661 ± 28	54 ± 3	612 ± 33	112 ± 7	85 ± 2
<i>Tylenchus</i>	Асп	924 ± 46	1437 ± 69	242 ± 12	1602 ± 79	577 ± 33	132 ± 7
<i>Malenchus</i>	Асп	946 ± 57	428 ± 31	88 ± 5	472 ± 24	347 ± 19	163 ± 9
<i>Paratylenchus</i>	Пр	1523 ± 78	1598 ± 84	462 ± 23	1726 ± 88	878 ± 45	1072 ± 53
<i>Pratylenchus</i>	Пр	0	0	0	281 ± 15	86 ± 7	0
<i>Xiphinema</i>	Пр	0	0	0	167 ± 9	126 ± 6	124 ± 8
Всего таксонов		23	26	21	31	31	28

Окончание табл. 7

Рода почвенных нематод	Трофическая группа	На расстоянии 80 см от корневой шейки ели							
		Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь		
<i>Panagrolaimus</i>	Б	126 ± 9	118 ± 6	103 ± 8	113 ± 7	246 ± 16	763 ± 37		
<i>Monhystera</i>	Б	0	0	0	62 ± 3	241 ± 13	0		
<i>Mesorhabditis</i>	Б	0	0	97 ± 4	106 ± 7	126 ± 7	172 ± 11		
<i>Chiloplacus</i>	Б	89 ± 4	176 ± 10	153 ± 8	79 ± 4	212 ± 10	129 ± 7		
<i>Cervidellus</i>	Б	94 ± 6	356 ± 17	119 ± 13	168 ± 9	438 ± 27	91 ± 5		
<i>Cephalobus</i>	Б	101 ± 11	466 ± 24	214 ± 15	328 ± 19	402 ± 23	573 ± 37		
<i>Acrobelooides</i>	Б	137 ± 9	294 ± 15	186 ± 18	186 ± 13	561 ± 36	88 ± 5		
<i>Acrobeles</i>	Б	0	142 ± 7	0	95 ± 9	64 ± 4	0		
<i>Eucephalobus</i>	Б	23 ± 1	36 ± 5	0	48 ± 2	86 ± 10	53 ± 4		
<i>Heterocephalobus</i>	Б	55 ± 3	34 ± 2	56 ± 7	131 ± 8	276 ± 16	184 ± 11		
<i>Plectus</i>	Б	119 ± 10	156 ± 9	216 ± 7	224 ± 13	456 ± 28	369 ± 20		
<i>Wilsonema</i>	Б	98 ± 4	214 ± 7	141 ± 8	156 ± 8	42 ± 3	154 ± 8		
<i>Prismatolaimus</i>	Б	0	0	0	69 ± 4	46 ± 5	0		
<i>Teratocephalus</i>	Б	28 ± 1	0	0	114 ± 7	68 ± 4	0		
<i>Aphelenchoides</i>	М	158 ± 9	672 ± 31	147 ± 6	589 ± 33	923 ± 44	728 ± 39		

<i>Aphelenchus</i>	М	106 ± 7	226 ± 13	98 ± 2	122 ± 17	127 ± 6	416 ± 18
<i>Ditylenchus</i>	М	78 ± 3	102 ± 7	114 ± 8	101 ± 6	168 ± 12	64 ± 4
<i>Diphtherophora</i>	М	0	82 ± 5	46 ± 2	79 ± 4	64 ± 4	21 ± 3
<i>Tylencholaimus</i>	М	83 ± 7	476 ± 28	329 ± 17	121 ± 10	389 ± 25	248 ± 14
<i>Eudorylaimus</i>	П	134 ± 5	257 ± 11	189 ± 9	136 ± 7	212 ± 13	183 ± 10
<i>Mesodorylaimus</i>	П	32 ± 3	92 ± 4	96 ± 7	62 ± 5	84 ± 7	18 ± 3
<i>Mononchus</i>	Х	0	0	0	94 ± 6	117 ± 6	57 ± 4
<i>Clarkus</i>	Х	0	0	0	68 ± 2	64 ± 2	31 ± 3
<i>Filenchus</i>	Асп	94 ± 8	98 ± 5	0	153 ± 9	128 ± 6	114 ± 7
<i>Coslenchus</i>	Асп	112 ± 7	142 ± 7	78 ± 5	171 ± 7	378 ± 27	64 ± 5
<i>Lelenchus</i>	Асп	131 ± 12	177 ± 9	36 ± 2	135 ± 9	206 ± 15	159 ± 11
<i>Tylenchus</i>	Асп	213 ± 14	312 ± 16	224 ± 12	348 ± 23	623 ± 34	137 ± 8
<i>Matlenchus</i>	Асп	107 ± 6	154 ± 8	72 ± 4	134 ± 7	247 ± 13	131 ± 14
<i>Paratylenchus</i>	Пр	232 ± 17	294 ± 18	342 ± 22	178 ± 14	426 ± 25	370 ± 23
<i>Pratylenchus</i>	Пр	0	0	0	98 ± 11	109 ± 4	0
<i>Xiphinema</i>	Пр	0	0	0	46 ± 5	42 ± 2	24 ± 2
Всего таксонов		22	23	21	32	32	26

Примечание. Асп — нематоды, ассоциированные с растениями, Б — бактериотрофы, М — микотрофы, Пр — паразиты растений, П — политрофы, Х — хищники.

Таблица 8

Численность родов почвенных нематод в ризосфере сосны в весенне-осенний период
в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

Рода почвенных нематод	Трофическая группа	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Panagrolaimus</i>	Б	341 ± 24	367 ± 18	273 ± 14	157 ± 7	285 ± 17	483 ± 25
<i>Monhystera</i>	Б	0	0	0	0	124 ± 5	419 ± 20
<i>Mesorhabditis</i>	Б	0	0	0	0	56 ± 3	175 ± 9
<i>Chiloplacus</i>	Б	287 ± 19	471 ± 31	314 ± 22	267 ± 12	387 ± 24	416 ± 27
<i>Cervidellus</i>	Б	94 ± 8	388 ± 16	149 ± 6	96 ± 5	214 ± 10	270 ± 13
<i>Cephalobus</i>	Б	246 ± 14	396 ± 18	127 ± 9	294 ± 18	257 ± 21	566 ± 33
<i>Acrobelooides</i>	Б	382 ± 25	454 ± 29	118 ± 7	134 ± 10	208 ± 13	303 ± 21
<i>Acrobeles</i>	Б	0	24 ± 3	42 ± 2	89 ± 5	29 ± 4	217 ± 16
<i>Eucephalobus</i>	Б	24 ± 3	18 ± 4	21 ± 1	57 ± 4	17 ± 2	54 ± 3
<i>Heterocephalobus</i>	Б	16 ± 1	18 ± 2	23 ± 4	105 ± 6	86 ± 4	79 ± 8
<i>Plectus</i>	Б	197 ± 17	267 ± 13	64 ± 6	153 ± 9	229 ± 12	433 ± 34
<i>Wilsonema</i>	Б	143 ± 8	172 ± 5	24 ± 1	24 ± 1	197 ± 9	371 ± 27
<i>Prismatolaimus</i>	Б	0	0	0	21 ± 3	133 ± 11	112 ± 7

<i>Aphelenchoides</i>	M	479 ± 31	459 ± 27	156 ± 11	631 ± 39	687 ± 37	326 ± 11
<i>Aphelenchus</i>	M	308 ± 17	202 ± 10	97 ± 6	259 ± 14	273 ± 18	251 ± 13
<i>Ditylenchus</i>	M	16 ± 2	143 ± 7	45 ± 3	42 ± 2	22 ± 1	124 ± 7
<i>Diphtherophora</i>	M	0	97 ± 6	68 ± 4	31 ± 3	49 ± 4	169 ± 14
<i>Tylencholaimus</i>	M	171 ± 8	573 ± 34	159 ± 13	183 ± 9	337 ± 17	332 ± 19
<i>Eudorylaimus</i>	П	361 ± 15	245 ± 12	117 ± 9	273 ± 17	537 ± 28	353 ± 22
<i>Mesodorylaimus</i>	П	63 ± 1	66 ± 3	44 ± 2	40 ± 2	56 ± 4	167 ± 6
<i>Clarkius</i>	X	0	0	0	0	96 ± 7	184 ± 10
<i>Filenchus</i>	Асп	210 ± 11	344 ± 26	67 ± 4	154 ± 11	287 ± 19	376 ± 21
<i>Costlenchus</i>	Асп	176 ± 4	228 ± 8	64 ± 1	386 ± 15	145 ± 9	271 ± 17
<i>Lelenchus</i>	Асп	58 ± 13	264 ± 12	38 ± 2	408 ± 23	307 ± 15	197 ± 6
<i>Tylenchus</i>	Асп	274 ± 17	277 ± 15	44 ± 5	491 ± 26	471 ± 34	553 ± 31
<i>Malenchus</i>	Асп	83 ± 4	89 ± 3	0	342 ± 18	224 ± 19	84 ± 9
<i>Paratylenchus</i>	Пр	229 ± 24	232 ± 11	89 ± 9	217 ± 10	84 ± 6	573 ± 34
<i>Pratylenchus</i>	Пр	0	0	0	68 ± 3	42 ± 3	107 ± 8
<i>Xiphinema</i>	Пр	0	0	0	114 ± 6	99 ± 10	139 ± 15
Всего таксонов		21	23	22	26	29	29

Продолжение табл. 8

Рода почвенных нематод	Трофическая группа	На расстоянии 40 см от корневой шейки сосны						
		Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	
<i>Panagrolaimus</i>	Б	473 ± 23	551 ± 27	127 ± 5	134 ± 6	466 ± 26	507 ± 29	
<i>Monhystera</i>	Б	0	0	0	0	471 ± 24	371 ± 21	
<i>Mesorhabditis</i>	Б	0	0	0	0	57 ± 4	388 ± 20	
<i>Chiloplacus</i>	Б	327 ± 14	697 ± 35	397 ± 21	117 ± 3	573 ± 33	455 ± 23	
<i>Cervidellus</i>	Б	196 ± 9	453 ± 28	88 ± 5	243 ± 20	395 ± 27	429 ± 31	
<i>Cephalobus</i>	Б	361 ± 18	428 ± 24	173 ± 9	284 ± 16	468 ± 18	376 ± 17	
<i>Acrobeles</i>	Б	0	79 ± 4	69 ± 4	114 ± 5	89 ± 5	369 ± 14	
<i>Eucephalobus</i>	Б	87 ± 4	25 ± 4	42 ± 1	42 ± 2	70 ± 3	73 ± 5	
<i>Heterocephalobus</i>	Б	69 ± 1	49 ± 7	59 ± 3	73 ± 5	64 ± 7	24 ± 1	
<i>Plectus</i>	Б	424 ± 26	664 ± 37	124 ± 9	382 ± 24	408 ± 31	417 ± 22	
<i>Wilsonema</i>	Б	328 ± 20	408 ± 18	61 ± 4	257 ± 13	284 ± 15	261 ± 17	
<i>Prismatolaimus</i>	Б	0	0	0	213 ± 4	296 ± 24	257 ± 10	
<i>Aphelenchoides</i>	М	672 ± 31	691 ± 35	147 ± 7	975 ± 51	923 ± 42	534 ± 31	

<i>Arhelenchus</i>	M	364 ± 19	337 ± 16	62 ± 4	376 ± 12	406 ± 19	323 ± 16
<i>Ditylenchus</i>	M	29 ± 4	129 ± 6	23 ± 1	67 ± 2	45 ± 9	342 ± 13
<i>Diphtherophora</i>	M	0	64 ± 3	28 ± 4	84 ± 7	76 ± 7	244 ± 11
<i>Tylencholaimus</i>	M	476 ± 28	854 ± 54	97 ± 10	254 ± 16	731 ± 32	512 ± 29
<i>Eudorylaimus</i>	П	583 ± 31	567 ± 29	63 ± 3	646 ± 31	675 ± 39	473 ± 23
<i>Mesodorylaimus</i>	П	87 ± 4	97 ± 4	26 ± 2	32 ± 2	86 ± 5	96 ± 4
<i>Clarkus</i>	X	0	0	0	0	205 ± 14	97 ± 9
<i>Filenchus</i>	Асп	294 ± 15	565 ± 32	82 ± 5	337 ± 16	533 ± 26	347 ± 21
<i>Coslenchus</i>	Асп	189 ± 8	476 ± 27	115 ± 11	771 ± 29	497 ± 25	316 ± 17
<i>Lelenchus</i>	Асп	162 ± 9	371 ± 20	97 ± 8	732 ± 32	724 ± 34	253 ± 11
<i>Tylenchus</i>	Асп	433 ± 38	463 ± 26	82 ± 4	894 ± 48	957 ± 52	627 ± 32
<i>Matlenchus</i>	Асп	117 ± 2	57 ± 4	25 ± 1	534 ± 27	432 ± 24	79 ± 6
<i>Paratylenchus</i>	Пр	316 ± 11	321 ± 18	112 ± 8	206 ± 12	327 ± 16	846 ± 44
<i>Pratylenchus</i>	Пр	0	0	0	45 ± 6	34 ± 3	234 ± 10
<i>Xiphinema</i>	Пр	0	0	0	276 ± 16	227 ± 13	248 ± 14
Всего таксонов		21	23	23	26	29	29

Окончание табл. 8

Рода почвенных нематод	Трофическая группа	На расстоянии 80 см от корневой шейки сосны							
		Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь		
<i>Panagrolaimus</i>	Б	112 ± 4	186 ± 9	381 ± 17	87 ± 3	465 ± 24	157 ± 9		
<i>Monhystera</i>	Б	0	0	0	0	317 ± 14	96 ± 4		
<i>Mesorhabditis</i>	Б	0	0	0	0	86 ± 7	134 ± 8		
<i>Chiloplacus</i>	Б	127 ± 6	287 ± 16	494 ± 30	140 ± 9	412 ± 27	163 ± 10		
<i>Cervidellus</i>	Б	86 ± 6	109 ± 3	375 ± 24	197 ± 11	278 ± 31	109 ± 4		
<i>Cephalobus</i>	Б	131 ± 11	348 ± 17	416 ± 18	227 ± 13	401 ± 25	124 ± 7		
<i>Acroboloides</i>	Б	103 ± 5	357 ± 20	478 ± 26	217 ± 21	573 ± 31	160 ± 8		
<i>Acrobeles</i>	Б	0	26 ± 4	93 ± 11	84 ± 6	74 ± 5	91 ± 3		
<i>Eucephalobus</i>	Б	26 ± 1	27 ± 2	38 ± 6	28 ± 3	37 ± 3	64 ± 6		
<i>Heterocephalobus</i>	Б	12 ± 1	12 ± 3	74 ± 4	137 ± 7	147 ± 8	22 ± 1		
<i>Plectus</i>	Б	137 ± 15	196 ± 12	283 ± 16	83 ± 5	391 ± 24	173 ± 9		
<i>Wilsonema</i>	Б	83 ± 4	147 ± 8	114 ± 5	152 ± 9	302 ± 15	114 ± 12		
<i>Prismatolaimus</i>	Б	0	0	0	34 ± 5	74 ± 5	85 ± 7		
<i>Aphelenchoides</i>	М	194 ± 9	273 ± 15	378 ± 24	401 ± 21	967 ± 41	176 ± 9		

<i>Aphelenchus</i>	М	75 ± 7	93 ± 5	216 ± 10	186 ± 9	373 ± 26	67 ± 7
<i>Ditylenchus</i>	М	0	72 ± 7	76 ± 3	31 ± 2	37 ± 2	43 ± 4
<i>Diphtherophora</i>	М	0	61 ± 4	75 ± 7	28 ± 4	38 ± 4	98 ± 2
<i>Eudorylaimus</i>	П	127 ± 9	187 ± 9	256 ± 17	133 ± 11	471 ± 25	172 ± 7
<i>Mesodorylaimus</i>	П	26 ± 1	18 ± 2	37 ± 2	67 ± 5	41 ± 3	71 ± 3
<i>Clarkus</i>	Х	0	0	0	0	214 ± 9	52 ± 7
<i>Filenchus</i>	Асп	102 ± 5	94 ± 4	232 ± 16	268 ± 14	183 ± 12	129 ± 6
<i>Coslenchus</i>	Асп	123 ± 10	169 ± 8	197 ± 10	211 ± 8	174 ± 5	114 ± 9
<i>Lelenchus</i>	Асп	93 ± 6	131 ± 10	143 ± 9	243 ± 14	358 ± 17	79 ± 3
<i>Tylenchus</i>	Асп	107 ± 3	208 ± 13	256 ± 18	407 ± 21	402 ± 20	161 ± 8
<i>Malenchus</i>	Асп	44 ± 1	23 ± 1	98 ± 6	371 ± 34	96 ± 5	32 ± 4
<i>Paratylenchus</i>	Пр	73 ± 3	199 ± 41	274 ± 17	129 ± 8	305 ± 16	119 ± 12
<i>Pratylenchus</i>	Пр	0	0	0	37 ± 3	53 ± 2	38 ± 2
<i>Xiphinema</i>	Пр	0	0	0	149 ± 7	46 ± 4	27 ± 1
Всего таксонов		20	23	23	26	29	29

Примечание. Асп — нематоды, ассоциированные с растениями, Б — бактериотрофы, М — микотрофы, Пр — паразиты растений, П — политрофы, Х — хищники [Yeates et al., 1993].

в подстилке сосны обыкновенной — 29 родов. Обнаружены мигрирующие эктопаразитические нематоды *Xiphinemas* в прикорневой зоне хвойных деревьев, известные как опасные паразиты корневой системы растений и переносчики вирусов [Кулинич, 2005; Зиновьева и др., 2012].

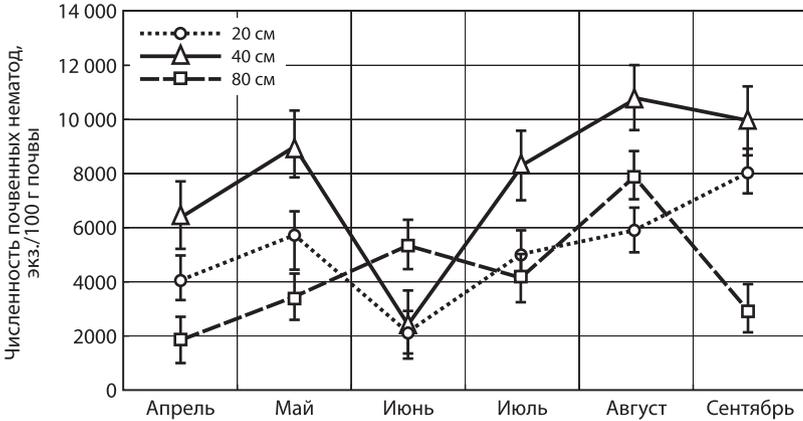


Рис. 5. Сезонная динамика общей численности почвенных нематод в верхних горизонтах почвы на различных расстояниях от сосны обыкновенной

Анализ представленных на рис. 4 и 5 данных позволяет отметить, что в прикорневой зоне ели общая численность нематод больше, чем в прикорневой области сосны. Самая высокая концентрация отмечалась на расстоянии 40 см от корневой шейки деревьев. Общая численность червей на расстояниях 20 и 40 см изменялась синхронно, а на расстоянии 80 см от дерева — асинхронно. Это вероятно связано с ослаблением экологических особенностей прикорневой области для сообществ почвенных нематод. Наблюдался двухвершинный тип изменений сезонной динамики общей численности нематод с максимальными значениями в конце мая и в июле для ели, в мае и августе для сосны.

Анализ данных, представленных в табл. 7, позволяет выделить доминирующие рода нематод в верхних горизонтах почвы ели обыкновенной. К группе доминантов и субдоминантов отнесены рода *Aphelenchoides*, *Plectus*, *Cephalobus*, *Tylencholaimus*, *Eudorylaimus*, *Acrobeloides* и представители семейства *Tylenchida* в зависимости от сезона. Аналогичные данные получены в еловых лесных насаждениях в горах Бескиды (Европа) [Hanel, 1996]. Количество родов изменялось в зависимости от сезона исследования. Максимальное

число таксонов обнаружено в период с июля по август. В июле в сообществах нематод увеличивается численность хищников и паразитов растений.

Рассматривая сезонную динамику численности почвенных нематод в прикорневой области сосны обыкновенной необходимо отметить снижение числа таксонов до 29 родов. В сообществах почвенных нематод отсутствовали рода *Alaimus*, *Teratocephalus*, *Mononchus*. Наиболее многочисленны рода нематод в подстилке сосны обыкновенной представлены *Aphelenchoides*, *Acrobeloides*, *Tylencholaimus*, *Plectus*, *Chiloplacus*, *Panagrolaimus*. В исследуемых пробах хищные и паразитические нематоды растений появляются в сообществах по окончании июля.

Рассматривая эколого-трофические группы почвенных нематод в исследуемых пробах почвы, необходимо отметить перестройку групп в зависимости от сезона и расстояния от дерева. Для прикорневой зоны ели характерно доминирование бактериотрофов во всех исследованных пробах.

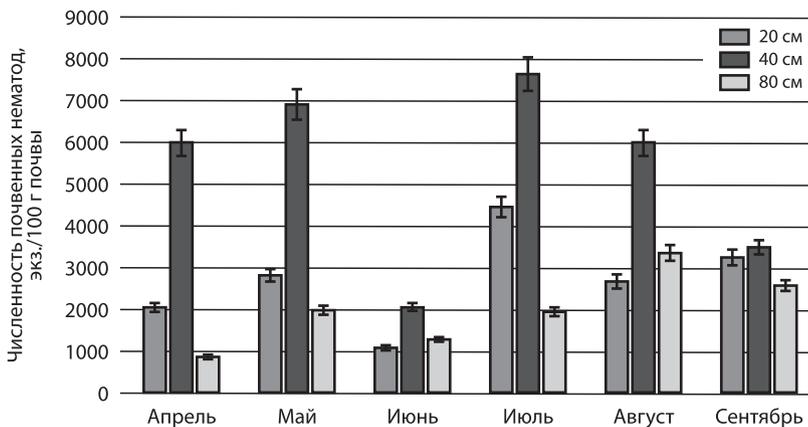


Рис. 6. Сезонная динамика численности нематод-бактериотрофов в поверхностном слое почвы ели обыкновенной в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

Анализ представленных на рис. 6 данных позволяет выявить синхронизированные изменения сезонной динамики численности бактериофагов в пространственной области ели. Максимальные значения численности почвенных нематод наблюдались в мае и июле, что вероятно связано с микробиологической активностью и усилением процессов разложения органического вещества, поскольку почва в еловых лесах богата микроорганизмами

[Германова, Медведева, 2005]. Высокая численность бактериотрофов зафиксирована в ельниках заповедника «Кивач» — до 50—51 % [Груздева и др., 2006]. В августе и сентябре происходило пространственное перераспределение нематод: относительное увеличение численности в 80-см области, в сентябре — в 40-см области от ствола дерева.

К субдоминантам в сообществах нематод в прикорневой почве ели можно отнести микотрофов и ассоциированных с растениями нематод. Наиболее благоприятной областью для субдоминантных родов нематод являлись 20 и 40 см от корневой шейки ели (рис. 7). Наиболее благоприятным месяцем — июль, с оптимальным сочетанием показателей влажности и температуры.

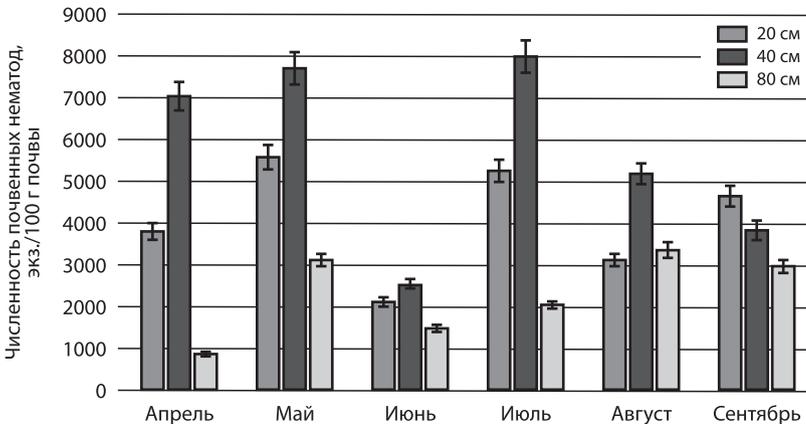


Рис. 7. Сезонная динамика численности нематод-микотрофов в поверхностном слое почвы ели обыкновенной в зависимости от расстояния

Многими авторами отмечается доминирование нематод-микотрофов в сообществах нематод хвойных лесов за счет обильного роста мицелиальной массы. В настоящем исследовании численность микотрофов ниже численности бактериотрофов. Аналогичные данные получены в исследованиях на территории заповедника «Кивач» в республике Карелия [Груздева и др., 2006]. В исследованиях на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета в верхнем корнеобитаемом слое почвы ели выявлено аналогичное распределение основных эколого-трофических групп (Б-М-Аср) [Сушук и др., 2016].

Факультативные паразиты растений (Аср) в сообществах нематод прикорневого слоя почвы ели обыкновенной представлены

семейством *Tylenchidae*. Повышение численности нематод отмечалось с конца апреля по конец мая и в июле (рис. 8, 9). Возможно, рост численности нематод связан с ростом растительного покрова и корневой массы. В сентябре наблюдалось пространственное перераспределение микотрофов и ассоциированных с растениями нематод, заключающиеся в увеличении их численности в 20-см области прикорневой шейки деревьев.

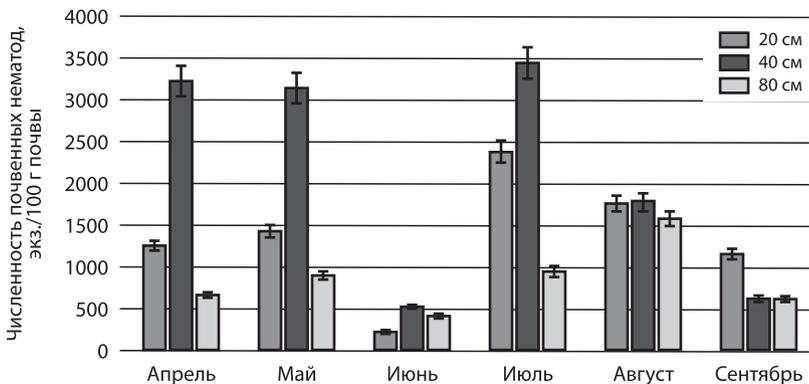


Рис. 8. Численность нематод, ассоциированных с растением в поверхностном слое почвы ели обыкновенной в зависимости от расстояния

Нематоды паразиты растений и политрофы характеризуются невысокой численностью в сообществах нематод прикорневой почвы ели обыкновенной. Паразиты растений в среднем составляют 9,5%, политрофы — 6%. Политрофы, облигатно тяготеющие к корневой системе, прямо или косвенно связанные с ней, поглощают растительные соки, водоросли, способны высасывать яйца клещей [Груздева, 2001]. В сентябре наблюдалось пространственное перераспределение политрофов и паразитических нематод, заключающееся в увеличении их численности в 20-см области прикорневой шейки дерева. Малочисленность групп вероятно связана с сильным затенением и большим количеством хвойного опада, что препятствовало развитию травянистой растительности.

Хищные нематоды в верхних горизонтах почвы ели обыкновенной присутствовали в пробах с конца июля. Хищники составляют 1% от всех нематод в сообществах. Для сравнения можно отметить присутствие 1,65% хищников в фауне нематод в верхнем корнеобитаемом слое почвы ели на территории Ботанического сада ПетрГУ [Сушук и др., 2016].

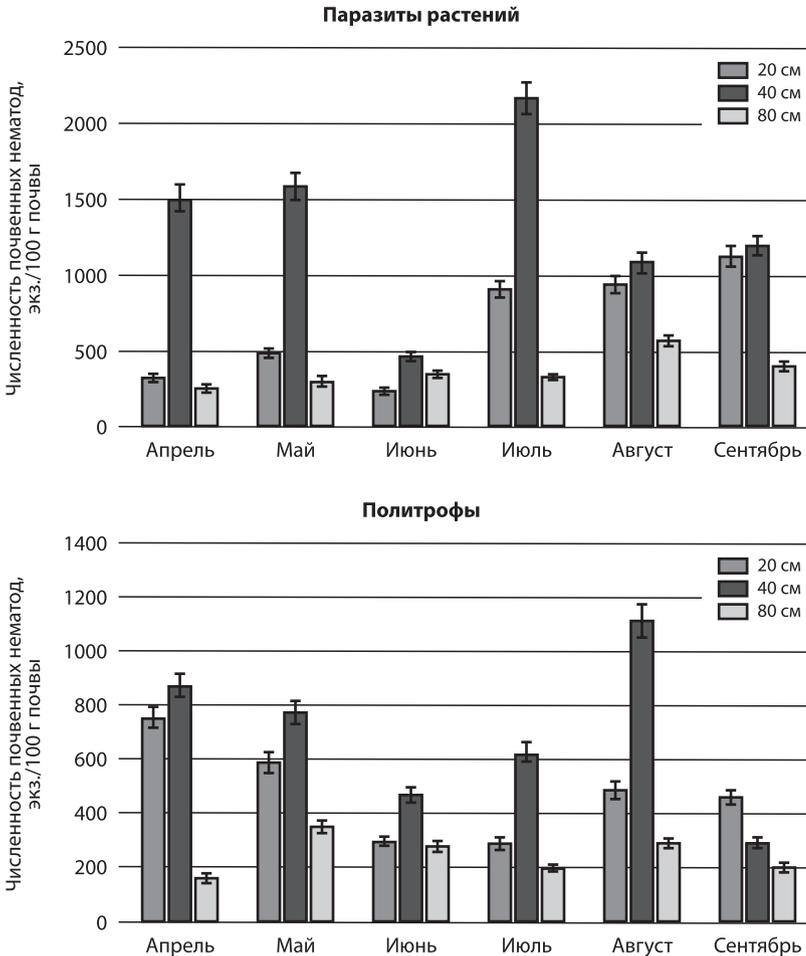


Рис. 9. Сезонная динамика численности нематод-политрофов и паразитов растений в поверхностном слое почвы ели обыкновенной в зависимости от расстояния

Для сообществ почвенных нематод в поверхностном слое вблизи сосны обыкновенной характерны аналогичные распределения эколого-трофических групп в иерархии доминирования (рис. 10). Бактериотрофы характеризовались высокой численностью по сравнению с другими группами.

Нематоды бактериотрофы в верхнем слое почвы вблизи сосны обыкновенной составляли 42 %. Высокая численность нематод-бактериотрофов, отмеченная в исследованиях, — характерное явление для сообществ нематод лесных биотопов [Матвеева

и др., 2008; Armendariz, 1996; Tomar, 2009]. Бактериотрофы, наряду с другими почвенными микроорганизмами, являлись основными участниками процесса разложения растительных остатков и опада [Кудрин, 2011]. Сравнивая результаты исследований, проводившихся в Томской области, с данными, полученными при изучении нематод почв сосняка скального, можно говорить об аналогичных соотношениях: бактериотрофы составляли 44 % [Груздева, 2001]. В сосняках заповедника «Кивач» бактериотрофы составляли 61 % от общей численности нематод [Груздева и др., 2006].

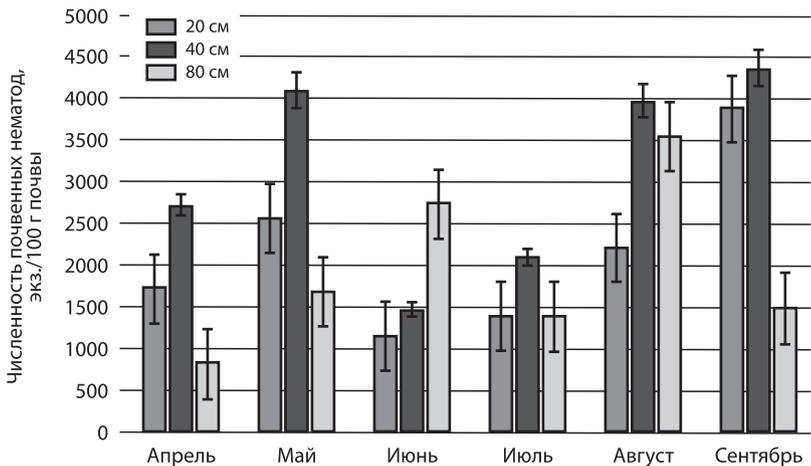


Рис. 10. Сезонная динамика численности нематод-бактериотрофов в поверхностном слое почвы сосны обыкновенной в зависимости от расстояния

Анализ данных, представленных на рис. 11, позволяет отметить равнозначность двух эколого-трофических групп в сообществах нематод. В зависимости от сезона исследования и расстояния от дерева, второе и третье место в ряду доминирования занимают микотрофы или нематоды, ассоциированные с растением. Доля микотрофов в сообществах в среднем составляет 21 %, нематод, ассоциированных с растением — 23 % в зависимости от сезона исследования и расстояния от деревьев. Другими исследователями также отмечалась равноценная значимость рассматриваемых групп почвенных нематод в сосняках Карелии [Груздева, 2001].

Наблюдалась высокая численность рода нематод *Eudorylaimus*, относящегося к политрофам, составляющего основу эколого-трофической группы. Роль паразитов растений и политрофов в сообществах нематод прикорневой почвы хвойных пород деревьев

незначительна, доля паразитов составила 6 %, а политрофов — 7 %. В сезонной динамике паразитов растений сосны наблюдался рост численности нематод в 20 и 40 см от прикорневой шейки сосны (рис. 12). Хищные нематоды в сообществах встречаются только с июля.

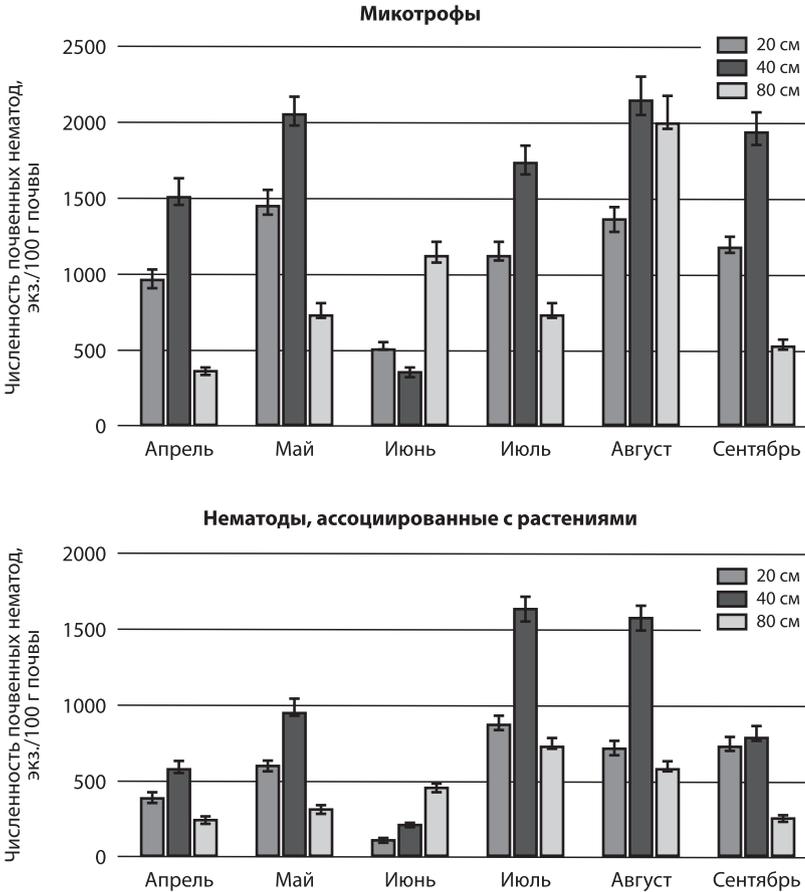


Рис. 11. Сезонная динамика численности нематод-микотрофов и нематод, ассоциированных с растением в поверхностном слое почвы сосны обыкновенной в зависимости от расстояния

На основании проведенных исследований установлена двухвершинная динамика весенне-осенней численности почвенных нематод в прикорневой области ели и сосны. Выявлены 32 рода нематод в прикорневой зоне ели и 29 родов в прикорневой области сосны.

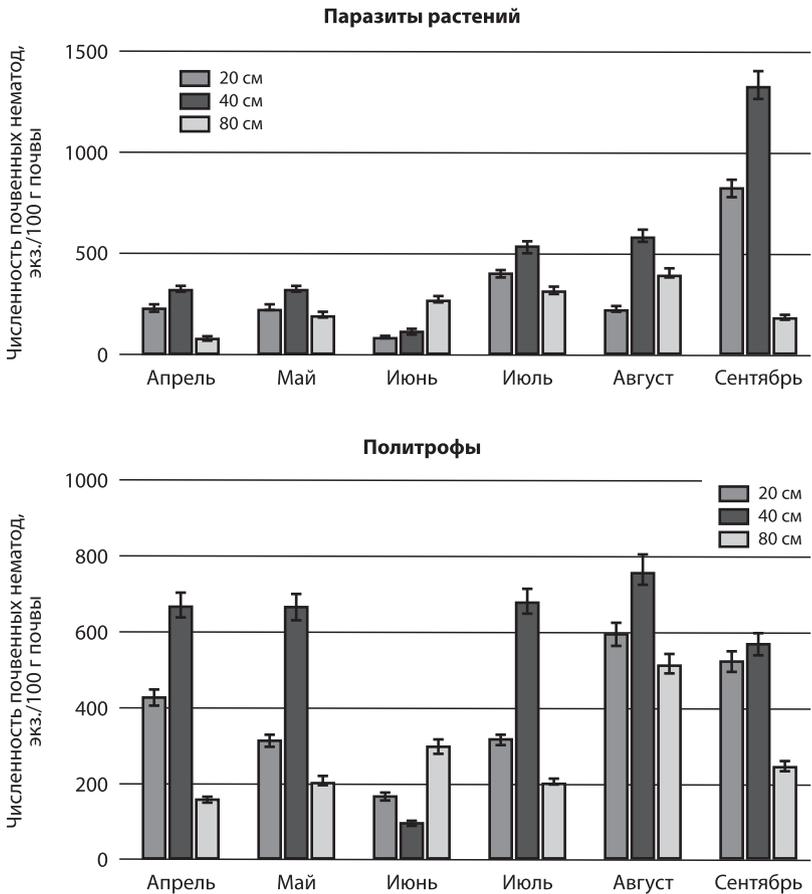


Рис. 12. Сезонная динамика численности нематод-политрофов и паразитов растений в поверхностном слое почвы сосны обыкновенной в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

Определена благоприятная область существования для всех родов почвенных нематод на расстоянии 40 см от корневой шейки ели и сосны. Показано пространственное перераспределение численности микотрофов, политрофов, паразитных и ассоциированных с растениями нематод в сентябре в прикорневой области ели и сосны. Установлено, что численность доминантных и субдоминантных родов нематод в прикорневой области ели выше численности нематод в ризосфере сосны. Хищные нематоды в прикорневой области ели и сосны появляются с июля, независимо от их пространственного распределения относительно шейки дерева.

Влияние антропогенных загрязнений на сообщества почвенных нематод

3.1. Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества почвенных нематод

В ходе нефтедобычи зачастую возникают аварийные ситуации, приводящие к разливу нефти, что влечет за собой загрязнение природной среды [Карташев, 2007]. Последствия токсичного воздействия нефти и нефтепродуктов ухудшают условия обитания почвенных организмов (Залялетдинова, Карташев, 2016), нарушают экологическое состояние верхних горизонтов почвы и изменяют структуру биоценозов. В результате почвенные беспозвоночные не в состоянии полноценно выполнять биологические функции [Карташев, Смолина, 2011].

Верхние слои почвы загрязняются органическими составляющими нефти: углеродом, азотом, битумами, полициклическими ароматическими углеводородами, обладающими канцерогенными и мутагенными свойствами. Просачивание нефти в почвенные горизонты приводит к изменениям в химическом составе, свойствах и структуре почв. Происходят изменения в химическом состоянии гумусового горизонта: количество углерода увеличивается, что ухудшает качество почв как питательного субстрата для растений. Продукты распада нефти влияют на качества почвенного гумуса. На первых стадиях загрязнений нарушаются соотношения липидных и кислотных компонентов. Засчет углерода нефти увеличивается

количество нерастворимого гумина. [Каплин, 2001; Мотузова, Карпова, 2013].

Хорошими биоиндикаторами степени загрязнения почв нефтью являются почвенные микроорганизмы, беспозвоночные, грибы, водоросли. Незначительные концентрации нефти в подстилке (до 1 %) не оказывают влияние на педобионтов. При загрязнении верхнего слоя почвы с концентрациями нефти от 1 до 14 % изменяются количественные соотношения в плотности популяций и биомассе мезофауны. При увеличении интенсивности загрязнений почвенных горизонтов нефтью происходит обеднение видового состава почвенных организмов, элиминирование неустойчивых таксонов из сообществ (Карташев, Смолина, 2011). Изменения в трофической структуре почвенных беспозвоночных пропорциональны концентрации нефти — до 20–25 %. Наблюдается высокая степень устойчивости хищных педобионтов, присутствующих на последних стадиях деградации сообществ [Соромотин, 1991; Никифорова и др., 1987].

В исследованиях Е.В. Савкиной, С. С. Омарова и др. (2001), в почвах восточного побережья Каспийского моря, зафиксировано снижение плотности почвенных нематод в результате нефтяных загрязнений. На визуально чистых участках почвы наблюдается снижение численности нематод в 1,6–3,9 раз. При загрязнении почвы нефтью отмечается снижение численности нематод в 7,2–8,3 раза, а при сильном — в 39–59 раз. Авторами отмечается, что при высоких концентрациях нефти сообщества нематод практически элиминировались. На незагрязненном участке почвы обнаружены 9 родов почвенных нематод, на визуально-чистых участках — 4–6 родов, при слабом загрязнении — 3–4 рода, при сильном — 1 род. Нематоды семейства *Serphalobidae* доминируют на чистых и на нефтезагрязненных участках (10–45 %). Субдоминантами по численности являются нематоды семейства *Aphelenchidae* (11–23 %). Нефтяное загрязнение привело к изменениям в трофической структуре сообществ нематод: от 9 до 35 % увеличилась доля бактериофагов и уменьшилось количество трофических групп [Савкина и др., 2001].

При исследовании влияния нефтезагрязнений на почвенных нематод месторождения Узень выявлено снижение плотности их популяции в почве. При изучении сезонной динамики установлено, что общая численность нематод на загрязненном участке в апреле уменьшилась в 1,7 раз по сравнению с контрольным участком. В незагрязненных участках почвы в поверхностном слое плотность нематод в мае в 5,4 раза превышала численность

на загрязненном участке. Нематоды семейства Cephalolidae доминировали во всех исследуемых участках почвы. Авторы указывают на чувствительность к нефтезагрязнениям семейств Aphelenchidae, Aphelenchoididae и Tylenchidae. Под влиянием загрязнений изменилась трофическая структура сообществ нематод: снизилась численность нематод всех трофических групп, доля микрофагов и бактериофагов увеличилась [Савкина и др., 2001].

Хроническое влияние нефтезагрязнений исследовалось в дельте реки Хуанхэ. Установлено, что численность почвенных нематод на загрязненных участках значительно меньше, чем в контрольных. Авторами отмечается низкая численность микотрофов на загрязненных участках (порядка 50 %) по сравнению с контрольными участками. Трофическая структура и численность почвенных нематод изменяется в зависимости от продолжительности эксплуатации месторождений [Wang et al, 2009].

Влияние сырой нефти на почвенных нематод исследовалось в Нигерии. В образцах почвы, собранных с загрязненных участков, обнаружено 3 рода нематод, на контрольных участках — 12 родов. Численность нематод на контрольном участке составляла 4420 экз., что на 92 % больше чем на загрязненном участке [Nzeako et al, 2011].

Исследовано влияние легкой дистиллятной нефти и масла на почвенных нематод в лесных почвах. Исследование проводилось на экспериментальных площадках с мая по октябрь в течение 2 лет. После обработки почвы нефтью численность нематод сократилась в конце июля, в начале августа она увеличилась в 2 раза по сравнению с контрольным участком. Обработка почвы маслом не выявила снижение численности нематод, но постепенно их число увеличилось и превысило численность на контрольном участке. В течение второго года исследования численность нематод на нефтезагрязненных участках снизилась [Pirhonen, 1984]. Следовательно, можно считать, что влияния нефтезагрязнений на почвенных нематод неоднозначны, зависят от типа почв и сезона наблюдений.

Исследования по изучению влияния нефтезагрязнений и сеноманских растворов на почвенных нематод нами проводились в окрестностях города Томска. Для проведения исследования выбран смешанный лес, где основными древесными породами являются береза с осиной, сосна, ель. Подрост представлен березой, осиной, елью. Исследования проводились на правом берегу Томи, на расстоянии 500 м от прибрежной зоны реки.

Для оценки влияния различных концентраций нефти, бензина и минеральных сеноманских вод на сообщества почвенных нематод в естественных условиях были заложены модельные площадки, расположенные на ровной поверхности, без кочек и ям, без подроста

и подлеска. Почва представлена светло-серым лесным умеренно длительно промерзающим подтипом. Площадка была разделена на квадраты, каждый из которых равномерно загрязнялся одноразовым внесением товарной нефти, бензина и сеноманского минерального раствора с концентрациями 50, 100 и 200 г/кг. Для исследования использовалась товарная нефть Урманского месторождения Томской области с глубины залегания 4200 м, которая характеризовалась как тяжелая, вязкая, высокопарафинистая, малосмолистая, малосернистая [Сибирская нефть № 1/108 январь—февраль, 2014]. В качестве контрольных использовались незагрязненные участки почвы в пределах выбранной модельной площадки.

Отбор почвенных проб осуществлялся ежемесячно в период с 25 апреля по 25 октября 2016, 2017 годов в пяти точках на каждом загрязненном участке и на контрольных участках. До внесения поллютантов взяты пробы по оценке численности и родового состава почвенных нематод. Пробы отбирались в поверхностном горизонте на глубине 0—10 см. В лабораторных условиях определялись численный и родовой состав почвенных нематод. Подсчет и анализ проводился с использованием цифрового микроскопа Motic DM-BA 300. Оценивалось влияние различных концентраций нефтезагрязнений на численность и родовой состав почвенных нематод в зависимости от длительности воздействий.

При хроническом влиянии товарной нефти на сообщества почвенных нематод наблюдались изменения в их трофической структуре и численности. Плотность популяций за период исследования с апреля по октябрь изменялась в широких диапазонах. Минимальные значения общей численности зафиксированы в октябре и составили 527 экз./100 г почвы, максимальные значения отмечены в июле — 13,5 тыс. экз./100 г почвы. Фауна почвенных нематод в загрязненных нефтью участках характеризовалась невысоким таксонометрическим разнообразием (табл. 9). В зависимости от периода исследований количество таксонов изменялось от 11 до 16. На незагрязненных, контрольных участках обнаружено 26 родов почвенных нематод.

Анализ данных, представленных в табл. 9, позволяет заметить снижение численности родов почвенных нематод при внесении нефти в почву. Необходимо отметить элиминацию родов нематод при увеличении концентрации внесенной нефти. При концентрации нефти 50 г/кг число родов снижалось на 5, при концентрации 100 г/кг и 200 г/кг — на 10. Рассматривая трофическую структуру сообществ почвенных нематод, необходимо отметить, что бактериотрофы встречаются на всех исследуемых участках, включая загрязненную почву.

Таблица 9

**Рода почвенных нематод
при различной концентрации нефти в почве**

Рода почвенных нематод	Концентрация внесенной нефти, г/кг				Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]
	0	50	100	200	
<i>Coslenchus</i>	+	+	+	+	Аср
<i>Lelenchus</i>	+	+	+	+	Аср
<i>Filenchus</i>	+	+	+	+	Аср
<i>Plectus</i>	+	+	+	+	Б
<i>Chiloplacus</i>	+	+	+	+	Б
<i>Acrobeles</i>	+	–	–	–	Б
<i>Acrobeloides</i>	+	+	+	+	Б
<i>Panagrolaimus</i>	+	+	+	+	Б
<i>Eucephalobus</i>	+	–	–	–	Б
<i>Cephalobus</i>	+	+	+	+	Б
<i>Aphelenchoides</i>	+	+	+	+	М
<i>Aphelenchus</i>	+	+	+	+	М
<i>Heterocephalobus</i>	+	+	+	+	Б
<i>Mesodorylaimus</i>	+	+	+	+	П
<i>Eudorylaimus</i>	+	+	+	+	П
<i>Criconema</i>	+	–	–	–	Пр
<i>Paratylenchus</i>	+	+	+	+	Пр
<i>Wilsonema</i>	+	–	–	–	Б
<i>Prismatolaimus</i>	+	–	–	–	Б
<i>Diphtherophora</i>	+	–	–	–	М
<i>Tylencholaimus</i>	+	+	+	+	М
<i>Clarkus</i>	+	+	–	–	Х
<i>Mononchus</i>	+	–	–	–	Х
<i>Tylenchus</i>	+	+	+	+	Аср
Всего таксонов	26	17	16	16	

Примечание. Аср — нематоды, ассоциированные с растениями, Б — бактериотрофы, М — микотрофы, Пр — паразиты растений, П — политрофы, Х — хищники [Yeates et al., 1993].

Бактериотрофы, специализирующиеся на питании нефтебактериями, повышали численность и сохранялись на всех нефтезагрязненных участках [Калюжин, 2009]. При всех исследуемых концентрациях нефти преобладали и микотрофы, несмотря на элиминацию двух родов. Известно, что в разложении нефти принимают участие различные виды грибов. Парафины могут служить единственным источником углерода и энергии для сапрофитных микобактерий и родственных им организмов, некоторых родов дрожжей и грибов. Грибы, благодаря высокой скорости роста, являются типичными первичными колонизаторами новых субстратов. Они непосредственно участвуют в процессах биodeградации, используя нефть в качестве источника углерода [Назарько и др., 2004; Бабаев, 2010]. При концентрации нефти, равной 100 г/кг, элиминируются политрофы, хищники и один род паразитов растений. Следовательно, в зависимости от устойчивости к нефтезагрязнениям можно построить трофический ряд: нематоды, ассоциированные с растениями, микотрофы, бактериотрофы, паразиты растений, политрофы, хищники.

В результате анализа среднестатистических значений необходимо отметить изменение сезонной динамики общей численности почвенных нематод при загрязнении поверхностного слоя почвы нефтью с различными концентрациями (рис. 13).

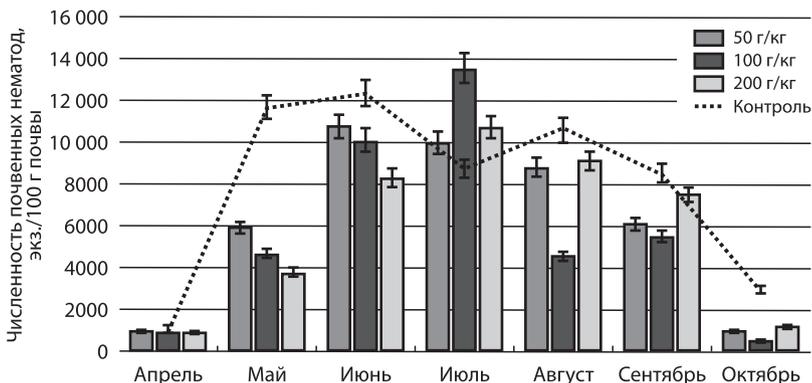


Рис. 13. Сезонная динамика общей численности почвенных нематод в весенне-осенний период при внесении нефти на поверхность почвы

При внесении нефти на поверхность почвы изменялся характер сезонной динамики численности почвенных нематод. Двухвершинный подъем, характерный для контрольной динамики, сменялся одновершинным. Максимальные значения общей

численности почвенных нематод при загрязнении нефтью приходились на июль. Общая численность нематод при загрязнении нефтью с концентрациями 50, 100, 200 г/кг в июле превышала контрольные значения на 12, 35 и 18 % соответственно. Рассматривая влияние различных концентраций нефти на почвенных нематод, необходимо отметить, что при концентрации 50 г/кг товарной нефти общая численность нематод отличалась от контрольных значений в пределах 20 %, за исключением мая, июня и октября. В период вегетации общая численность нематод равномерно повышалась в июне—июле и постепенно снижалась к концу вегетации.

Степень зрелости сообществ нематод ΣMI находилась на уровне от 2 до 2,1, что позволяет говорить о нарушенной среде обитания. На контрольных участках индекс ΣMI составляет в среднем от 2,3 до 2,6. При нефтезагрязнениях с концентрацией 100 г/кг изменилась сезонная динамика численности нематод, что указывает на напряженность адаптивных процессов в сообществах при действии нефти [Карташев, 2014]. В июле после достижения максимального значения в пределах 13,5 тыс. экз./100 г почвы наблюдались колебания численности почвенных нематод. При высоких концентрациях нефтезагрязнений, равных 200 г/кг, динамика общей численности аналогична изменениям при загрязнении 50 г/кг. Степень зрелости сообществ нематод ΣMI при загрязнении с концентрациями 100 и 200 г/кг составила 2. С целью дифференцированного анализа рассмотрим изменения численности родов почвенных нематод (табл. 10).

Анализ данных, представленных в табл. 10, позволяет рассмотреть устойчивость родов почвенных нематод в сообществах к нефтезагрязнениям. Наблюдалось повышение численности при воздействии нефтью с концентрацией 50 г/кг у родов *Chiloplacus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Heterocephalobus*. При нефтезагрязнениях происходило повышение численности бактериотрофов за счет увеличения углеводородокисляющих бактерий в почве [Куликова, 2008]. Почвенные нематоды родов *Coslenchus*, *Filenchus*, *Panagrolaimus*, *Paratylenchus* можно отнести к устойчивым, их численность находилась на уровне контрольных значений. В период вегетации наблюдались некоторые отклонения численности нематод, что вероятно не связано с влиянием нефти. К менее устойчивым принадлежат рода, численность которых снижалась при действии товарной нефти с концентрацией 50 г/кг (*Lelenchus*, *Plectus*, *Eudorylaimus*, *Tylenchus*).

Рода почвенных нематод *Acrobeles*, *Eucephalobus*, *Mesodorylaimus*, *Cervidellus*, *Mesorhabditis*, *Wilsonema*, *Prismatolaimus*, *Diphtherophora*,

Таблица 10

Численность почвенных нематод (О/К)
при нефтезагрязнении поверхностного светло-серой лесной почвы
с концентрацией 50 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costenchus</i>	Асп	66 ± 9 61 ± 5	271 ± 34 736 ± 132	622 ± 54 992 ± 63	576 ± 64 757 ± 69	521 ± 44 678 ± 72	406 ± 32 662 ± 41	112 ± 14 204 ± 11
<i>Lelenchus</i>	Асп	68 ± 12 128 ± 21	402 ± 34 1212 ± 222	506 ± 61 1241 ± 78	522 ± 71 556 ± 43	637 ± 81 534 ± 52	337 ± 46 592 ± 47	98 ± 6 201 ± 18
<i>Filenchus</i>	Асп	41 ± 6 92 ± 14	514 ± 39 775 ± 71	296 ± 36 702 ± 44	238 ± 34 384 ± 89	604 ± 72 622 ± 58	323 ± 29 528 ± 24	134 ± 23 413 ± 36
<i>Plectus</i>	Б	22 ± 3 68 ± 4	96 ± 17 442 ± 32	104 ± 19 379 ± 25	72 ± 9 68 ± 9	86 ± 11 93 ± 12	42 ± 8 179 ± 15	—
<i>Chitoplacus</i>	Б	162 ± 24 132 ± 19	366 ± 44 689 ± 26	747 ± 96 834 ± 52	868 ± 79 653 ± 35	626 ± 89 898 ± 46	458 ± 61 434 ± 25	108 ± 29 141 ± 17
<i>Acrobeloides</i>	Б	121 ± 8 67 ± 5	638 ± 89 1252 ± 168	1421 ± 173 1276 ± 67	896 ± 98 641 ± 26	1246 ± 131 642 ± 41	882 ± 93 645 ± 32	236 ± 37 445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	Б	16 ± 2 38 ± 2	202 ± 23 274 ± 34	386 ± 54 315 ± 22	412 ± 36 166 ± 29	25 ± 3 234 ± 33	236 ± 34 448 ± 24	—

Окончание табл. 10

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Sephalobus</i>	Б	89 ± 9 85 ± 7	1246 ± 115 501 ± 46	872 ± 104 572 ± 61	986 ± 112 256 ± 18	912 ± 68 613 ± 47	522 ± 74 676 ± 52	134 ± 25 344 ± 26
<i>Aphelenchus</i>	М	64 ± 5 31 ± 5	612 ± 59 448 ± 39	1462 ± 126 312 ± 46	1162 ± 78 652 ± 11	924 ± 76 788 ± 62	428 ± 27 587 ± 28	72 ± 8 212 ± 23
<i>Heterosenthalobus</i>	Б	46 ± 8 16 ± 2	406 ± 51 392 ± 51	945 ± 62 362 ± 37	852 ± 56 201 ± 37	634 ± 47 412 ± 43	323 ± 22 534 ± 37	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	38 ± 7 19 ± 3	74 ± 8 132 ± 13	268 ± 47 278 ± 19	214 ± 18 634 ± 34	146 ± 18 702 ± 23	242 ± 47 412 ± 27	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	66 ± 4 82 ± 11	112 ± 9 651 ± 63	980 ± 114 667 ± 46	1126 ± 93 824 ± 69	812 ± 54 836 ± 74	512 ± 74 412 ± 31	—
<i>Tylenchus</i>	Асп	28 ± 4 52 ± 9	96 ± 7 458 ± 69	128 ± 39 552 ± 74	146 ± 24 186 ± 34	112 ± 18 376 ± 21	96 ± 14 332 ± 19	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Асп). Среднестатистическая численность нематод: опыт/контроль, число особей в 100 г почвы.

Tylencholaimus, *Clarkus*, *Mononchus* являются неустойчивыми к нефтезагрязнениям и элиминируют из сообществ. Большая часть сообществ в загрязненных пробах почвы характеризуется низкими значениями по шкале Бонгера: при их перестройке преобладали нематоды с низкими показателями, что возможно связано с трансформацией биоценозов.

При увеличении концентрации нефти до 100 г/кг, элиминировались дополнительно 2 рода почвенных нематод: *Panagrolaimus*, *Eudorylaimus*. Наблюдалось снижение численности всех родов нематод за исключением бактериотрофов, микотрофов и паразитов растений в июне и июле. В течение всего сезона повышенная численность за исключением октября характерна для родов *Acrobeloides*, *Aphelenchoides* и *Aphelenchus*. При повышенной численности в июле наблюдался рост всех эколого-трофических групп почвенных нематод, загрязненных нефтью с концентрацией 100 г/кг (табл. 11).

Численность почвенных нематод на загрязненных участках почвы с концентрацией 200 г/кг снижалась у всех родов. Исключения составляли *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides* и *Aphelenchus*, сохранившие повышенную численность относительно контрольных значений до октября. Следовательно, наиболее устойчивыми к нефтезагрязнениям можно считать почвенные нематоды *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides* и *Aphelenchus* и рекомендовать их использовать в биоиндикационном мониторинге (табл. 12).

Рассмотрим влияние нефти на эколого-трофические группы нематод.

Анализ данных, представленных на рис. 14, позволяет заметить высокую численность выживших четырех родов бактериотрофов во всех почвенных пробах, которые определяли общую массу сообществ. Наиболее выраженные колебания численности происходили при загрязнении нефтью с концентрацией 100 г/кг. Сглаживание вариаций сезонных динамик наблюдалось при концентрациях 50 и 200 г/кг. Группа бактериотрофов, питающаяся нефтебактериями, изменяла численность в зависимости от количества пищи и рекомендуется к использованию в качестве биоиндикатора скорости разложения нефти почвенными микроорганизмами [Назарько и др., 2004].

Рассматривая сезонную динамику численности ассоциированных с растениями нематод при нефтезагрязнениях, необходимо отметить снижение, начиная с небольших концентраций нефти (рис. 15). Количество родов ассоциированных с растениями нематод не изменилось.

Таблица 11

Сезонная динамика численности почвенных нематод (О/К)
при загрязнении поверхностного светло-серой лесной почвы товарной нефтью
с концентрацией 100 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costenichus</i>	Аср	77 ± 12 61 ± 5	234 ± 41 736 ± 132	304 ± 71 992 ± 63	772 ± 92 757 ± 69	310 ± 27 678 ± 72	294 ± 30 662 ± 41	74 ± 9 204 ± 11
<i>Letenichus</i>	Аср	72 ± 9 128 ± 21	414 ± 29 1212 ± 222	372 ± 42 1241 ± 78	612 ± 54 556 ± 43	324 ± 58 534 ± 52	189 ± 23 592 ± 47	69 ± 10 201 ± 18
<i>Filenichus</i>	Аср	46 ± 5 92 ± 14	342 ± 33 775 ± 71	206 ± 19 702 ± 44	406 ± 53 384 ± 89	446 ± 69 622 ± 58	378 ± 48 528 ± 24	83 ± 12 413 ± 36
<i>Plectus</i>	Б	8 ± 1 68 ± 4	62 ± 9 442 ± 32	106 ± 12 379 ± 25	146 ± 21 68 ± 9	68 ± 10 93 ± 12	18 ± 4 179 ± 15	—
<i>Chiloplacus</i>	Б	126 ± 17 132 ± 19	228 ± 31 689 ± 26	820 ± 75 834 ± 52	1262 ± 114 653 ± 35	112 ± 7 898 ± 46	302 ± 37 434 ± 25	66 ± 8 141 ± 17
<i>Acrobeloides</i>	Б	118 ± 16 67 ± 5	552 ± 47 1252 ± 168	1801 ± 191 1276 ± 67	2271 ± 189 641 ± 26	904 ± 105 642 ± 41	891 ± 74 645 ± 32	98 ± 16 445 ± 39
<i>Cephalobus</i>	Б	51 ± 10 85 ± 7	1012 ± 98 501 ± 46	1487 ± 154 572 ± 61	1698 ± 142 256 ± 18	424 ± 38 613 ± 47	558 ± 43 676 ± 52	68 ± 14 344 ± 26

<i>Aphelenchoides</i>	М	146 ± 32 66 ± 13	724 ± 58 965 ± 78	1899 ± 206 992 ± 79	2120 ± 290 512 ± 25	772 ± 58 824 ± 71	892 ± 64 632 ± 33	41 ± 9 332 ± 17
<i>Aphelenchus</i>	М	82 ± 14 31 ± 5	572 ± 34 448 ± 39	1332 ± 151 312 ± 46	1655 ± 148 652 ± 11	592 ± 51 788 ± 62	496 ± 52 587 ± 28	32 ± 5 212 ± 23
<i>Heterosephalobus</i>	Б	62 ± 11 16 ± 2	392 ± 69 392 ± 51	669 ± 74 362 ± 37	1212 ± 96 201 ± 37	226 ± 34 412 ± 43	426 ± 61 534 ± 37	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	58 ± 7 82 ± 11	98 ± 14 651 ± 63	1003 ± 82 667 ± 46	1198 ± 131 824 ± 69	336 ± 27 836 ± 74	492 ± 38 412 ± 31	—
<i>Tylenchus</i>	Асп	42 ± 11 52 ± 9	72 ± 4 458 ± 69	109 ± 16 552 ± 74	182 ± 21 186 ± 34	36 ± 8 376 ± 21	42 ± 5 332 ± 19	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, обитавшие или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Асп). Среднестатистическая численность нематод: опыт/контроль (О/К), число особей в 100 г почвы.

Таблица 12

**Динамика численности почвенных нематод
при загрязнении поверхностного светло-серой лесной почвы товарной нефтью
с концентрацией 200 г/кг**

Рода нематод	Эколого- трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costenchus</i>	Асп	24 ± 6 61 ± 5	114 ± 25 736 ± 132	328 ± 41 992 ± 63	631 ± 71 757 ± 69	482 ± 64 678 ± 72	309 ± 37 662 ± 41	142 ± 27 204 ± 11
<i>Letenchus</i>	Асп	37 ± 11 128 ± 21	282 ± 39 1212 ± 222	349 ± 29 1241 ± 78	491 ± 38 556 ± 43	331 ± 26 534 ± 52	382 ± 51 592 ± 47	106 ± 19 201 ± 18
<i>Filenchus</i>	Асп	12 ± 4 92 ± 14	246 ± 18 775 ± 71	187 ± 23 702 ± 44	242 ± 41 384 ± 89	428 ± 54 622 ± 58	416 ± 40 528 ± 24	158 ± 34 413 ± 36
<i>Plectus</i>	Б	—	21 ± 4 442 ± 32	94 ± 8 379 ± 25	92 ± 13 68 ± 9	72 ± 4 93 ± 12	36 ± 9 179 ± 15	—
<i>Chitoplacus</i>	Б	188 ± 31 132 ± 19	212 ± 28 689 ± 26	762 ± 88 834 ± 52	948 ± 119 653 ± 35	723 ± 89 898 ± 46	527 ± 65 434 ± 25	126 ± 9 141 ± 17
<i>Acrobolooides</i>	Б	104 ± 19 67 ± 5	524 ± 61 1252 ± 168	1598 ± 142 1276 ± 67	1283 ± 144 641 ± 26	1334 ± 156 642 ± 41	1106 ± 183 645 ± 32	280 ± 42 445 ± 39
<i>Cephalobus</i>	Б	72 ± 10 85 ± 7	1009 ± 127 501 ± 46	1009 ± 112 572 ± 61	1272 ± 94 256 ± 18	1057 ± 93 613 ± 47	938 ± 82 676 ± 52	162 ± 27 344 ± 26

<i>Aphelenchoides</i>	М	134 ± 22 66 ± 13	592 ± 49 965 ± 78	1508 ± 174 992 ± 79	2016 ± 185 512 ± 25	1435 ± 124 824 ± 71	1256 ± 134 632 ± 33	116 ± 31 332 ± 17
<i>Aphelenchus</i>	М	58 ± 9 31 ± 5	402 ± 32 448 ± 39	1023 ± 101 312 ± 46	1426 ± 128 652 ± 11	1428 ± 161 788 ± 62	708 ± 61 587 ± 28	85 ± 11 212 ± 23
<i>Paratylenchus</i>	Пр	71 ± 12 82 ± 11	62 ± 9 651 ± 63	856 ± 74 667 ± 46	1202 ± 135 824 ± 69	822 ± 49 836 ± 74	786 ± 51 412 ± 31	—
<i>Tylenchus</i>	Асп	38 ± 6 52 ± 9	54 ± 12 458 ± 69	83 ± 12 552 ± 74	152 ± 18 186 ± 34	134 ± 22 376 ± 21	84 ± 8 332 ± 19	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Асп). Среднестатистическая численность нематод: опыт/контроль, число особей в 100 г почвы.

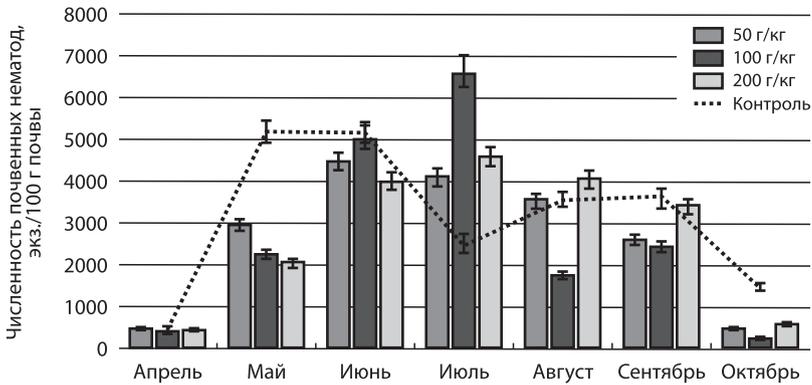


Рис. 14. Сезонная динамика численности нематод-бактериотрофов в светло-серых лесных почвах в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений

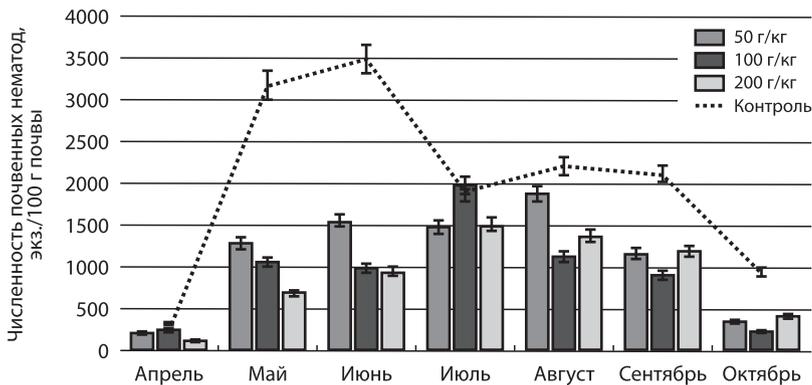


Рис. 15. Динамика численности нематод, ассоциированных с растениями (Асп) в поверхностном слое светло-серых лесных почв в зависимости от концентрации нефтезагрязнений

Некоторыми авторами отмечалась толерантность к поллютантам представителей отряда Tylenchida, к которому относятся рода *Coslenchus*, *Lelenchus*, *Filenchus*, *Tylenchus*, благодаря низкой проницаемости кутикулы [Сущук и др., 2008]. Численность нематод при загрязнении почвы нефтью в вегетационный период изменялась в диапазоне 1–2 тыс. экз./100 г почвы. Сравнительный анализ показал, что динамика численности ассоциированных с растениями нематод при концентрации нефти 50 и 100 г/кг была волнообразной. При концентрации нефти 100 г/кг численность нематод в июле

равнялась контрольным показателям. Это подтверждает предположение о толерантности и динамической устойчивости к загрязнителям ассоциированных с растениями нематод. При концентрации 200 г/кг сезонная динамика численности ассоциированных с растениями нематод снижалась и характеризовалась одновершинным типом.

Анализ данных, представленных на рис. 16, позволяет отметить изменения в сезонной динамике численности сохранившихся двух родов нематод-микотрофов. При нефтезагрязнениях происходило увеличение численности микотрофов в вегетационный период по сравнению с контрольными значениями. Вероятно, различные виды грибов принимали участие в утилизации нефти и активно размножались [Назарько и др., 2004; Бабаев, 2010]. При внесении нефти на поверхность почвы в апреле количество микотрофов увеличилось на 10 % по сравнению с контрольным участком. В июле и августе отмечались максимальные повышения численности микотрофов за исследуемый период. Следовательно, можно считать, что нефтезагрязнения стимулировали повышение численности грибов, участвующих в разложении нефти и специализирующихся нематод-микотрофов, родов *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, которые можно рассматривать в качестве биоиндикаторов размножения грибов, утилизирующих нефть.

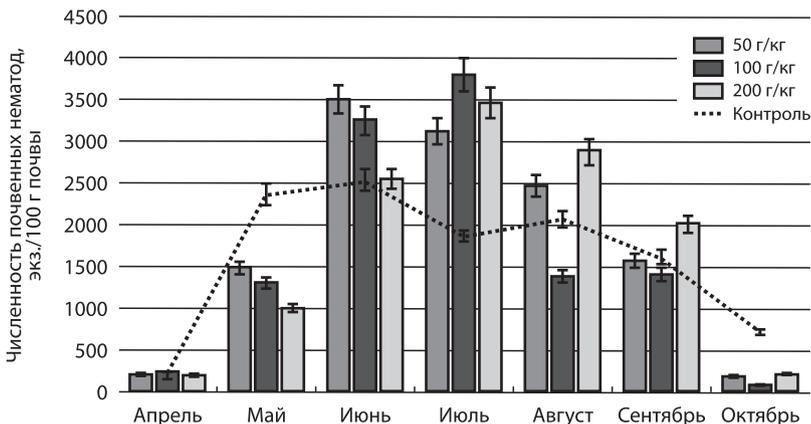


Рис. 16. Сезонная динамика численности нематод-микотрофов (М) в светло-серых лесных почвах в зависимости от интенсивности нефтезагрязнений

Нематоды-микотрофы, присутствующие во всех пробах почвы характеризовались низкими значениями (2) по шкале Бонгреса,

что указывало на их высокую приспособленность к неблагоприятным условиям и коротким жизненным циклом [Bongers, 1990, Yeates, 1993].

Численность почвенных нематод паразитов растений одного сохранившегося рода *Paratylenchus* на нефезагрязненных участках почвы повышалась в июне (рис. 17). В начале вегетации численность нематод паразитов растений составляла ~100 экз./100 г почвы. В июне и июле этот показатель превышал контрольные значения. По сравнению с начальными значениями в начале вегетации численность возросла на 80—90 %. Вероятно, угнетение растений под влиянием нефти стимулировало повышение численности рода *Paratylenchus*, обладающего повышенной устойчивостью к нефезагрязнениям.

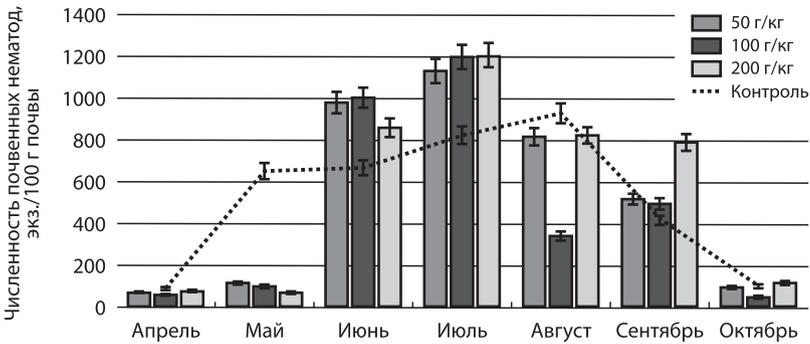


Рис. 17. Сезонная динамика нематод паразитов растений (Пр) в светло-серых лесных почвах в зависимости от интенсивности нефезагрязнений

Для политрофов характерно выраженное снижение численности. Исследуемые сообщества нематод находились в угнетенном состоянии в результате воздействия нефти и элиминировались.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно сделать вывод, что хроническое влияние нефти действует негативно на сообщества почвенных нематод, изменяет структуру их сообществ и приводит к элиминации неустойчивых родов. Таксономическая устойчивость почвенных нематод к нефезагрязнениям представлена в следующей последовательности: нематоды, ассоциированные с растениями, микотрофы, бактериотрофы, паразиты растений, политрофы и хищники. Наиболее устойчивыми к нефезагрязнениям являются нематоды, ассоциированные с растениями, неустойчивыми — политрофы и хищники. Количество

родов нематод, ассоциированных с растениями, не изменилось под воздействием нефти, но у всех родов снизилась численность при всех исследуемых концентрациях. Кроме того, изменялся характер сезонной динамики численности. Двухвершинный подъем, характерный для контрольных показателей, сменялся одновершинным. Максимальные значения общей численности почвенных нематод при загрязнении нефтью наблюдались в июле. Выжившая группа бактериотрофов, питающаяся нефтебактериями, повысила численность пропорционально численности нефтебактерий. Бактериотрофы рекомендованы в качестве биоиндикаторов интенсивности разложения нефти почвенными микроорганизмами. Нефтезагрязнения стимулировали повышение численности грибов, участвующих в разложении нефти и специализирующихся нематод-микотрофов, родов *Aphelenchoides* и *Aphelenchus*, которые можно рассматривать в качестве биоиндикаторов интенсивности микотрофного разложения нефти.

Следовательно, в сообществах почвенных нематод наблюдались два типа адаптаций к нефтезагрязнениям. Первый — структурный, связанный с изменением структуры сообществ: элиминацией неустойчивых видов, снижением численности одних родов и повышением численности других при действии нефти. Первый тип адаптаций характерен для большинства эколого-трофических групп нематод. Второй тип — динамический, характеризовался сохранением всех родов почвенных нематод, снижением численности в колебательном режиме. Второй тип адаптации сообществ к нефтезагрязнениям наблюдался у нематод, ассоциированных с растениями.

3.2. Влияние сеноманских растворов на почвенных нематод в светло-серых лесных почвах

В Западной Сибири для поддержания пластового давления при разработке нефтяных месторождений применяются подземные растворы сеноманского водоносного комплекса [Дьяконова, 2012]. Как показала практика, растворы полностью пригодны для постоянной и временной закачки на всех стадиях разработки нефтяных месторождений. Использование сеноманских высокоминерализованных растворов связано с дефицитом воды. При исследовании их вытесняющих свойств установлено, что коэффициент вытеснения нефти сеноманской водой на 4—5 % выше, чем

речной [Максимов, 1968]. Применение минерализованных растворов предотвращает заражение сероводородом нефтяных пластов. Основными составляющими апт-альб-сеноманской воды являются катионы натрия и калия (10222 мг/л), катионы кальция (517 мг/л), анионы гидрокарбоната (317 мг/л), анионы хлора (16774 мг/л). Плотность воды при температуре 20° составляет в среднем 1,014 г/см³, кислотность — 5,0, общая жесткость — 393. Минерализация изменяется от 20 до 36 г/л (в среднем 28 г/л). Содержание твердых взвешенных веществ составляет 250 мг/л, т.е. в несколько раз превышает допустимые нормы [Машорин, 2015].

Разливы высокоминерализованных растворов из сеноманских пластов, которые используются для поддержания пластового давления, опасны для окружающей среды. В результате аварий происходит засоление почв и деградация растительного покрова. На территории Ломового месторождения в результате порыва водоводов площадь распространения минерализованных вод достигла 16 га, и растительность полностью деградировала. Растворы с высокой скоростью впитываются в почву и разносятся на большие площади [Косов, 2005]. В Васюганской группе нефтяных месторождений ОАО «Томскнефть» находятся десятки гектаров с погибшим растительным покровом в результате влияния сеноманских растворов. В Томской области исследованы результаты 160 аварий, связанных с загрязнением окружающей природной среды нефтепродуктами, высокоминерализованными подтоварными, пластовыми, сеноманскими водами. В работах Е.Д. Лапшиной и В. Блойтен (1999) изложены результаты изучения растительности олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской области. Авторы наблюдали гибель древесного и кустарничкового ярусов, немногочисленных травянистых растений и сфагновых мхов в результате загрязнения сеноманскими водами.

В связи с отсутствием в доступной литературе работ по влиянию сеноманских растворов на педобионтов, интересны исследования по влиянию засоленности почв на сообщества нематод, проведенные Е.В. Савкиной (2010) на сероземах Южно-Казахстанской области. На посевах хлопчатника были выявлены незасоленные и засоленные участки, на которых обитали 16 родов почвенных нематод. Концентрация солей в метровом слое почвы на засоленном участке составляла 1,04 %, на средnezасоленном — 0,40 %, на незасоленном участке — 0,22 %. На незасоленном участке обнаружено 13 родов и 12 семейств почвенных нематод, на средnezасоленном участке — 9 родов, на сильнозасоленном — 14 родов нематод. При повышении степени засоленности почвы наблюдалась тенденция

к снижению плотности нематод, но иногда возрастала численность отдельных семейств. Фаунистическая устойчивость семейств нематод на незасоленном участке располагалась в последовательности: *Cephalobidae* → *Discolaimidae* → *Pratylenchidae*. На сильно засоленном участке на разной глубине преобладающими были семейства *Rhabditidae* *Paratylenchidae*, *Cephalobidae*, *Aphelenchidae* [Савкина, 2010].

Исследовались почвенные беспозвоночные в долине Арава, расположенной между Мертвым и Красным морями. Физическая и химическая характеристика гиперсолевой области крайне неблагоприятна для сообществ почвенных нематод. Они полностью отсутствовали на открытой местности ниже уровня моря. Наиболее распространенным родом нематод в сильносоленных почвах являлся *Wilsonema* [Pen-Mouratov et al, 2010]. В исследованиях Ray и Das (1980) показано, что виды *Tylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Pratylenchus* и *Aphelenchoides* устойчивы к слабосоленатым почвенным условиям. Виды *Helicotylenchus dihystra*, *Hirschmanniella gracilis* и *Macroposthenia ornata* благоприятно реагировали на засоление почв. В сильносоленых почвах преобладали виды нематод *Rotylenchulus reniformis*, *Hemicriconemoides spherocephala*, *Hemicriconmoides cocophillus* и *Caloosis exilis*. В засоленных почвах в изобилии присутствовали *Xiphimema vulgare*, *X. elongatum*, *Paralongidorus citri* и несколько видов *Dorlaimus* и *Tylencholaimus* [Ray, Das, 1980].

В работе А. Lal и В. S. Yadav (1976) обнаружено, что численность нематод *Aphelenchus avenae*, *Pratylenchus thornei*, *Helicotylenchus* spp., *Rotylenchulus reniformis* снижалась при концентрации солей 40, 80 и 120 мг-экв./л. Численность видов нематод *Heterodera avenae*, *Tylenchulus mashoodi* и некоторых бактериотрофов и микотрофов не изменилась [Lal, Yadav, 1976]. А.Ф. Робинсон и др. (1984) провели исследования выживаемости нематоды *Orrina phyllobia* в хлориде натрия и синтетическом почвенном растворе, содержащем Na, Ca, Mg, Cl и ионы NO₃. Активность нематод зависела от растворенного вещества и водородного потенциала. Во всех растворах смертность прекратилась при потенциале воды $-30 \cdot 10^5$ Па. Высокий уровень активности наблюдался в синтетическом почвенном растворе. Смертность нематод наступала при -15 и $16 \cdot 10^5$ Па в натрии и синтетическом почвенном растворе соответственно [Robinson et al., 1984]. Аналогичные наблюдения проведены А. Ханом и М. Ханом (1990), обнаружившим, что концентрации бикарбоната и хлорида натрия (1,5, 2,5, 3,5 и 5 %) значительно увеличивали смертность нематод *Meliodogyne javanica* и *M. ingognita*. Уровень смертности изменялся в зависимости при постепенно увеличивающейся

концентрации соли, с увеличением периода экспозиции [Khan, Khan, 1990]. Согласно Н. Gysels и Т.Е. Bracke (1975) концентрации соли NaCl до 15г/л в воде не влияли на выживание и воспроизводство нематоды *Panagrellus silusiae* [Gysels, Bracke, 1975].

Из вышесказанного следует, что сообщества почвенных нематод устойчивы к засоленности почв. В зависимости от уровня и специфики засоленности изменяется видовая структура их сообществ. Систематических исследований по влиянию минеральных сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод в лесных почвах Западной Сибири не проводилось.

В наших исследованиях минеральные сеноманские растворы использовались из апт-альб-сеноманского водоносного комплекса Средне-Угутского месторождения. Основные характеристики растворов: рН — 7,4; плотность — 1,013 г/см³; солевой состав (мг/л) Na⁺ — 6650, K⁺ — 50, Ca²⁺ — 440, Mg²⁺ — 109, Cl⁻ — 11547, HCO²⁻ — 220; содержание микроэлементов (мг/л) J — 12,7, Br — 46,8, Fe — 0,8. Исследования проводились на модельных площадках, специально загрязненных сеноманскими растворами различной концентрации. Для оценки влияния различных концентраций минеральных сеноманских вод на сообщества почвенных нематод в естественных условиях были заложены модельные площадки, расположенные на ровной поверхности, без кочек и ям, без подроста и подлеска. Почва представлена светло-серым лесным умеренно длительно промерзающим подтипом. Площадка разделялась на квадраты, каждый из которых равномерно загрязнялся сеноманским минеральным раствором концентрации 50, 100 и 200 г/кг. Площадки загрязнялись одноразовым внесением загрязнителей.

В результате исследований влияния высокоминерализованных сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод в естественных условиях выявлены изменения в трофической структуре сообществ и сезонной динамике численности. Необходимо отметить, что после загрязнения почвы сеноманскими растворами, значения общей численности аналогичны численности нематод на незагрязненных участках. Максимальные значения численности 14 554 экз./100 г почвы наблюдались в мае при загрязнении высокоминерализованными растворами с концентрацией 200 г/кг. В зависимости от концентрации, внесенных сеноманских растворов и периода исследования количество таксонов почвенных нематод изменялось от 20 до 21. Значения индекса Шеннона H' в течение исследуемого периода изменялись в диапазоне от 2,5 до 2,85, что говорит о неоднородности сообществ. Таксономическое разнообразие почвенных нематод при действии сеноманских растворов представлено в табл. 13.

Таблица 13

**Рода почвенных нематод при внесении
различных концентраций сеноманских растворов**

Рода почвенных нематод	Эколого-трофические группы нематод	Значение по с-р-шкале [Bonger, 1990]	Концентрация внесенного сеноманского раствора, г/кг			
			0	50	100	200
<i>Coslenchus</i>	Аср	2	+	+	+	+
<i>Lelenchus</i>	Аср	2	+	+	+	+
<i>Filenchus</i>	Аср	2	+	+	+	+
<i>Plectus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Chiloplacus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Acrobeles</i>	Б	2	+	—	—	—
<i>Acrobeloides</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	+	+	+	+
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Aphelenchoides</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Aphelenchus</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Heterocephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	+	+	—	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	+	+	—	—
<i>Criconema</i>	Пр	3	+	+	+	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	+	+	+	+
<i>Cervidellus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Mesorhabditis</i>	Б	1	+	—	—	—
<i>Wilsonema</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Prismatolaimus</i>	Б	3	+	—	—	—
<i>Diphtherophora</i>	М	3	+	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	4	+	+	+	+
<i>Clarkus</i>	Х	4	+	—	—	—
<i>Mononchus</i>	Х	4	+	+	+	+
<i>Tylenchus</i>	Аср	2	+	+	+	+
Всего			26	22	20	19

Пр и м е ч а н и е. Аср — нематоды, ассоциированные с растениями, Б — бактериотрофы, М — микотрофы, Пр — паразиты растений, П — политрофы, Х — хищники.

Анализ представленных в табл. 13 данных позволил заметить изменения в структуре сообществ. Происходила элиминация пяти родов почвенных нематод в загрязненной почве при концентрациях сеноманских растворов 50 и 100 г/кг и шести родов при концентрации 200 г/кг. Отклонения от контрольных значений находились в диапазоне от 20 до 23 %. По количеству таксонов доминирующей группой почвенных нематод, как и на контрольных участках, являлись бактериотрофы. При воздействии сеноманских растворов на сообщества нематод элиминировались три рода бактериотрофов: *Prismatolaimus*, *Mesorhabditis*, *Acrobeles*. Рассматривая трофическую структуру нематод по численности каждой эколого-трофической группы, необходимо отметить доминирование трех групп: бактериотрофов, нематод, ассоциированных с растением, и микотрофов. Ассоциированные с растением нематоды изменялись по численности без элиминации родов. Политрофы элиминировались в октябре. Элиминация одного рода нематод паразитов растений происходила при загрязнении участка с концентрацией 200 г/кг. Для остальных эколого-трофических групп характерна элиминация одного рода. В зависимости от устойчивости к высокоминерализованным растворам использовалась следующая последовательность: нематоды, ассоциированные с растениями, бактериотрофы, политрофы, паразиты растений, микотрофы и хищники.

При загрязнении участков светло-серых лесных почв сеноманскими растворами различных концентраций отмечались изменения в сезонной динамике общей численности почвенных нематод.

Рассматривая общую численность почвенных нематод (рис. 18) в загрязненных пробах почвы с концентрацией 50 г/кг, можно заметить снижение среднестатистических показателей численности. Снижение в июне от контрольных значений составило 13–15 %, в июле — 42–43 %. При загрязнении концентрацией 100 г/кг высокоминерализованным раствором двухвершинный подъем численности в контроле сменялся одновершинным с максимальным значением в августе, что указывало на стимуляцию численности нематод. При внесении сеноманских растворов с концентрацией 200 г/кг на поверхность почвы, наблюдалось повышение численности нематод, превышающее контрольное значение в апреле, мае и июне. В августе значения общей численности восстанавливались до контрольных значений в пределах 10 %.

Использование индекса зрелости, характеризующего экологическую сукцессию сообщества нематод [Bongersand, Bongers,

1998; Bongersand, Ferris, 1999], показало, что в загрязненных участках почвы обнаружены рода с низкими значениями по *c-p*-шкале. Следовательно, в сообществах появились нематоды-колонизаторы с коротким жизненным циклом, высокой плодовитостью и существенными колебаниями численности. Степень зрелости сообществ нематод ΣMI на загрязненных сеноманскими растворами участках изменялась больше, чем на участках почвы, загрязненных нефтью, но меньше чем на контрольных участках.

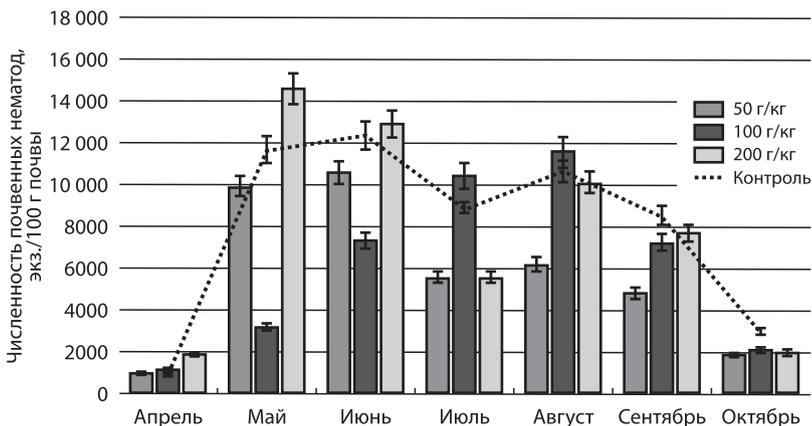


Рис. 18. Сезонная динамика общей численности почвенных нематод в весенне-осенний период при внесении сеноманских растворов на поверхность почвы

Анализ данных, представленных в табл. 14, позволил сделать вывод о степени устойчивости родов нематод в сообществе к повышенным концентрациям солей в почве. Рода нематод *Criconema*, *Mononchus* восстановились в сообществах в июле с численностью в 2 раза меньше, чем на контрольных участках. Для рода *Mononchus* можно говорить об отрицательном влиянии сеноманских растворов, на контрольных участках данный род присутствовал с мая. Для родов нематод *Lelenchus*, *Filenchus*, *Chiloplacus*, *Heterocephalobus*, *Mesodorylaimus*, *Paratylenchus*, *Wilsonema* характерно снижение численности при действии минерализованных растворов с концентрацией 50 г/кг. Для родов нематод *Tylencholaimus*, *Acrobeloides* характерно повышение численности после внесения растворов в почву в пределах 12–15 % с последующим снижением. Для других родов почвенных нематод, представленных в табл. 14, характерны колебания численности в течение вегетации.

Таблица 14

Сезонная динамика численности почвенных нематод (О/К)
при загрязнении светло-серой лесной почвы сенюманскими растворами с концентрацией 50 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers, 1990]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costenchenus</i>	Аср	2	51 ± 6 61 ± 5	789 ± 65 736 ± 132	642 ± 81 992 ± 63	552 ± 71 757 ± 69	641 ± 78 678 ± 72	376 ± 44 662 ± 41	183 ± 20 204 ± 11
<i>Lelenchus</i>	Аср	2	98 ± 14 128 ± 21	1045 ± 121 1212 ± 222	992 ± 74 1241 ± 78	468 ± 54 556 ± 43	509 ± 42 534 ± 52	498 ± 53 592 ± 47	159 ± 18 201 ± 18
<i>Plectus</i>	Б	2	26 ± 5 68 ± 4	214 ± 36 442 ± 32	92 ± 14 379 ± 25	64 ± 7 68 ± 9	134 ± 16 93 ± 12	108 ± 12 179 ± 15	12 ± 3 43 ± 4
<i>Chitoplacus</i>	Б	2	103 ± 18 132 ± 19	689 ± 44 689 ± 26	632 ± 58 834 ± 52	408 ± 61 653 ± 35	485 ± 53 898 ± 46	197 ± 23 434 ± 25	98 ± 11 141 ± 17
<i>Acrobeloites</i>	Б	2	77 ± 13 67 ± 5	815 ± 73 1252 ± 168	1036 ± 99 1276 ± 67	432 ± 34 641 ± 26	356 ± 62 642 ± 41	489 ± 57 645 ± 32	246 ± 34 445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	61 ± 9 38 ± 2	279 ± 45 274 ± 34	402 ± 67 315 ± 22	92 ± 6 166 ± 29	193 ± 22 234 ± 33	156 ± 9 448 ± 24	76 ± 9 38 ± 2
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	24 ± 11 36 ± 2	92 ± 13 270 ± 41	84 ± 6 163 ± 35	112 ± 14 52 ± 6	24 ± 5 32 ± 15	102 ± 14 61 ± 7	8 ± 2 12 ± 4
<i>Cephalobus</i>	Б	2	70 ± 15 85 ± 7	528 ± 41 501 ± 46	741 ± 63 572 ± 61	325 ± 49 256 ± 18	424 ± 39 613 ± 47	247 ± 30 676 ± 52	159 ± 19 344 ± 26
<i>Aphelenchoides</i>	М	2	75 ± 9 66 ± 13	935 ± 70 965 ± 78	1525 ± 126 992 ± 79	496 ± 37 512 ± 25	394 ± 53 824 ± 71	493 ± 36 632 ± 33	137 ± 21 332 ± 17

<i>Aphelenchus</i>	М	2	43 ± 7 31 ± 5	610 ± 84 448 ± 39	1038 ± 92 312 ± 46	392 ± 27 652 ± 11	366 ± 29 788 ± 62	378 ± 43 587 ± 28	53 ± 7 212 ± 23
<i>Heterosephalobus</i>	Б	2	12 ± 3 16 ± 2	292 ± 45 392 ± 51	254 ± 30 362 ± 37	226 ± 18 201 ± 37	218 ± 32 412 ± 43	256 ± 37 534 ± 37	87 ± 11 93 ± 19
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	8 ± 4 15 ± 2	58 ± 9 110 ± 14	71 ± 5 146 ± 9	86 ± 11 412 ± 74	106 ± 7 532 ± 61	94 ± 11 254 ± 17	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	12 ± 2 19 ± 3	154 ± 26 132 ± 13	414 ± 68 278 ± 19	142 ± 19 634 ± 34	184 ± 22 702 ± 23	68 ± 7 412 ± 27	—
<i>Criconema</i>	Пр	3	—	—	—	47 ± 9 0	74 ± 12 89 ± 31	25 ± 4 0	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	78 ± 16 82 ± 11	621 ± 49 651 ± 63	478 ± 79 667 ± 46	94 ± 11 824 ± 69	176 ± 31 836 ± 74	294 ± 33 412 ± 31	216 ± 18 96 ± 5
<i>Cervidellus</i>	Б	2	88 ± 6 94 ± 13	752 ± 94 790 ± 173	1162 ± 108 826 ± 72	367 ± 46 418 ± 46	344 ± 34 558 ± 26	116 ± 15 533 ± 19	92 ± 11 68 ± 11
<i>Wilsonema</i>	Б	2	—	86 ± 13 195 ± 33	55 ± 9 124 ± 9	42 ± 7 32 ± 6	38 ± 6 63 ± 3	16 ± 3 27 ± 3	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	4	46 ± 9 39 ± 6	469 ± 67 677 ± 62	632 ± 89 823 ± 75	346 ± 57 626 ± 51	338 ± 27 384 ± 18	314 ± 23 254 ± 21	31 ± 4 94 ± 21
<i>Mononchus</i>	Х	4	—	—	—	102 ± 9 267 ± 48	144 ± 19 302 ± 23	36 ± 5 68 ± 11	—
<i>Tylenchus</i>	Аср	2	48 ± 9 52 ± 9	654 ± 84 458 ± 69	102 ± 14 552 ± 74	368 ± 41 186 ± 34	532 ± 61 376 ± 21	147 ± 17 332 ± 19	207 ± 31 126 ± 16

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями. Среднеарифметическая численность нематод: опыт/контроль, экз./100 г почвы.

Таблица 15

Сезонная динамика почвенных нематод (О/К)
при загрязнении светло-серой лесной почвы сеноманскими растворами с концентрацией 100 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers, 1990]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costenchenus</i>	Асп	2	68 ± 9 61 ± 5	312 ± 44 736 ± 132	412 ± 55 992 ± 63	942 ± 76 757 ± 69	954 ± 64 678 ± 72	734 ± 52 662 ± 41	214 ± 27 204 ± 11
<i>Lelenchus</i>	Асп	2	116 ± 23 128 ± 21	339 ± 51 1212 ± 222	438 ± 39 1241 ± 78	954 ± 101 556 ± 43	1002 ± 134 534 ± 52	672 ± 39 592 ± 47	122 ± 11 201 ± 18
<i>Filenchus</i>	Асп	2	87 ± 10 92 ± 14	294 ± 44 775 ± 71	438 ± 31 702 ± 44	846 ± 67 384 ± 89	896 ± 61 622 ± 58	379 ± 41 528 ± 24	74 ± 9 413 ± 36
<i>Plectus</i>	Б	2	48 ± 6 68 ± 4	112 ± 17 442 ± 32	142 ± 17 379 ± 25	58 ± 4 68 ± 9	276 ± 30 93 ± 12	127 ± 8 179 ± 15	21 ± 3 43 ± 4
<i>Acrobeloites</i>	Б	2	94 ± 7 67 ± 5	681 ± 47 1252 ± 168	736 ± 81 1276 ± 67	981 ± 57 641 ± 26	934 ± 63 642 ± 41	578 ± 47 645 ± 32	287 ± 19 445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	52 ± 7 38 ± 2	114 ± 9 274 ± 34	264 ± 31 315 ± 22	154 ± 10 166 ± 29	204 ± 15 234 ± 33	256 ± 31 448 ± 24	54 ± 6 38 ± 2
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	31 ± 5 36 ± 2	68 ± 11 270 ± 41	71 ± 10 163 ± 35	296 ± 41 52 ± 6	337 ± 43 32 ± 15	89 ± 7 61 ± 7	8 ± 3 12 ± 4
<i>Cephalobus</i>	Б	2	76 ± 12 85 ± 7	95 ± 13 501 ± 46	512 ± 44 572 ± 61	673 ± 52 256 ± 18	723 ± 58 613 ± 47	593 ± 28 676 ± 52	202 ± 14 344 ± 26
<i>Aphelenchoides</i>	М	2	84 ± 10 66 ± 13	144 ± 26 965 ± 78	699 ± 59 992 ± 79	959 ± 105 512 ± 25	1223 ± 147 824 ± 71	778 ± 46 632 ± 33	199 ± 12 332 ± 17

<i>Aphelenchus</i>	М	2	57 ± 4 31 ± 5	121 ± 34 448 ± 39	796 ± 81 312 ± 46	828 ± 67 652 ± 11	993 ± 97 788 ± 62	606 ± 31 587 ± 28	124 ± 17 212 ± 23
<i>Heterosenthalobus</i>	Б	2	8 ± 1 16 ± 2	12 ± 5 392 ± 51	261 ± 30 362 ± 37	248 ± 45 201 ± 37	317 ± 43 412 ± 43	387 ± 21 534 ± 37	74 ± 9 93 ± 19
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	6 ± 2 15 ± 2	8 ± 2 110 ± 14	37 ± 4 146 ± 9	66 ± 8 412 ± 74	70 ± 12 532 ± 61	34 ± 8 254 ± 17	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	17 ± 4 19 ± 3	14 ± 5 132 ± 13	84 ± 9 278 ± 19	108 ± 14 634 ± 34	126 ± 32 702 ± 23	118 ± 13 412 ± 27	—
<i>Criconema</i>	Пр	3	—	—	—	38 ± 4 0	68 ± 5 89 ± 31	6 ± 1 0	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	86 ± 10 82 ± 11	84 ± 14 651 ± 63	468 ± 57 667 ± 46	176 ± 27 824 ± 69	151 ± 34 836 ± 74	376 ± 24 412 ± 31	176 ± 23 96 ± 5
<i>Cervidellus</i>	Б	2	101 ± 17 94 ± 13	128 ± 24 790 ± 173	513 ± 33 826 ± 72	796 ± 51 418 ± 46	744 ± 59 558 ± 26	483 ± 36 533 ± 19	92 ± 7 68 ± 11
<i>Wilsonema</i>	Б	2	—	12 ± 1 195 ± 33	83 ± 11 124 ± 9	40 ± 5 32 ± 6	72 ± 4 63 ± 3	4 ± 1 27 ± 3	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	4	53 ± 7 39 ± 6	162 ± 24 677 ± 62	490 ± 38 823 ± 75	456 ± 53 626 ± 51	493 ± 67 384 ± 18	471 ± 52 254 ± 21	77 ± 30 94 ± 21
<i>Mononchus</i>	Х	4	—	—	—	212 ± 17 267 ± 48	275 ± 43 302 ± 23	8 ± 1 68 ± 11	—
<i>Tylenchus</i>	Асп	2	56 ± 8 52 ± 9	158 ± 20 458 ± 69	282 ± 37 552 ± 74	612 ± 52 186 ± 34	669 ± 43 376 ± 21	438 ± 26 332 ± 19	247 ± 14 126 ± 16

Пр и м ч а н и е. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями.

Таблица 16

**Динамика численности почвенных нематод
при загрязнении светло-серой лесной почвы сеноманских растворов с концентрацией 200 г/кг**

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers, 1990]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costlenchus</i>	Асп	2	228 ± 35 61 ± 5	1108 ± 159 736 ± 132	1098 ± 97 992 ± 63	431 ± 28 757 ± 69	731 ± 44 678 ± 72	976 ± 53 662 ± 41	201 ± 19 204 ± 11
<i>Letenchus</i>	Асп	2	206 ± 17 128 ± 21	1864 ± 209 1212 ± 222	1017 ± 73 1241 ± 78	446 ± 54 556 ± 43	893 ± 47 534 ± 52	534 ± 31 592 ± 47	97 ± 8 201 ± 18
<i>Filenchus</i>	Асп	2	132 ± 19 92 ± 14	989 ± 69 775 ± 71	763 ± 84 702 ± 44	418 ± 34 384 ± 89	728 ± 69 622 ± 58	521 ± 26 528 ± 24	76 ± 12 413 ± 36
<i>Plectus</i>	Б	2	84 ± 11 68 ± 4	423 ± 28 442 ± 32	154 ± 19 379 ± 25	88 ± 6 68 ± 9	319 ± 37 93 ± 12	134 ± 10 179 ± 15	—
<i>Acrobeloides</i>	Б	2	146 ± 30 67 ± 5	1006 ± 131 1252 ± 168	1546 ± 96 1276 ± 67	486 ± 15 641 ± 26	716 ± 49 642 ± 41	783 ± 37 645 ± 32	276 ± 19 445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	98 ± 6 38 ± 2	452 ± 40 274 ± 34	490 ± 27 315 ± 22	108 ± 17 166 ± 29	198 ± 26 234 ± 33	376 ± 20 448 ± 24	67 ± 4 38 ± 2
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	28 ± 3 36 ± 2	257 ± 9 270 ± 41	131 ± 19 163 ± 35	99 ± 11 52 ± 6	208 ± 32 32 ± 15	112 ± 19 61 ± 7	6 ± 1 12 ± 4
<i>Cephalobus</i>	Б	2	94 ± 22 85 ± 7	1037 ± 88 501 ± 46	749 ± 57 572 ± 61	363 ± 24 256 ± 18	812 ± 41 613 ± 47	812 ± 46 676 ± 52	155 ± 24 344 ± 26
<i>Aphelenchoides</i>	М	2	113 ± 16 66 ± 13	1623 ± 171 965 ± 78	1564 ± 170 992 ± 79	476 ± 29 512 ± 25	1108 ± 97 824 ± 71	934 ± 54 632 ± 33	243 ± 36 332 ± 17

<i>Aphelenchus</i>	М	2	89 ± 9 31 ± 5	904 ± 48 448 ± 39	1289 ± 143 312 ± 46	424 ± 31 652 ± 11	938 ± 54 788 ± 62	378 ± 19 587 ± 28	173 ± 29 212 ± 23
<i>Heteroscephalobus</i>	Б	2	14 ± 3 16 ± 2	114 ± 9 392 ± 51	415 ± 27 362 ± 37	186 ± 26 201 ± 37	275 ± 19 412 ± 43	186 ± 10 534 ± 37	32 ± 4 93 ± 19
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	15 ± 3 15 ± 2	143 ± 32 110 ± 14	46 ± 8 146 ± 9	52 ± 4 412 ± 74	74 ± 5 532 ± 61	97 ± 7 254 ± 17	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	38 ± 8 19 ± 3	306 ± 47 132 ± 13	134 ± 27 278 ± 19	98 ± 10 634 ± 34	99 ± 7 702 ± 23	127 ± 19 412 ± 27	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	94 ± 12 82 ± 11	882 ± 104 651 ± 63	397 ± 21 667 ± 46	68 ± 11 824 ± 69	182 ± 13 836 ± 74	467 ± 27 412 ± 31	164 ± 29 96 ± 5
<i>Cervidellus</i>	Б	2	164 ± 23 94 ± 13	913 ± 81 790 ± 173	916 ± 52 826 ± 72	394 ± 28 418 ± 46	593 ± 34 558 ± 26	372 ± 50 533 ± 19	57 ± 3 68 ± 11
<i>Wilsonema</i>	Б	2	—	67 ± 5 195 ± 33	112 ± 7 124 ± 9	82 ± 13 32 ± 6	67 ± 6 63 ± 3	4 ± 2 27 ± 3	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	4	45 ± 4 39 ± 6	658 ± 71 677 ± 62	679 ± 45 823 ± 75	367 ± 21 626 ± 51	328 ± 22 384 ± 18	386 ± 24 254 ± 21	82 ± 7 84 ± 21
<i>Mononchus</i>	Х	4	—	—	—	194 ± 34 267 ± 48	341 ± 20 302 ± 23	—	—
<i>Tylenchus</i>	Асп	2	127 ± 28 52 ± 9	951 ± 80 458 ± 69	451 ± 29 552 ± 74	371 ± 15 186 ± 34	492 ± 28 376 ± 21	207 ± 14 332 ± 19	243 ± 11 126 ± 16

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями Среднеарифметическая численность нематод: опыт/контроль, экз./100 г почвы.

При увеличении концентрации сеноманских растворов до 100 г/кг, внесенных на поверхность почвы (табл. 15), изменялась динамика численности нематод. К неустойчивым родам можно отнести *Panagrolaimus*, *Heterocephalobus*, *Mesodorylaimus*, *Eudorylaimus*, *Paratylenchus*, численность которых снижалась по сравнению с контрольными значениями в течение сезона вегетации. Необходимо отметить аналогичные изменения сезонной численности у родов *Lelenchus* и *Eucephalobus*. После внесения минерализованных сеноманских растворов на поверхность почвы численность родов находилась ниже уровня контрольных показателей, в июле численность превышала контрольные значения. У родов *Acrobeloides* и *Cervidellus* изменения численности носили волнообразный характер с максимальными значениями в июле. Для родов *Coslenchus* и *Tylenchus* характерна аналогичная динамика численности по сравнению с контрольными участками, с июля численность нематод превышала контрольные значения. Необходимо отметить смену двухвершинного подъема численности, характерного для незагрязненных участков почв, на одновершинный у большинства родов (*Coslenchus*, *Lelenchus*, *Filenchus*, *Chiloplacus*, *Eucephalobus*, *Cephalobus*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Mesodorylaimus*, *Tylenchus*) с максимальными значениями в августе.

При увеличении концентрации сеноманских растворов на поверхности почвы до 200 г/кг (табл. 16) происходила элиминация рода нематод *Criconema*, родов *Plectus*, *Mesodorylaimus* в октябре. Необходимо отметить повышение численности большинства родов нематод в мае.

Рассмотрим влияние сеноманских растворов на эколого-трофические группы почвенных нематод.

Анализ данных, представленных на рис. 19, позволил заметить высокую численность бактериотрофов во всех изучаемых образцах почвы. Для концентраций 50 и 200 г/кг сохранялся двухвершинный подъем сезонной численности нематод. Максимальные значения проявляются в июне, минимальные — в июле. При загрязнении почвы растворами с концентрацией 100 г/кг сохранялся одновершинный подъем численности с максимумом в августе. Для сообществ бактериотрофов в загрязненных участках почвы концентрацией 200 г/кг сеноманских растворов характерно повышение численности в июне и августе. Повышение численности бактериотрофов в засоленных почвах происходило за счет нематод из семейств *Cephalobidae*, *Panagrolaimidae*. Рода нематод *Chiloplacus*, *Acrobeloides*, *Eucephalobus*, *Cephalobus*, *Heterocephalobus*, *Cervidellus* являлись преобладающими в почвах при увеличении концентрации

солей [Савкина, 2010]. Необходимо отметить благоприятное влияние сеноманских растворов с концентрацией 200 г/кг на сообщества бактериотрофов в первые месяцы после внесения солей в почву. Есть сведения о повышении численности рода нематод *Acrobeloides* после внесения в почву антропогенных поллютантов [Jovicic, 1990; Kappers, Manger, 1990; Yeates, Vamforth, 1990; Boag et al., 1997]. Элиминировались три рода неустойчивых к минерализации нематод: *Prismatolaimus*, *Mesorhabditis*, *Acrobeles*.

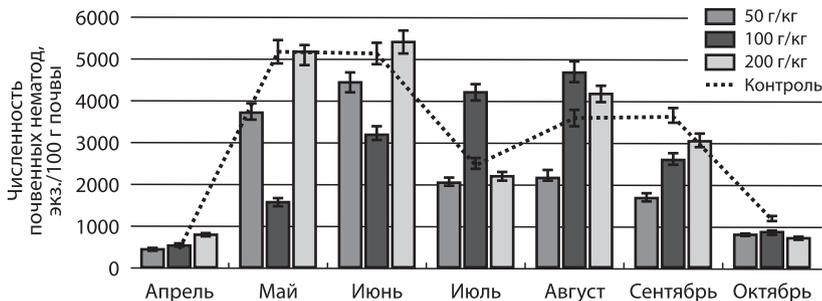


Рис. 19. Сезонная динамика численности нематод-бактериотрофов в светло-серых лесных почвах в зависимости от концентрации сеноманских растворов

При загрязнении минеральными растворами с концентрацией 50 г/кг в начале вегетации изменения численности ассоциированных с растениями нематод не наблюдались (рис. 20). Отклонение от контрольных значений происходило в среднем на 10 %. В июне численность почвенных нематод снижалась на 44 % по сравнению с контрольным участком. В июле и августе их численность восстанавливалась до контрольных значений, в конце вегетации снижалась на 30 %. После внесения на поверхность почвы сеноманских растворов с концентрацией 100 г/кг в апреле численность нематод не изменилась. В течение вегетации наблюдался постепенный подъем до максимальных значений, в августе — до 3521 экз./100 г почвы и последующим снижением. При загрязнении сеноманскими растворами с концентрацией 200 г/кг характерно повышение численности ассоциированных с растением нематод в мае до максимального значения 4912 экз./100 г почвы с восстановлением численности до контрольных значений в сентябре. При различной концентрации сеноманских растворов элиминации ассоциированных с растениями нематод не наблюдалось. Для ассоциированных с растениями нематод характерен динамический тип адаптации сообществ к сеноманским растворам.

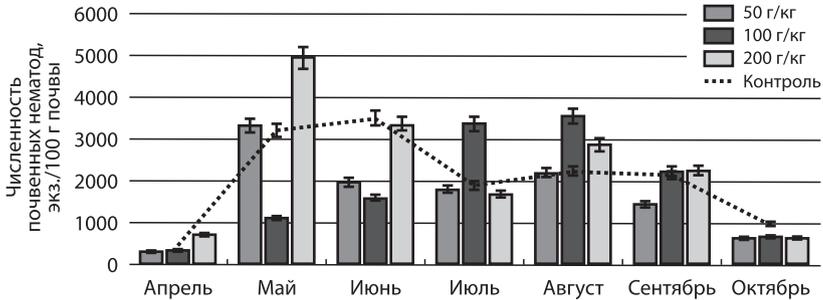


Рис. 20. Сезонная динамика численности нематод, ассоциированных с растениями (*Asp*) в зависимости от концентрации сеноманских растворов

В аналогичных исследованиях наблюдалась устойчивость к поллютантам представителей отряда *Tylenchida*, к которым относятся рода нематод *Coslenchus*, *Lelenchus*, *Filenchus*, *Tylenchus* с низкой проницаемостью кутикулы к загрязнителям [Сушук и др., 2008].

При действии сеноманских растворов характерно колебание численности микотрофов в течение вегетационного периода (рис. 21). После внесения сеноманских растворов с концентрацией 50 г/кг на поверхность почвы в апреле численность микотрофов не изменялась. В июне этот показатель превысил контрольные значения на 20%. После июньского повышения численность микотрофов снижалась. При загрязнении сеноманскими растворами почвы с концентрацией 100 г/кг, сезонная динамика численности микотрофов становилась одновершинной с максимумом 2709 экз./100 г почвы в августе. Изменения сезонной динамики численности нематод микотрофов при загрязнении сеноманскими растворами концентрацией 200 г/кг аналогичны показателям при концентрации 50 г/кг. Высокая численность нематод наблюдалась в мае, июне, а низкая — в августе. В исследованиях других авторов отмечалась устойчивость семейства нематод *Aphelenchidae* в сильно засоленных почвах. Наблюдалось повышение численности рода нематод *Aphelenchus* после внесения в почву антропогенных поллютантов [Jovicic, 1990; Kappers, Manger, 1990; Yeates, Vamforth, 1990; Voag et al., 1997]. Следовательно, повышение минеральных веществ в почве стимулировало развитие грибной флоры, что приводило к повышению численности нематод-микотрофов.

Численность одного рода нематод, который относится к паразитам растений, снижалась с июня. При загрязнении с концентрацией 50 г/кг численность нематод повышалась в мае и снижалась

с июня до октября по сравнению с контрольными значениями. При загрязнении сеноманскими растворами 200 г/кг в мае значения численности нематод превышали контрольные показатели и снижались с июня до сентября. При концентрации минеральных растворов 100 г/кг нематоды паразиты растений находились в угнетенном состоянии, за исключением мая и октября (рис. 22).

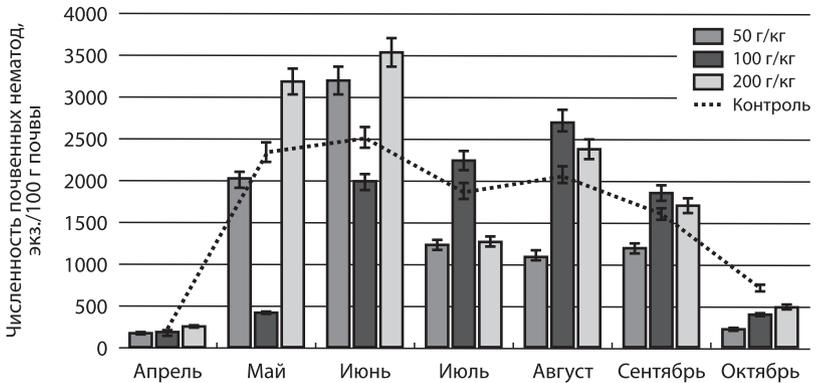


Рис. 21. Сезонная динамика численности нематод-микротрофов в светло-серых лесных почвах в зависимости от концентраций сеноманских растворов

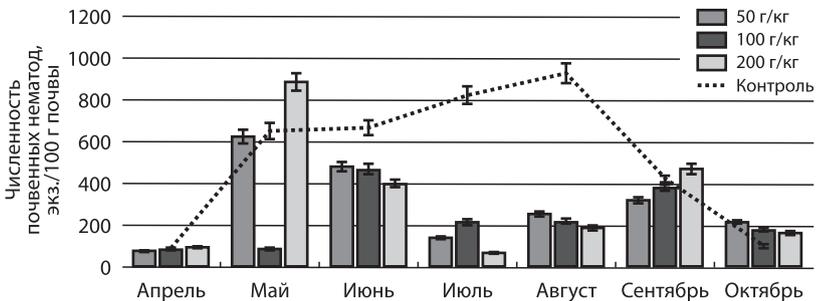


Рис. 22. Сезонная динамика нематод паразитов растений в лесных почвах в зависимости от концентраций сеноманских растворов

Численность нематод-политрофов находилась в угнетенном состоянии, начиная с мая (рис. 23). Происходила последовательная элиминация всех родов. Хищные рода нематод присутствовали с июля по сентябрь с невысокими значениями численности.

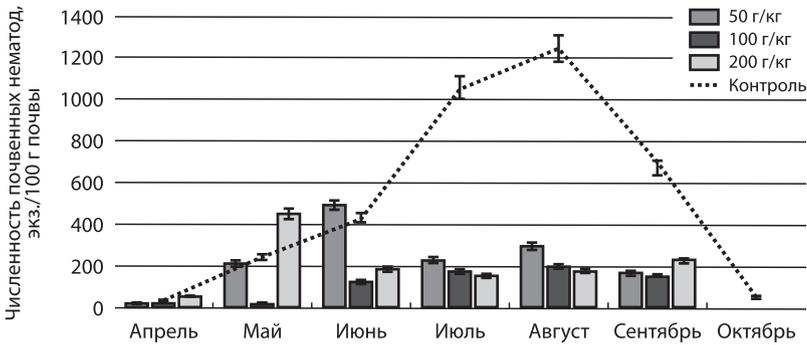


Рис. 23. Сезонная динамика численности нематод-политрофов в светло-серых лесных почвах в зависимости от концентраций сеноманских растворов

Таким образом, на основании проведенных исследований можно считать, что влияние высокоминерализованных сеноманских растворов носило негативный характер, изменяло структуру сообществ почвенных нематод и приводило к элиминации 7 родов нематод. Таксономическая устойчивость почвенных нематод к сеноманским растворам представлена следующей последовательностью: нематоды, ассоциированные с растениями, бактериотрофы, микотрофы, паразиты растений, политрофы и хищники.

Необходимо отметить отсутствие пропорциональной зависимости изменений численности почвенных нематод от концентрации сеноманских растворов. Численность сообществ нематод определялась двумя основными факторами: концентрацией загрязнителя, приводящей к элиминации неустойчивых видов, и интенсивностью заполнения экологической ниши устойчивых к загрязнению видов. Вероятно, концентрация загрязнений 100 г/кг являлась пограничной и стимулировала размножения выживших видов почвенных нематод.

Наблюдались два типа адаптаций сообществ почвенных нематод при нефтезагрязнениях минерализованным сеноманским раствором. Первый — структурный, связанный с изменением структуры сообществ: элиминацией неустойчивых видов, снижением численности одних родов и повышением численности других. Первый тип адаптаций характерен для большинства эколого-трофических групп нематод. Второй тип — динамический, характеризовался сохранением всех родов почвенных нематод, снижением численности в колебательном режиме. Второй тип адаптации сообществ к нефтезагрязнениям наблюдался у нематод, ассоциированных с растениями.

3.3. Хроническое влияние бензина на сообщества почвенных нематод в светло-серых лесных почвах

Фауна беспозвоночных животных деградировала под действием автомобильного бензина. Наблюдалось токсическое влияние бензина на сообщества дождевых червей, что подтверждалось изменениями в трофической структуре и плотности популяций [Карташев, Смолина, 2011]. Внесение бензина на поверхность почвы приводило к снижению общей численности нематод. В исследованиях использовался автомобильный бензин с октановым числом 92, с содержанием свинца не более 0,01 г/дм³, марганца — не более 18 мг/дм³, массовой долей серы — не более 0,05 %, объемной долей бензола — не более 5 %, плотностью при 15 °С от 725 до 780 кг/м³. На опытных площадках использовались концентрации бензина 50, 100 и 200 г/кг.

В первый месяц после загрязнений, общая численность нематод сократилась на 80 % по сравнению с контрольным значением, во второй месяц — на 83 %. Двухвершинный подъем общей численности, характерный для контрольной сезонной динамики сменился одновершинным с максимальными значениями в июле. Плотность популяций в период наблюдений изменялась от 157 экз./100 г почвы до 8067 экз./100 г почвы. В зависимости от периода исследования количество таксонов при загрязнении бензином изменялось от 7 до 16. Таксономическое разнообразие почвенных нематод в загрязненных участках представлено в табл. 17.

Внесение бензина на поверхность почвы приводило к сокращению количества таксонов по сравнению с контрольными участками, где фауна нематод состояла из 25 таксонов. После загрязнения количество таксонов сократилось до 13, в зависимости от периода исследования и концентрации бензина. Доминировали по численности рода *Acrobeloides*, *Chiloplacus*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Panagrolaimus*. Под влиянием загрязнителя из сообщества почвенных нематод элиминировались *Tylenchus*, *Mononchus*, *Clarkus*, *Tylencholaimus*, *Diphtherophora*, *Prismatolaimus*, *Criconema*, *Mesodorylaimus*, *Acrobeles*, *Lelenchus*. В первый месяц после внесения бензина в сообществе нематод представлены две эколого-трофические группы: бактериотрофы семейств Cephalobidae, Panagrolaimidae и микотрофы семейства Aphelenchoididae. В мае наблюдалось восстановление в сообществах нематод, ассоциированные с растениями (семейство Tylenchidae). Род нематод из эколого-трофической группы паразитов растений (*Paratylenchus*) восстановился

в июле. Род нематод *Eudorylaimus*, относящийся к политрофам, восстановился при загрязнении бензином с концентрацией 50 г/кг в июле, с концентрацией 100 г/кг в сентябре. Хищники в фауне нематод не обнаружены.

Таблица 17

**Рода почвенных нематод
при различной концентрации бензина в почве**

Рода почвенных нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers, 1990]	Концентрация внесенного бензина, г/кг			
			0	50	100	200
<i>Coslenchus</i>	Асп	2	+	+	+	+
<i>Lelenchus</i>	Асп	2	+	—	—	—
<i>Filenchus</i>	Асп	2	+	+	+	+
<i>Plectus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Chiloplacus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Acrobeles</i>	Б	2	+	—	—	—
<i>Acrobelloides</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	+	+	+	+
<i>Cephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Aphelenchooides</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Aphelenchus</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Heterocephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	+	—	—	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	+	+	+	—
<i>Criconema</i>	Пр	3	+	—	—	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	+	+	+	+
<i>Cervidellus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Mesorhabditis</i>	Б	1	+	+	+	+
<i>Wilsonema</i>	Б	2	+	+	—	—
<i>Prismatolaimus</i>	Б	3	+	—	—	—
<i>Diphtherophora</i>	М	3	+	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	4	+	—	—	—
<i>Clarkus</i>	Х	4	+	—	—	—
<i>Mononchus</i>	Х	4	+	—	—	—
<i>Tylenchus</i>	Асп	2	+	—	—	—
Всего таксонов			25	15	14	13

Примечание. Асп — нематоды, ассоциированные с растениями, Б — бактериотрофы, М — микотрофы, Пр — паразиты растений, П — политрофы, Х — хищники.

При внесении различных концентраций бензина на поверхность почвы изменялся характер сезонной динамики численности почвенных нематод (рис. 24). Двухвершинный подъем численности нематод сменялся одновершинным. Максимальные значения общей численности при загрязнении бензином наблюдались в июле. В течение периода исследований общая численность почвенных нематод снижалась.

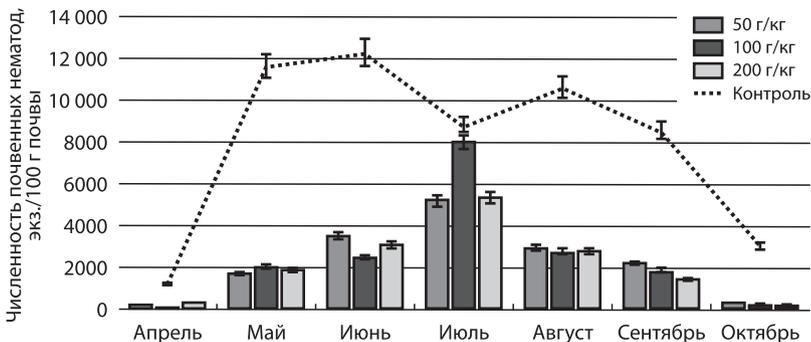


Рис. 24. Среднестатистические значения общей численности почвенных нематод при внесении бензина на поверхность почвы при различных концентрациях

Сравнивая полученные данные, необходимо отметить более выраженное снижение численности при загрязнении бензином, чем нефтью — более чем на 50 %. Рассмотрим изменения численности почвенных нематод при различных концентрациях бензина.

Анализ данных, представленных в табл. 18, позволяет сделать вывод о негативном влиянии автомобильного бензина на сообщества нематод всех трофических групп. К устойчивым родам при загрязнении бензином с концентрацией 50 г/кг отнесены *Cervidellus*, *Aphelenchus*, *Aphelenchoides*, *Cephalobus*, *Panagrolaimus*, *Acrobeloides*, *Chiloplacus*. Рода нематод *Filenchus*, *Eucephalobus* восстанавливались в сообществах ко второму месяцу исследований с численностью меньшей, чем на контрольных участках на 90 и 76 % соответственно. Почвенные нематоды *Paratylenchus*, *Eudorylaimus*, *Heterocephalobus*, *Plectus*, *Coslenchus* восстановились в сообществах к июлю в загрязненных почвах при концентрации бензина 50 г/кг. Необходимо отметить род нематод *Mesorhabditis*, который на контрольных участках элиминировался с июля, при загрязнении бензином 50 г/кг выживал в сообществах. Рода *Tylenchus*, *Mononchus*, *Clarkus*, *Tylencholaimus*, *Diphtherophora*, *Prismatolaimus*, *Criconema*, *Mesodorylaimus*,

Таблица 18

Численность почвенных нематод (О/К)
при загрязнении поверхности светло-серой лесной почвы
бензином с концентрацией 50 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers, 1990]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costlenchus</i>	Асп	2	—	—	—	212 ± 14 757 ± 69	96 ± 12 678 ± 72	129 ± 24 662 ± 41	—
<i>Filenchus</i>	Асп	2	—	71 ± 9 775 ± 71	214 ± 17 702 ± 44	416 ± 36 384 ± 89	128 ± 16 622 ± 58	237 ± 31 528 ± 24	—
<i>Plectus</i>	Б	2	—	—	—	49 ± 3 68 ± 9	18 ± 4 93 ± 12	68 ± 3 179 ± 15	—
<i>Chitoplacus</i>	Б	2	16 ± 4 132 ± 19	221 ± 31 689 ± 26	492 ± 38 834 ± 52	647 ± 52 653 ± 35	176 ± 14 898 ± 46	154 ± 18 434 ± 25	36 ± 8 141 ± 17
<i>Acrobelloides</i>	Б	2	54 ± 6 67 ± 5	386 ± 19 1252 ± 168	612 ± 51 1276 ± 67	693 ± 58 641 ± 26	457 ± 38 642 ± 41	276 ± 14 645 ± 32	74 ± 11 445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	26 ± 3 38 ± 2	94 ± 8 274 ± 34	246 ± 31 315 ± 22	284 ± 20 166 ± 29	128 ± 19 234 ± 33	142 ± 7 448 ± 24	45 ± 3 38 ± 2
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	—	64 ± 5 270 ± 41	154 ± 19 163 ± 35	129 ± 14 52 ± 6	161 ± 22 32 ± 15	84 ± 9 61 ± 7	—

<i>Sephalobus</i>	Б	2	18 ± 3 85 ± 7	258 ± 29 501 ± 46	445 ± 36 572 ± 61	639 ± 57 256 ± 18	426 ± 53 613 ± 47	194 ± 14 676 ± 52	21 ± 1 344 ± 26
<i>Aphelenchoides</i>	М	2	24 ± 3 66 ± 13	214 ± 16 965 ± 78	571 ± 67 992 ± 79	772 ± 84 512 ± 25	319 ± 44 824 ± 71	209 ± 17 632 ± 33	36 ± 8 332 ± 17
<i>Aphelenchus</i>	М	2	14 ± 3 31 ± 5	187 ± 23 448 ± 39	435 ± 28 312 ± 46	513 ± 43 652 ± 11	172 ± 21 788 ± 62	173 ± 9 587 ± 28	28 ± 4 212 ± 23
<i>Heterosephalobus</i>	Б	2	—	—	—	88 ± 7 201 ± 37	76 ± 11 412 ± 43	67 ± 5 534 ± 7	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	—	—	—	54 ± 6 634 ± 34	68 ± 6 702 ± 23	54 ± 3 412 ± 27	—
<i>Cervidellus</i>	Б	2	23 ± 6 94 ± 13	176 ± 14 790 ± 173	329 ± 17 826 ± 72	464 ± 32 418 ± 46	241 ± 18 558 ± 26	163 ± 11 533 ± 19	38 ± 8 68 ± 11
<i>Mesorhabditis</i>	Б	1	—	—	—	103 ± 8 0	98 ± 16 0	62 ± 7 0	—
<i>Wilsonema</i>	Б	2	—	—	—	—	38 ± 4 63 ± 3	26 ± 5 27 ± 3	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр) и нематоды ассоциированные с растениями (Аср). Среднеарифметическая численность нематод: опыт/контроль, (О/К), число особей в 100 г почвы.

Таблица 19

Сезонная динамика почвенных нематод (О/К)
при загрязнении светло-серой лесной почвы бензином с концентрацией 100 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers 1990]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costencherus</i>	Асп	2	—	—	—	567 ± 47 757 ± 69	236 ± 15 678 ± 72	98 ± 11 662 ± 41	—
<i>Filenchus</i>	Асп	2	—	94 ± 13 775 ± 71	95 ± 8 702 ± 44	637 ± 41 384 ± 89	273 ± 23 622 ± 58	196 ± 8 528 ± 24	—
<i>Plectus</i>	Б	2	—	—	—	—	—	54 ± 10 179 ± 15	—
<i>Chitoplacus</i>	Б	2	32 ± 6 132 ± 19	341 ± 29 689 ± 26	342 ± 28 834 ± 52	896 ± 101 653 ± 35	206 ± 11 898 ± 46	171 ± 9 434 ± 25	31 ± 2 141 ± 17
<i>Acroboloides</i>	Б	2	68 ± 4 67 ± 5	455 ± 37 1252 ± 168	386 ± 26 1276 ± 67	961 ± 77 641 ± 26	108 ± 16 642 ± 41	257 ± 23 645 ± 32	68 ± 9 445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	14 ± 2 38 ± 2	98 ± 12 274 ± 34	216 ± 34 315 ± 22	586 ± 42 166 ± 29	176 ± 29 234 ± 33	157 ± 15 448 ± 24	21 ± 3 38 ± 2
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	—	91 ± 7 270 ± 41	89 ± 7 163 ± 35	267 ± 17 52 ± 6	123 ± 8 32 ± 15	62 ± 3 61 ± 7	—

<i>Sephalobus</i>	Б	2	16 ± 1 85 ± 7	272 ± 24 501 ± 46	268 ± 32 572 ± 61	631 ± 46 256 ± 18	397 ± 52 613 ± 47	216 ± 18 676 ± 52	44 ± 6 344 ± 26
<i>Aphelenchoides</i>	М	2	22 ± 4 66 ± 13	301 ± 37 965 ± 78	454 ± 39 992 ± 79	993 ± 114 512 ± 25	376 ± 27 824 ± 71	176 ± 25 632 ± 33	28 ± 2 332 ± 17
<i>Aphelenchus</i>	М	2	28 ± 6 31 ± 5	275 ± 17 448 ± 39	361 ± 21 312 ± 46	894 ± 67 652 ± 11	204 ± 14 788 ± 62	148 ± 8 587 ± 28	—
<i>Heteroscephalobus</i>	Б	2	—	—	—	323 ± 24 201 ± 37	91 ± 3 412 ± 43	52 ± 2 534 ± 37	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	—	—	—	—	—	38 ± 4 412 ± 27	—
<i>Paratylenus</i>	Пр	2	—	—	—	349 ± 27 824 ± 69	174 ± 10 836 ± 74	87 ± 6 412 ± 31	—
<i>Cervidellus</i>	Б	2	39 ± 3 94 ± 13	83 ± 5 790 ± 173	219 ± 26 826 ± 72	579 ± 39 418 ± 46	194 ± 31 558 ± 26	101 ± 9 533 ± 19	12 ± 4 68 ± 11
<i>Mesorhabditis</i>	Б	1	—	—	—	384 ± 21 0	176 ± 22 0	19 ± 4 0	—

Примечание. Бактериографы (Б), микрографы (М), полиграфы (П), хищники (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Аср). Среднеарифметическая численность нематод: опыт/контроль, число особей в 100 г почвы.

Acrobeles, *Lelenchus*, неустойчивые к загрязнению бензином элиминировались. Присутствующие рода нематод в загрязненных бензином почвах, характеризовались значениями по шкале Бонгера в пределах 1 и 2, что указывало на перестройку сообществ к более устойчивым пределами адаптации.

Необходимо отметить высокую адаптивную способность нематод *Filenchus*, *Acrobeloides*, *Panagrolaimus*, *Eucephalobus*, *Cephalobus*, *Aphelenchoides*, которые в условиях сниженной конкуренции и благоприятных условий в июле превысили по численности контрольные значения.

При увеличении концентрации бензина до 100 г/кг (табл. 19), элиминировался род *Wilsonema*. При повышении концентрации бензина необходимо отметить увеличение периода восстановления родов *Eudorylaimus*, *Plectus* в сообществах, присутствие которых в загрязненной почве отмечено в сентябре. При концентрации 100 г/кг бензина нематоды *Paratylenchus*, *Heterocephalobus*, *Coslenchus* восстанавливались в сообществах, как и при загрязнении 50 г/кг в июле, но с более высокой численностью порядка 70 %. Аналогичная картина прослеживалась и для рода нематод *Mesorhabditis*. При этом наблюдалась высокая численность нематод всех представленных родов в июле, превышающая контрольные значения, за исключением *Paratylenchus*, *Heterocephalobus*, *Coslenchus*.

При увеличении концентрации бензина, вносимого на поверхность почвы, до 200 г/кг (табл. 20), дополнительно элиминирует род нематод *Eudorylaimus*. Наиболее устойчивыми к загрязнению большой концентрации бензина оказались *Cervidellus*, *Aphelenchoides*, *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Chiloplacus*, *Eucephalobus*, численность которых в июле превышала контрольные показатели в сообществах. Адаптивная перестройка сообществ нематод, приводящая к повышению численности характерна для группы бактериотрофов (рис. 25).

Необходимо отметить, что эколого-трофические группы нематод характеризуются дифференцированной устойчивостью к бензиновому загрязнению.

Доминирующая эколого-трофическая группа почвенных нематод представлена бактериотрофами. Анализ данных, представленных на рис. 25, позволяет отметить изменения в динамике численности бактериотрофов при загрязнении бензином с концентрациями 50, 100 и 200 г/кг. Наблюдался одновершинный сезонный подъем численности бактериотрофов с максимальными значениями в июле.

Наиболее устойчивыми родами к загрязнению бензином являются *Cervidellus*, *Aphelenchoides*, *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Chiloplacus*,

Eucephalobus, численность которых в июле превышала контрольные показатели.

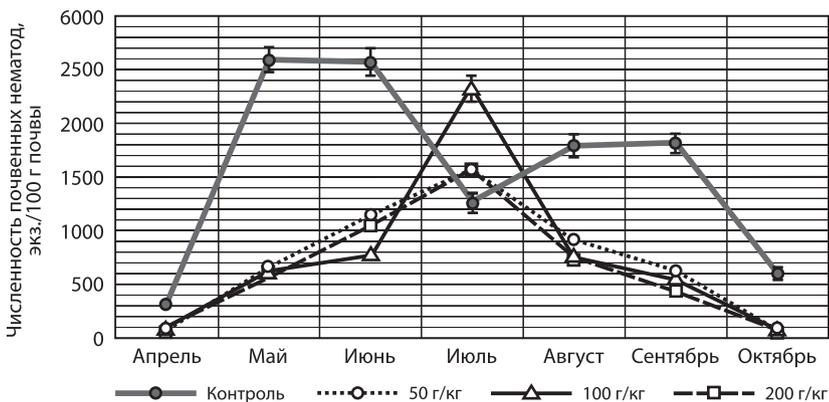


Рис. 25. Сезонная динамика численности нематод-бактериотрофов в светло-серых лесных почвах в зависимости от концентрации внесенного бензина

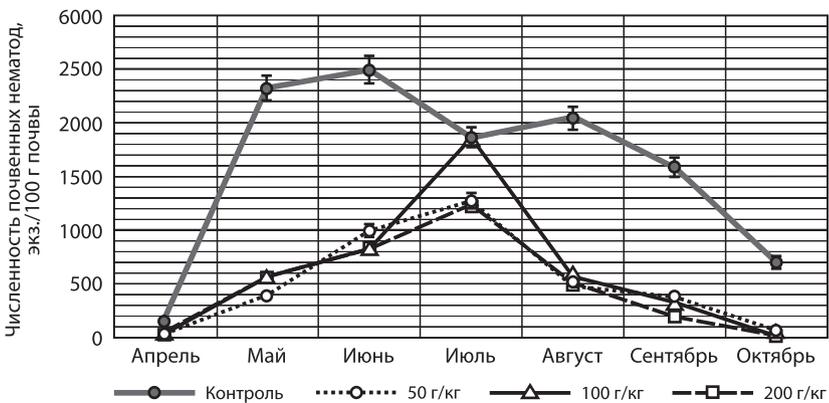


Рис. 26. Сезонная динамика численности нематод-микротрофов в светло-серых лесных почвах в зависимости от концентрации бензина

При бензиновом загрязнении почвы для микротрофов характерно значительное снижение численности с одновыпуклым подъемом в июле (рис. 26). Эти представители нематод по численности занимают второе место после бактериотрофов. В июле их повышенная численность находилась в противофазе к сезонным снижениям показателей контрольной группы. Следовательно, адаптивное

Таблица 20

Сезонная динамика почвенных нематод
при загрязнении светло-серой лесной почвы бензином с концентрацией 200 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по с-р-шкале [Bongers 1990]	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Costencherus</i>	Асп	2	—	—	—	346 ± 28 757 ± 69	175 ± 23 678 ± 72	86 ± 4 662 ± 41	—
<i>Filenchus</i>	Асп	2	—	92 ± 7 775 ± 71	119 ± 14 702 ± 44	316 ± 21 384 ± 89	253 ± 34 622 ± 58	218 ± 26 528 ± 24	—
<i>Plectus</i>	Б	2	—	—	—	—	—	39 ± 12 179 ± 15	—
<i>Chiloplacus</i>	Б	2	25 ± 3 132 ± 19	198 ± 14 689 ± 26	361 ± 24 834 ± 52	714 ± 46 653 ± 35	149 ± 12 898 ± 46	168 ± 14 434 ± 25	27 ± 4 141 ± 17
<i>Acrobeloides</i>	Б	2	84 ± 6 67 ± 5	423 ± 35 1252 ± 168	578 ± 44 1276 ± 67	867 ± 62 641 ± 26	276 ± 20 642 ± 41	264 ± 8 645 ± 32	62 ± 9 445 ± 39
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	22 ± 7 38 ± 2	124 ± 8 274 ± 34	314 ± 20 315 ± 22	119 ± 7 166 ± 29	184 ± 24 234 ± 33	104 ± 7 448 ± 24	16 ± 3 38 ± 2
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	—	61 ± 5 270 ± 41	94 ± 11 163 ± 35	146 ± 21 52 ± 6	116 ± 7 32 ± 15	38 ± 2 61 ± 7	—

<i>Sephalobus</i>	Б	2	36 ± 4 85 ± 7	231 ± 19 501 ± 46	405 ± 29 572 ± 61	417 ± 32 256 ± 18	405 ± 34 613 ± 47	127 ± 10 676 ± 52	36 ± 3 344 ± 26
<i>Aphelenchus</i>	М	2	18 ± 3 31 ± 5	286 ± 31 448 ± 39	189 ± 14 312 ± 46	437 ± 24 652 ± 11	193 ± 9 788 ± 62	56 ± 5 587 ± 28	—
<i>Heterosephalobus</i>	Б	2	—	—	—	213 ± 9 201 ± 37	88 ± 5 412 ± 43	36 ± 7 534 ± 37	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	—	—	—	217 ± 13 824 ± 69	234 ± 16 836 ± 74	32 ± 2 412 ± 31	—
<i>Cervidellus</i>	Б	2	43 ± 5 94 ± 13	147 ± 13 790 ± 173	346 ± 30 826 ± 72	421 ± 39 418 ± 46	209 ± 13 558 ± 26	96 ± 17 533 ± 19	—
<i>Mesorhabditis</i>	Б	1	—	—	—	293 ± 44 0	81 ± 6 0	—	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Аср). Среднеарифметическая численность нематод: опыт/контроль (О/К), число особей в 100 г почвы.

повышение численности нематод микотрофов и бактериотрофов связано с элиминацией неустойчивых к бензину видов и снижением конкуренции. Анализ динамик сезонной численности нематод, ассоциированных с растениями, позволил заметить их появление в мае. Произошла перестройка эколого-трофических групп в сообществах нематод.

При внесении бензина на поверхность почвы в качестве субдоминантов можно рассматривать микотрофов. Ассоциированные с растениями нематоды являлись субдоминантами на контрольных участках. Численность субдоминантных групп нематод снижалась под влиянием бензина.

Наиболее чувствительны к загрязнению бензином политрофы, паразиты растений и хищники. Паразиты растений присутствовали в загрязненных пробах почвы, начиная с июля, что, возможно, связано с испарением бензина с поверхности почвы. Хищники на загрязненных бензином почвах не встречались.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно считать, что токсическое негативное влияние бензина в диапазоне концентраций 50—200 г/кг почвы не зависело от уровня загрязнений. Наиболее выражено оно проявлялось в первые два месяца загрязнений. Бензиновое загрязнение изменяло сезонную динамику общей и эколого-трофической численности почвенных нематод и формировало одновершинный тип сезонной динамики. Этот вид загрязнений приводил к развитию структурного типа адаптаций во всех эколого-трофических группах сообществ почвенных нематод: сокращалось видовое разнообразие с 26 до 7 родов, значительно снижалась численность, происходили изменения в структуре сообществ. Наблюдалось перераспределение в субдоминантной группе почвенных нематод: ассоциированные с растениями нематоды вытеснялись микотрофами.

В зависимости от устойчивости к бензиновым загрязнениям выявлен ряд бензиноустойчивых родов: бактериотрофы, микотрофы, нематоды, ассоциированные с растениями, паразиты растений, политрофы, хищники.

Установлен структурный тип адаптаций сообществ почвенных нематод к токсическому влиянию бензина: элиминация неустойчивых к бензину видов, снижение сезонной численности выживших видов и повышение численности бактериотрофов и микотрофов в июле. Адаптивное повышение численности нематод микотрофов, как и бактериотрофов, связано с элиминацией неустойчивых к бензину видов и снижением конкуренции.

Исследования краткосрочных адаптаций сообществ нематод

Сообщества нематод относятся к группам особей с относительно небольшими жизненными циклами. Структура сообществ мобильна, адаптации к условиям среды осуществляется при изменении численности видов нематод. Длительность и направленность периодов начальной адаптации сообществ к загрязнениям определяла особенности их приспособляемости к воздействиям различного типа. Методически исследования начальных этапов развития адаптации сообществ нематод целесообразно проводить в контролируемых лабораторных условиях.

4.1. Адаптации почвенных нематод к нефтезагрязнениям

Для исследования особенностей начального этапа адаптивных реакций сообществ почвенных нематод к нефтезагрязнениям проводились опыты в контролируемых лабораторных условиях. Лабораторные наблюдения проходили в течение 27 суток. Использовались два типа грунтов: светло-серые лесные почвы и универсальный питательный грунт для выращивания рассады и цветочных растений. Питательный грунт содержал специальные препараты, обеспечивающий биологическую защиту растениям от различных вредителей, в том числе и нематод. В контрольных кюветах с питательным грунтом обнаружено 3 рода почвенных нематод. В природных, светло-серых лесных почвах, используемых для лабораторного эксперимента, в незагрязненных кюветах встречались 20 родов. Под влиянием сырой нефти происходили

изменения в плотности популяции нематод в трофической структуре. Видовое разнообразие почвенных нематод при различных концентрациях нефти представлено в табл. 21.

Таблица 21

**Рода почвенных нематод при внесении
различных концентраций нефти в лабораторных условиях**

Рода почвенных нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Значение по <i>c-p</i> -шкале [Bongers 1990]	Концентрация внесенной нефти, г/кг			
			0	50	100	200
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	+	+	+	+
<i>Mesorhabditis</i>	Б	1	+	–	–	–
<i>Plectus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Chiloplacus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Cervidellus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Cephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Acrobeles</i>	Б	2	+	–	–	–
<i>Acrobelloides</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	+	–	–	–
<i>Heterocephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Wilsonema</i>	Б	2	+	–	–	–
<i>Aphelenchooides</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Aphelenchus</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	+	+	+	+
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	+	–	–	–
<i>Coslenchus</i>	Асп	2	+	+	+	+
<i>Filenchus</i>	Асп	2	+	+	+	+
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	+	+	+	+
Всего			18	13	13	13

Примечание. Асп — нематоды, ассоциированные с растениями, Б — бактериотрофы, М — микотрофы, Пр — паразиты растений, П — политрофы, Х — хищники. Значение таксона по *c-p*-шкале Бонгерса.

Анализ данных, представленных в табл. 21, позволяет считать, что почвенные нематоды *Mesodorylaimus*, *Diphtherophora*, *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis* элиминировались при действии нефти. В кюветах с незагрязненной лесной почвой преобладающей эколого-трофической группой были бактериотрофы. В зависимости от длительности влияния нефти бактериофаги присутствовали в сообществе от 53 до 62 %. После внесения нефти в почву доминирующая трофическая группа почвенных нематод не изменилась. После элиминации четырех родов нематод-бактериотрофов, численность оставшихся в сообществах бактериотрофов повысилась. В зависимости от концентрации внесенной нефти и длительности воздействий численность бактериотрофов в сообществах изменялась от 42 до 62 %. Составлен трофический ряд устойчивости нематод к нефтезагрязнениям: нематоды, ассоциированные с растениями, паразиты растений, микотрофы, бактериотрофы, политрофы, хищники.

Значения общей численности нематод за период исследования в зависимости от концентрации нефти изменялись в диапазонах от 912 до 4968 экз./100 г почвы. Количество таксонов уменьшилось до 10 в зависимости от концентрации нефти.

Анализ данных, представленных на рис. 27, позволяет считать, что общая численность почвенных нематод в контрольных условиях изменяется незначительно, что объясняется постоянством внешних условий. Температурный режим и степень увлажненности поддерживались на постоянном уровне.

При внесении сырой нефти в кюветы общая численность почвенных нематод снизилась на 50 % в зависимости от концентрации внесенной нефти. При загрязнении нефтью с концентрациями 100 и 200 г/кг общая численность нематод снизилась на 78 и 72 % соответственно. Влияние нефти с концентрацией 50 г/кг оказывалось менее выраженным. На 13-е сутки после внесения нефти с концентрацией 50 г/кг общая численность нематод превышала контрольные значения на 7 %, что свидетельствует о развитии углеводородоокисляющих бактерий. Общая численность нематод в экспериментальных кюветах с концентрациями 100 и 200 г/кг снижалась, поскольку сырая нефть может приводить к снижению аэрации почвы за счет нефтяной пленки на поверхности почвы [Ежелев, 2015].

Анализ данных, представленных в табл. 22, позволяет считать, что происходила элиминация родов *Mesodorylaimus*, *Diphtherophora*, *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis*. Аналогичные результаты получены при изучении влияния нефти на сообщества

нематод в естественных условиях. Следовательно, вымирание неустойчивых к нефтезагрязнениям нематод проходило в течение первых четырех суток. Элиминировались рода бактериотрофов, миеотрофов и политрофов. Устойчивые к нефти группы ассоциированных с растениями нематод активно размножались на восьмой день. Нематоды *Coslenchus*, *Filenchus*, *Paratylenchus* к 13-м суткам повышали численность бактериотрофов *Panagrolaimus*, *Plectus*, *Chiloplacus*, *Cervidellus*, *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Tylencholaimus*, *Eudorylaimus* с последующим снижением.

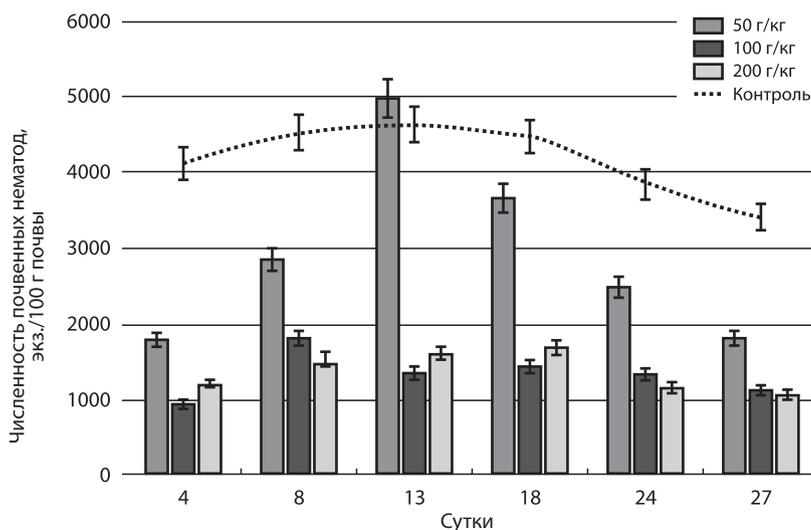


Рис. 27. Динамика общей численности почвенных нематод в зависимости от концентрации внесенной нефти

Изменения численности нематод, составляющих основу сообществ, аналогичны результатам опытов с садовым грунтом [Заялетдинова, Калашникова, Карташев 2016]. Сравнивая с данными, полученными в естественных условиях, необходимо отметить более выраженное снижение численности нематод в лабораторных условиях. Вероятно повышение токсичности нефти и нефтепродуктов в лабораторных кюветах объясняется условиями пространственной ограниченности.

При увеличении концентрации нефти до 100 г/кг (табл. 23) элиминируют *Mesorhabditis*, *Mesodorylaimus*, *Diphtherophora*, *Wilsonema*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis*, *Eucephalobus*. Нематоды *Cervidellus*, *Heterocephalobus* элиминируют после внесения нефти и восстанавливаются в сообществах только с 18-х суток. Рода нематод *Eudorylaimus*

и *Plectus* обнаружены в сообществах с 8-х суток исследования. Численность всех родов нематод за период исследования находилась ниже контрольных значений. Следовательно, концентрация нефти в почве, равная 100 г/кг, оказывает токсическое влияние на сообщества нематод, несмотря на стимулирующее влияние на размножение бактерий.

При увеличении концентрации нефти до 200 г/кг (табл. 24) повышалась токсичность загрязнений, что проявлялось в элиминации нустойчивых родов нематод и увеличении периодов восстановления родов *Cervidellus*, *Heterocephalobus*, *Eudorylaimus* и *Plectus* в сообществах. Общая численность нематод за весь период исследования составляла 1700 экз./100 г почвы и не превышала контрольных значений.

Рассмотрим адаптации к нефтезагрязнениям различных эколого-трофических групп нематод.

В исследуемых почвах основу сообществ почвенных нематод составляли бактериотрофы. В зависимости от концентрации нефти, количество родов бактериотрофов изменялось от 4 до 7 (рис. 28). Наиболее выраженные изменения численности бактериотрофов наблюдались при загрязнении почвы нефтью концентрацией 50 г/кг и характеризовались подъемом численности на 13-е и 18-е сутки, что, вероятно, связано с размножением углеводородоокисляющих бактерий [Александров, 2010; Хомякова и др., 2002]. При загрязнении сырой нефтью концентрациями 100 и 200 г/кг численность бактериотрофов значительно снижалась в результате токсического влияния компонентов нефти.

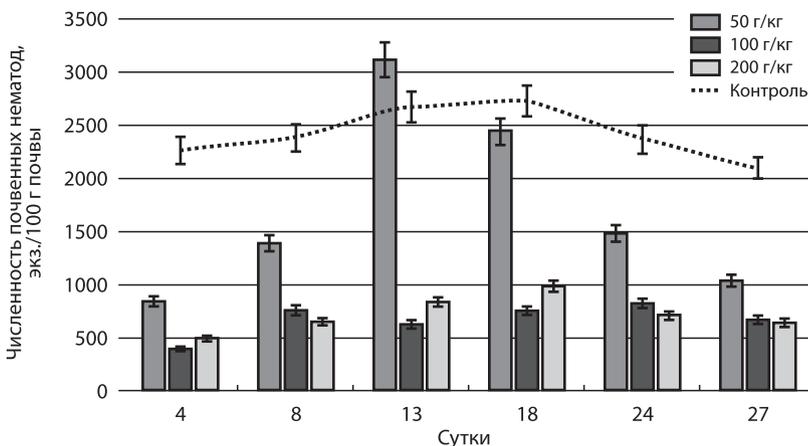


Рис. 28. Динамика численности нематод-бактериотрофов при загрязнении нефтью почв в лабораторных условиях

Таблица 22

Динамика численности почвенных нематод (О/К) в лабораторных условиях при загрязнении почвы нефтью с концентрацией 50 г/кг

Рода нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки							
		4	8	13	18	24	27		
<i>Panagrolaimus</i>	Б	197 ± 21 335 ± 24	247 ± 29 302 ± 18	458 ± 46 367 ± 31	341 ± 19 384 ± 22	174 ± 15 202 ± 12	173 ± 18 298 ± 14		
<i>Mesorhabditis</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Plectus</i>	Б	98 ± 11 218 ± 19	183 ± 16 254 ± 27	477 ± 42 279 ± 31	412 ± 23 371 ± 29	278 ± 17 326 ± 33	144 ± 9 298 ± 16		
<i>Chitoplacus</i>	Б	112 ± 13 424 ± 37	221 ± 24 435 ± 51	561 ± 49 432 ± 38	428 ± 34 392 ± 27	315 ± 16 368 ± 20	93 ± 4 274 ± 18		
<i>Cervidellus</i>	Б	—	38 ± 4 281 ± 18	382 ± 32 314 ± 27	376 ± 30 286 ± 18	109 ± 8 237 ± 31	73 ± 4 221 ± 14		
<i>Cephalobus</i>	Б	276 ± 17 412 ± 25	343 ± 37 437 ± 58	572 ± 54 463 ± 41	442 ± 25 431 ± 29	242 ± 12 395 ± 23	176 ± 21 314 ± 17		
<i>Acrobeles</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Acroboloides</i>	Б	104 ± 7 248 ± 23	255 ± 21 324 ± 34	295 ± 46 408 ± 41	346 ± 22 392 ± 31	262 ± 17 347 ± 24	291 ± 15 407 ± 21		
<i>Eucephalobus</i>	Б	—	—	—	—	—	—		

<i>Heterocephalobus</i>	Б	58 ± 7 71 ± 6	96 ± 7 102 ± 13	162 ± 19 94 ± 8	92 ± 6 153 ± 9	104 ± 7 128 ± 12	84 ± 6 67 ± 4
<i>Wilsonema</i>	Б	—	—	—	—	—	—
<i>Aphelenchoides</i>	М	168 ± 17 422 ± 39	254 ± 27 473 ± 44	416 ± 39 441 ± 56	345 ± 19 397 ± 26	372 ± 21 426 ± 33	128 ± 14 318 ± 19
<i>Aphelenchus</i>	М	94 ± 8 167 ± 11	127 ± 13 213 ± 19	305 ± 24 283 ± 27	193 ± 10 265 ± 13	146 ± 16 217 ± 17	127 ± 7 229 ± 10
<i>Diphtherophora</i>	М	—	—	—	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	212 ± 14 314 ± 36	307 ± 26 441 ± 47	437 ± 46 397 ± 31	219 ± 14 466 ± 27	216 ± 10 347 ± 24	243 ± 27 294 ± 14
<i>Eudorylaimus</i>	П	64 ± 8 136 ± 19	68 ± 11 208 ± 23	176 ± 13 269 ± 19	128 ± 12 183 ± 24	68 ± 2 115 ± 9	79 ± 6 87 ± 4
<i>Mesodorylaimus</i>	П	—	—	—	—	—	—
<i>Coslenchus</i>	Асп	114 ± 21 263 ± 29	236 ± 24 228 ± 16	207 ± 14 142 ± 9	148 ± 11 127 ± 17	64 ± 6 80 ± 7	81 ± 7 119 ± 5
<i>Filenchus</i>	Асп	109 ± 12 278 ± 34	273 ± 16 304 ± 28	226 ± 21 173 ± 8	113 ± 5 124 ± 9	83 ± 4 102 ± 6	64 ± 3 75 ± 7
<i>Paratylenchus</i>	Пр	156 ± 12 179 ± 20	184 ± 17 132 ± 14	94 ± 6 97 ± 11	67 ± 4 83 ± 6	42 ± 2 66 ± 4	33 ± 1 48 ± 5

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (АСР) Среднеарифметическая численность нематод: опыт/контроль (О/К), число особей в 100 г почвы.

Таблица 23

Динамика численности почвенных нематод (О/К) в лабораторных условиях при загрязнении почвы нефтью с концентрацией 100 г/кг

Рода почвенных нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки							
		4	8	13	18	24	27		
<i>Panagrolaimus</i>	Б	67 ± 4 335 ± 24	173 ± 21 302 ± 18	127 ± 8 367 ± 31	162 ± 9 384 ± 22	145 ± 19 202 ± 12	123 ± 7 298 ± 14		
<i>Mesorhabditis</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Plectus</i>	Б	—	31 ± 2 254 ± 27	68 ± 4 279 ± 31	96 ± 10 371 ± 29	94 ± 5 326 ± 33	87 ± 3 298 ± 16		
<i>Chiloplacus</i>	Б	94 ± 10 424 ± 37	136 ± 13 435 ± 51	72 ± 11 432 ± 38	88 ± 4 392 ± 27	113 ± 7 368 ± 20	91 ± 9 274 ± 18		
<i>Cervidellus</i>	Б	—	—	—	35 ± 7 286 ± 18	62 ± 3 237 ± 31	34 ± 2 221 ± 14		
<i>Cephalobus</i>	Б	163 ± 9 412 ± 25	485 ± 14 437 ± 58	214 ± 17 463 ± 41	188 ± 21 431 ± 29	155 ± 8 395 ± 23	126 ± 12 314 ± 17		
<i>Acrobeles</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Acrobelloides</i>	Б	74 ± 7 248 ± 23	140 ± 17 324 ± 34	151 ± 9 408 ± 41	163 ± 11 392 ± 31	208 ± 26 347 ± 24	178 ± 6 407 ± 21		
<i>Eucephalobus</i>	Б	—	—	—	—	—	—		

Таблица 24

Динамика численности почвенных нематод (О/К) в лабораторных условиях при загрязнении почвы нефтью с концентрацией 200 г/кг

Рода почвенных нематод	Эколого-профические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки							
		4	8	13	18	24	27		
<i>Panagrolaimus</i>	Б	46 ± 2 335 ± 24	66 ± 7 302 ± 18	70 ± 4 367 ± 31	99 ± 6 384 ± 22	67 ± 9 202 ± 12	67 ± 4 298 ± 14		
<i>Mesorhabditis</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Plectus</i>	Б	—	—	32 ± 4 279 ± 31	44 ± 3 371 ± 29	52 ± 4 326 ± 33	68 ± 6 298 ± 16		
<i>Chiloplacus</i>	Б	107 ± 9 424 ± 37	142 ± 16 435 ± 51	207 ± 25 432 ± 38	247 ± 34 392 ± 27	184 ± 23 368 ± 20	73 ± 4 274 ± 18		
<i>Cervidellus</i>	Б	—	—	—	—	34 ± 7 237 ± 31	42 ± 4 221 ± 14		
<i>Cephalobus</i>	Б	205 ± 14 412 ± 25	277 ± 23 437 ± 58	331 ± 37 463 ± 41	374 ± 44 431 ± 29	209 ± 14 395 ± 23	195 ± 21 314 ± 17		
<i>Acrobeles</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Acrobelloides</i>	Б	139 ± 10 248 ± 23	172 ± 7 324 ± 34	195 ± 22 408 ± 41	227 ± 28 392 ± 31	143 ± 17 347 ± 24	167 ± 9 407 ± 21		
<i>Eucephalobus</i>	Б	—	—	—	—	—	—		

<i>Heterocephalobus</i>	Б	—	—	—	—	—	—	—	28 ± 3 128 ± 12	37 ± 6 67 ± 4
<i>Aphelenchoides</i>	М	172 ± 24 422 ± 39	198 ± 15 473 ± 44	204 ± 30 441 ± 56	251 ± 29 397 ± 26	167 ± 13 426 ± 33	154 ± 7 318 ± 19	—	—	—
<i>Aphelenchus</i>	М	53 ± 6 167 ± 11	64 ± 7 213 ± 19	56 ± 3 283 ± 27	71 ± 6 265 ± 13	41 ± 9 217 ± 17	39 ± 5 229 ± 10	—	—	—
<i>Diphtherophora</i>	М	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	112 ± 7 314 ± 36	97 ± 9 441 ± 47	114 ± 8 397 ± 31	94 ± 7 466 ± 27	85 ± 4 347 ± 24	78 ± 11 294 ± 14	—	—	—
<i>Eudorylaimus</i>	П	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mesodorylaimus</i>	П	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coslenchus</i>	Асп	124 ± 11 263 ± 29	156 ± 18 228 ± 16	167 ± 13 142 ± 9	121 ± 16 127 ± 17	32 ± 4 80 ± 7	40 ± 3 119 ± 5	—	—	—
<i>Filenchus</i>	Асп	131 ± 16 278 ± 34	97 ± 6 304 ± 28	119 ± 7 173 ± 8	68 ± 5 124 ± 9	34 ± 5 102 ± 6	33 ± 4 75 ± 7	—	—	—
<i>Paratylenchus</i>	Пр	86 ± 6 179 ± 20	78 ± 9 132 ± 14	84 ± 12 97 ± 11	71 ± 13 83 ± 6	26 ± 1 66 ± 4	24 ± 2 48 ± 5	—	—	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Асп). Среднеарифметическая численность нематод: опыт/контроль (О/К), числа особей в 100 г почвы.

Следовательно, концентрация нефти в почве 50 г/кг является переходной областью адаптации нематод-микотрофов между толерантным и необратимым негативным уровнем. На 4-е сутки происходило снижение численности, на 13-е — повышение, с последующим снижением.

Второй по численности группой почвенных нематод являлись микотрофы (рис. 29). Их высокая численность в загрязненных почвах нефтью с концентрацией 50 г/кг вероятно связана с повышением численности грибов, принимающих участия в утилизации нефти. Из четырех родов нематод-микотрофов, представленных на контрольных участках, при внесении нефти элиминировал 1 род на четвертые сутки. С повышением концентрации нефти до 100 и 200 г/кг доминировало токсическое влияние, приводящее к снижению численности нематод-микотрофов.

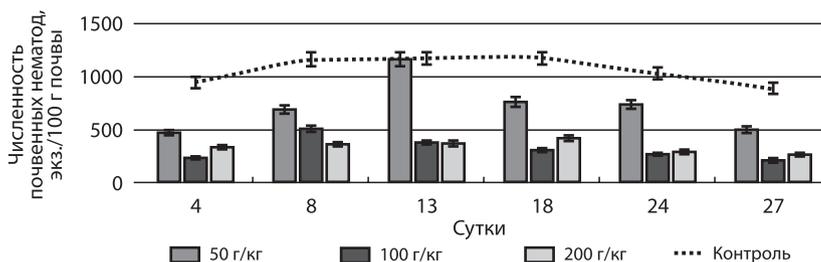


Рис. 29. Динамика численности нематод-микотрофов при загрязнении нефтью почв в лабораторных условиях

Анализ данных, представленных на рис. 30, позволяет сделать вывод об устойчивости ассоциированных с растениями нематод к нефтезагрязнениям концентрацией 50 г/кг. После внесения нефти в кюветы численность нематод, ассоциированных с растениями, снижалась в 2 раза в первые четверо суток по сравнению с контрольными значениями. Начиная с 8-х суток численность нематод приближалась к контрольным значениям, превышала их на 13-е и 18-е сутки и снижалась синхронно в опытных и контрольных кюветах. Другими исследователями отмечалась толерантность к поллютантам представителей отряда Tylenchida, к которым относятся рода нематод *Coslenchus*, *Lelenchus*, *Filenchus*, *Tylenchus*, обусловленная низкой проницаемостью кутикулы [Сушук и др., 2008]. Влияние нефти с концентрацией 50 г/кг оказывает минимальное негативное влияние на нематод, ассоциированных с растениями.

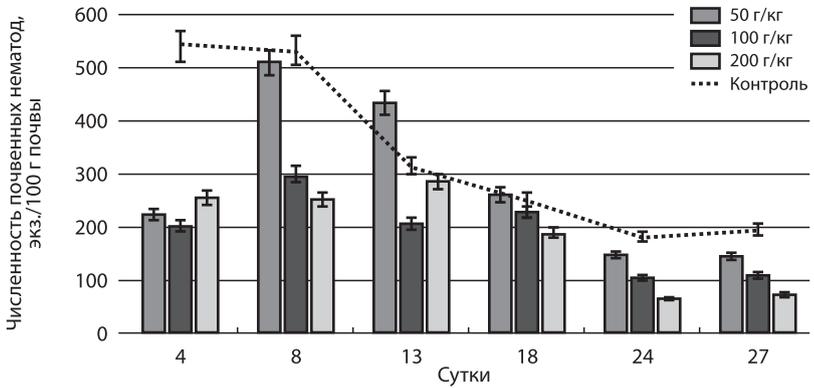


Рис. 30. Динамика численности нематод, ассоциированных с растениями при загрязнении нефтью почв в лабораторных условиях

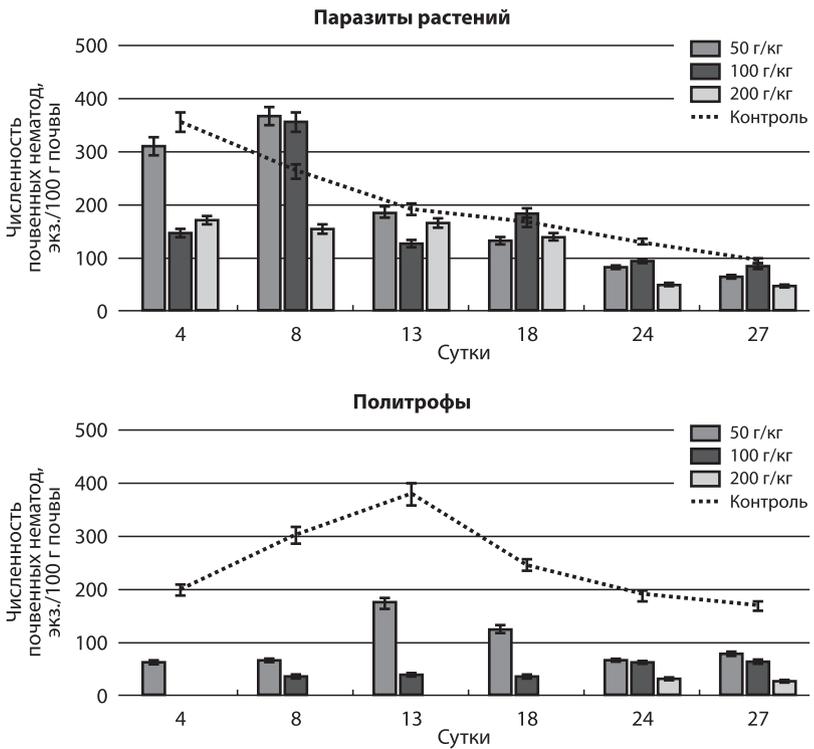


Рис. 31. Динамика численности нематод-политрофов и паразитов растений при загрязнении нефтью почв в лабораторных условиях

В сообществах почвенных нематод присутствовали по одному роду эколого-трофических групп политрофов и паразитов растений (рис. 31). Данные группы представлены невысокой численностью в сообществах. Превышение численности нематод — паразитов растений при концентрации нефти 50 и 100 г/кг наблюдалось на 8-е и 18-е сутки наблюдений. Нематоды-политрофы находились в регрессивном состоянии при всех исследуемых концентрациях нефти. Хищные нематоды не обнаружены.

В результате проведенных исследований выявлены три этапа адаптации сообществ нематод к нефтезагрязнениям, последовательно развивающиеся в течение месяца. Первый этап (в течение 4-х суток) характеризовался значительным снижением численности и элиминацией неустойчивых родов в сообществе. Второй этап (8-е, 13-е сутки) — резистентность, характеризующаяся частичным или полным восстановлением численности выживших родов почвенных нематод в зависимости от концентрации нефтезагрязнений. Третий этап — стабилизация численности и видового разнообразия сообществ нематод в условиях нефтезагрязнений. Концентрацию нефти в почве, равную 50 г/кг, можно рассматривать в качестве границы между толерантным уровнем и депрессионным негативным уровнем адаптации нематод.

Наиболее устойчивыми к нефтезагрязнению являются: группа нематод, ассоциированных с растениями, паразиты растений, бактериофаги и микофаги.

4.2. Адаптации сообществ почвенных нематод к сеноманским растворам

Развитие адаптивных реакций к сеноманским растворам изучалось в лабораторных, контролируемых условиях в течение 27 суток. В опыте под влиянием минерализованных растворов численность почвенных нематод оставалась на уровне контрольных значений, но происходили изменения в структуре сообществ. Общая численность нематод варьировала в диапазоне от 4 до 5 тыс. экз./100 г почвы. Наблюдалось снижение таксономического разнообразия при элиминации пяти неустойчивых к засолению почв родов (табл. 25).

Анализ данных, представленных в табл. 25, позволяет определить 5 родов нематод, неустойчивых к минерализованным растворам: *Diphtherophora*, *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis*.

Таблица 25

**Встречаемость почвенных нематод
при внесении различных концентраций сеноманских растворов
в лабораторных условиях**

Рода почвенных нематод	Эколого-трофические группы нематод	Значение по с-р-шкале [Bongers, 1990]	Концентрации внесенного сеноманского раствора, г/кг			
			0	50	100	200
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	+	+	+	+
<i>Mesorhabditis</i>	Б	1	+	–	–	–
<i>Plectus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Chiloplacus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Cervidellus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Cephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Acrobeles</i>	Б	2	+	–	–	–
<i>Acrobeloides</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Eucephalobus</i>	Б	2	+	–	–	–
<i>Heterocephalobus</i>	Б	2	+	+	+	+
<i>Wilsonema</i>	Б	2	+	–	–	–
<i>Aphelenchooides</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Aphelenchus</i>	М	2	+	+	+	+
<i>Diphtherophora</i>	М	3	+	–	–	–
<i>Tylencholaimus</i>	М	4	+	+	+	+
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	+	+	+	+
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	+	+	+	+
<i>Coslenchus</i>	Аср	2	+	+	+	+
<i>Filenchus</i>	Аср	2	+	+	+	+
<i>Paratylenchus</i>	Пр	2	+	+	+	+
Всего			20	15	15	15

Примечание. Аср — нематоды, ассоциированные с растениями, Б — бактериотрофы, М — микотрофы, Пр — паразиты растений, П — политрофы, Х — хищники.

В лабораторных опытах сообщества нематод, представлены пятью эколого-трофическими группами. Наибольшее количество таксонов относятся к бактериотрофам. При внесении сеноманских растворов в почву 4 рода нематод-бактериотрофов и 1 род микотрофов элиминируют. Изменяется численность нематод, ассоциированных с растениями, политрофов и паразитов растений. Можно составить трофический ряд устойчивости почвенных нематод к минерализованным растворам: нематоды, ассоциированные с растениями, политрофы, паразиты растений, микотрофы, бактериотрофы, хищники.

При внесении минерализованных растворов в кюветы, происходили изменения в общей численности почвенных нематод (рис. 32). Внесение сеноманских растворов с концентрацией 50 г/кг приводило к снижению численности нематод в пределах 4—16 % относительно контрольных значений. При повышении минерализации почв сеноманскими растворами с концентрацией 100 г/кг общая численность нематод превышала контрольные значения на 3—17 % в течение 27 суток. Для почв, загрязненных сеноманскими растворами с концентрацией 200 г/кг, характерно повышение численности нематод на 40 % в течение 4-х суток относительно контрольных значений с последующим снижением. Следовательно, дополнительная минерализация почв в течение 13-и суток стимулировала биологические процессы в почве с последующим снижением общей численности нематод. В зависимости от концентрации сеноманских растворов изменялась структура сообществ нематод.

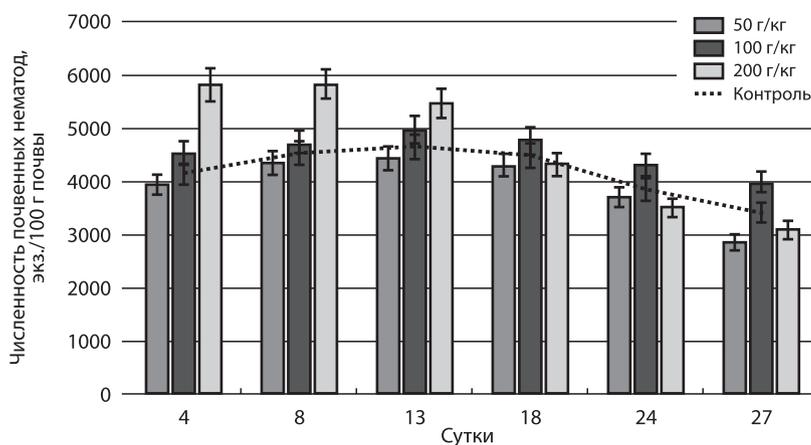


Рис. 32. Динамика общей численности почвенных нематод в зависимости от концентрации сеноманских растворов

Анализ полученных данных, представленных в табл. 26, позволяет считать, что элиминация неустойчивых родов нематод *Diphtherophora*, *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis* происходила на четвертые сутки последствия сеноманских растворов. Снижение численности в опытной группе наблюдалось у почвенных нематод *Panagrolaimus*, *Plectus*, *Heterocephalobus*. Численность этих родов нематод после внесения высокоминерализованных растворов в почву и в течение 27-и суток оставалась ниже контрольных значений. Рода нематод *Paratylenchus*, *Filenchus*, *Coslenchus*, *Acrobeloides* положительно реагировали на повышение концентрации солей. Для остальных родов характерны колебания численности в течение опыта.

При действии сеноманских растворов с концентрацией 50 г/кг происходили адаптивные структурные изменения в сообществах почвенных нематод. Неустойчивые к засоленности виды элиминировались, как и при действии нефти в течение первых четырех суток. Изменения структуры сообществ под влиянием сеноманских растворов заключались в перераспределении численности родов при элиминации неустойчивых видов. Адаптивные изменения структуры сообществ почвенных нематод происходили по трем направлениям: снижение численности у одной группы, повышение численности у другой группы и динамическое колебательное состояние у третьей группы нематод.

Для проб почв, загрязненных минерализованными растворами с концентрацией 100 г/кг (табл. 27), характерно повышение численности почвенных нематод по сравнению с контрольными значениями для таксонов *Chiloplacus*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Tylencholaimus*, *Coslenchus*, *Filenchus*. Род *Plectus* находился в угнетенном состоянии при действии сеноманских растворов. Для остальных родов характерны динамичные колебания численности.

При увеличении концентрации сеноманских растворов до 200 г/кг (табл. 28) снижалась численность нематод *Plectus*, *Heterocephalobus*, *Eudorylaimus*, *Mesodorylaimus*. Повышалась численность нематод *Chiloplacus*, *Cervidellus*, *Cephalobus*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides*, *Coslenchus*, *Filenchus*, *Paratylenchus* по сравнению с контрольными значениями. При увеличении концентрации сеноманских растворов происходила дифференциация сообществ почвенных нематод в зависимости от их устойчивости к засоленности почв. Для трех родов нематод характерны колебания численности.

Рассмотрим изменения численности по эколого-трофическим группам. Наиболее многочисленные группы почвенных нематод-бактериотрофов представлены на рис. 33.

Таблица 26

Численность почвенных нематод (О/К) при загрязнении почвы
сеноманскими растворами с концентрацией 50 г/кг в лабораторных условиях

Рода почвенных нематод	Эколого-профицеские группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки					
		4	8	13	18	24	27
<i>Panagrolaimus</i>	Б	372 ± 41 335 ± 24	274 ± 35 302 ± 18	327 ± 28 367 ± 31	316 ± 37 384 ± 22	215 ± 27 202 ± 12	164 ± 10 298 ± 14
<i>Mesorhabditis</i>	Б	—	—	—	—	—	—
<i>Plectus</i>	Б	187 ± 24 218 ± 19	112 ± 15 254 ± 27	231 ± 29 279 ± 31	247 ± 18 371 ± 29	273 ± 14 326 ± 33	148 ± 15 298 ± 16
<i>Chiloplacus</i>	Б	482 ± 53 424 ± 37	381 ± 44 435 ± 51	365 ± 24 432 ± 38	428 ± 47 392 ± 27	376 ± 22 368 ± 20	336 ± 41 274 ± 18
<i>Cervidellus</i>	Б	98 ± 14 360 ± 22	294 ± 24 281 ± 18	297 ± 35 314 ± 27	264 ± 21 286 ± 18	227 ± 28 237 ± 31	198 ± 17 221 ± 14
<i>Cephalobus</i>	Б	318 ± 39 412 ± 25	486 ± 42 437 ± 58	516 ± 64 463 ± 41	485 ± 56 431 ± 29	208 ± 14 395 ± 23	145 ± 9 314 ± 17
<i>Acrobeles</i>	Б	—	—	—	—	—	—
<i>Acroboloides</i>	Б	263 ± 23 248 ± 23	387 ± 49 324 ± 34	459 ± 38 408 ± 41	412 ± 27 392 ± 31	425 ± 35 347 ± 24	386 ± 42 407 ± 21
<i>Eucephalobus</i>	Б	—	—	—	—	—	—

<i>Heterocephalobus</i>	Б	54 ± 9 71 ± 6	18 ± 2 102 ± 13	48 ± 7 94 ± 8	35 ± 4 153 ± 9	21 ± 3 128 ± 12	33 ± 2 67 ± 4
<i>Wilsonema</i>	Б	—	—	—	—	—	—
<i>Aphelenchooides</i>	М	429 ± 54 422 ± 39	462 ± 58 473 ± 44	492 ± 47 441 ± 56	472 ± 51 397 ± 26	407 ± 52 426 ± 33	292 ± 24 318 ± 19
<i>Aphelenchus</i>	М	142 ± 19 167 ± 11	273 ± 33 213 ± 19	218 ± 16 283 ± 27	274 ± 31 265 ± 13	290 ± 32 217 ± 17	273 ± 15 229 ± 10
<i>Diphtherophora</i>	М	—	—	—	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	427 ± 47 314 ± 36	467 ± 52 441 ± 47	459 ± 37 397 ± 31	421 ± 29 466 ± 27	493 ± 61 347 ± 24	261 ± 34 294 ± 14
<i>Mesodorylaimus</i>	П	38 ± 4 64 ± 4	42 ± 6 95 ± 8	127 ± 8 112 ± 7	140 ± 9 63 ± 6	52 ± 3 74 ± 11	73 ± 9 83 ± 6
<i>Coslenchus</i>	Асп	344 ± 46 263 ± 29	312 ± 37 228 ± 16	297 ± 25 142 ± 9	208 ± 34 127 ± 17	194 ± 11 80 ± 7	147 ± 20 119 ± 5
<i>Filenchus</i>	Асп	317 ± 27 278 ± 34	372 ± 40 304 ± 28	303 ± 16 173 ± 8	282 ± 24 124 ± 9	263 ± 14 102 ± 6	192 ± 9 75 ± 7
<i>Paratylenchus</i>	Пр	278 ± 18 179 ± 20	341 ± 27 132 ± 14	107 ± 7 97 ± 11	99 ± 10 83 ± 6	86 ± 5 66 ± 4	56 ± 2 48 ± 5

Пр и м е ч а н и е. Бактериотрофы (Б), микротрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Асп).

Таблица 27

Среднестатистическая численность почвенных нематод (О/К) при загрязнении почвы сеноманскими растворами с концентрацией 100 г/кг в лабораторных условиях

Рода нематод	Эколого-профические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки							
		4	8	13	18	24	27		
<i>Panagrolaimus</i>	Б	224 ± 26 335 ± 24	346 ± 17 302 ± 18	363 ± 42 367 ± 31	371 ± 29 384 ± 22	314 ± 24 202 ± 12	285 ± 31 298 ± 14		
<i>Mesorhabditis</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Plectus</i>	Б	135 ± 17 218 ± 19	176 ± 23 254 ± 27	270 ± 14 279 ± 31	294 ± 31 371 ± 29	256 ± 19 326 ± 33	220 ± 10 298 ± 16		
<i>Chiloplacus</i>	Б	512 ± 59 424 ± 37	479 ± 28 435 ± 51	438 ± 53 432 ± 38	393 ± 23 392 ± 27	378 ± 26 368 ± 20	396 ± 45 274 ± 18		
<i>Cervidellus</i>	Б	313 ± 35 360 ± 22	198 ± 12 281 ± 18	221 ± 14 314 ± 27	254 ± 34 286 ± 18	241 ± 25 237 ± 31	277 ± 32 221 ± 14		
<i>Cephalobus</i>	Б	448 ± 39 412 ± 25	410 ± 34 437 ± 58	497 ± 28 463 ± 41	499 ± 26 431 ± 29	434 ± 34 395 ± 23	448 ± 38 314 ± 17		
<i>Acrobeles</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Acroboloides</i>	Б	451 ± 41 248 ± 23	457 ± 27 324 ± 34	591 ± 36 408 ± 41	551 ± 63 392 ± 31	459 ± 34 347 ± 24	423 ± 37 407 ± 21		
<i>Eucephalobus</i>	Б	—	—	—	—	—	—		

<i>Heterosenthalobus</i>	Б	28 ± 4 71 ± 6	26 ± 4 102 ± 13	31 ± 4 94 ± 8	29 ± 2 153 ± 9	34 ± 1 128 ± 12	28 ± 3 67 ± 4
<i>Wilsonema</i>	Б	—	—	—	—	—	—
<i>Aphelenchoides</i>	М	559 ± 62 422 ± 39	561 ± 35 473 ± 44	593 ± 67 441 ± 56	585 ± 41 397 ± 26	528 ± 56 426 ± 33	483 ± 46 318 ± 19
<i>Aphelenchus</i>	М	218 ± 17 167 ± 11	267 ± 29 213 ± 19	294 ± 17 283 ± 27	314 ± 29 265 ± 13	286 ± 24 217 ± 17	247 ± 12 229 ± 10
<i>Diphtherophora</i>	М	—	—	—	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	388 ± 31 314 ± 36	482 ± 38 441 ± 47	537 ± 54 397 ± 31	507 ± 45 466 ± 27	468 ± 23 347 ± 24	415 ± 29 294 ± 14
<i>Eudorylaimus</i>	П	99 ± 7 136 ± 19	147 ± 9 208 ± 23	159 ± 8 269 ± 19	142 ± 13 183 ± 24	147 ± 15 115 ± 9	121 ± 7 87 ± 4
<i>Mesodorylaimus</i>	П	12 ± 2 64 ± 4	38 ± 3 95 ± 8	68 ± 9 112 ± 7	73 ± 4 63 ± 6	64 ± 7 74 ± 11	89 ± 5 83 ± 6
<i>Costlenchus</i>	Асп	582 ± 36 263 ± 29	467 ± 29 228 ± 16	472 ± 43 142 ± 9	458 ± 53 127 ± 17	408 ± 37 80 ± 7	299 ± 34 119 ± 5
<i>Filenchus</i>	Асп	437 ± 28 278 ± 34	369 ± 46 304 ± 28	314 ± 18 173 ± 8	249 ± 30 124 ± 9	141 ± 16 102 ± 6	127 ± 9 75 ± 7
<i>Paratylenchus</i>	Пр	102 ± 6 179 ± 20	251 ± 24 132 ± 14	98 ± 4 97 ± 11	41 ± 3 83 ± 6	113 ± 4 66 ± 4	94 ± 11 48 ± 5

Пр и м ч а н и е. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), полиграфы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Асп).

Таблица 28

Среднестатистическая численность почвенных нематод (О/К) при загрязнении почвы сеноманскими растворами с концентрацией 200 г/кг в лабораторных условиях

Рода нематод	Эколого-профические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки							
		4	8	13	18	24	27		
<i>Panagrolaimus</i>	Б	392 ± 41 335 ± 24	453 ± 32 302 ± 18	460 ± 45 367 ± 31	337 ± 19 384 ± 22	248 ± 28 202 ± 12	197 ± 8 298 ± 14		
<i>Mesorhabditis</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Plectus</i>	Б	183 ± 14 218 ± 19	241 ± 13 254 ± 27	264 ± 37 279 ± 31	213 ± 14 371 ± 29	194 ± 10 326 ± 33	154 ± 17 298 ± 16		
<i>Chiloplacus</i>	Б	689 ± 74 424 ± 37	597 ± 60 435 ± 51	577 ± 45 432 ± 38	513 ± 38 392 ± 27	377 ± 29 368 ± 20	286 ± 15 274 ± 18		
<i>Cervidellus</i>	Б	457 ± 37 360 ± 22	486 ± 28 281 ± 18	458 ± 34 314 ± 27	301 ± 24 286 ± 18	224 ± 25 237 ± 31	236 ± 27 221 ± 14		
<i>Cephalobus</i>	Б	503 ± 46 412 ± 25	563 ± 42 437 ± 58	513 ± 24 463 ± 41	445 ± 22 431 ± 29	414 ± 37 395 ± 23	387 ± 41 314 ± 17		
<i>Acrobeles</i>	Б	—	—	—	—	—	—		
<i>Acroboloides</i>	Б	526 ± 44 248 ± 23	614 ± 53 324 ± 34	546 ± 67 408 ± 41	473 ± 51 392 ± 31	461 ± 37 347 ± 24	367 ± 29 407 ± 21		
<i>Eucephalobus</i>	Б	—	—	—	—	—	—		

<i>Heterocephalobus</i>	Б	34 ± 2 71 ± 6	23 ± 2 102 ± 13	27 ± 4 94 ± 8	36 ± 4 153 ± 9	18 ± 3 128 ± 12	24 ± 3 67 ± 4
<i>Aphelenchoides</i>	М	682 ± 56 422 ± 39	623 ± 31 473 ± 44	564 ± 37 441 ± 56	519 ± 56 397 ± 26	473 ± 36 426 ± 33	481 ± 25 318 ± 19
<i>Aphelenchus</i>	М	206 ± 23 167 ± 11	245 ± 27 213 ± 19	262 ± 14 283 ± 27	175 ± 19 265 ± 13	196 ± 14 217 ± 17	168 ± 24 229 ± 10
<i>Diphtherophora</i>	М	—	—	—	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	583 ± 49 314 ± 36	631 ± 67 441 ± 47	573 ± 27 397 ± 31	492 ± 54 466 ± 27	322 ± 28 347 ± 24	294 ± 24 294 ± 14
<i>Eudorylaimus</i>	П	54 ± 3 136 ± 19	105 ± 4 208 ± 23	121 ± 5 269 ± 19	97 ± 4 183 ± 24	64 ± 7 115 ± 9	85 ± 3 87 ± 4
<i>Mesodorylaimus</i>	П	18 ± 4 64 ± 4	28 ± 1 95 ± 8	14 ± 2 112 ± 7	26 ± 3 63 ± 6	31 ± 2 74 ± 11	34 ± 3 83 ± 6
<i>Coslenchus</i>	Асп	689 ± 63 263 ± 29	561 ± 43 228 ± 16	512 ± 49 142 ± 9	397 ± 44 127 ± 17	227 ± 30 80 ± 7	154 ± 8 119 ± 5
<i>Filenchus</i>	Асп	471 ± 39 278 ± 34	340 ± 36 304 ± 28	327 ± 18 173 ± 8	163 ± 12 124 ± 9	133 ± 15 102 ± 6	148 ± 19 75 ± 7
<i>Paratylenchus</i>	Пр	317 ± 27 179 ± 20	276 ± 16 132 ± 14	219 ± 23 97 ± 11	116 ± 17 83 ± 6	96 ± 5 66 ± 4	62 ± 3 48 ± 5

Пр и м е ч а н и е. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Асп).

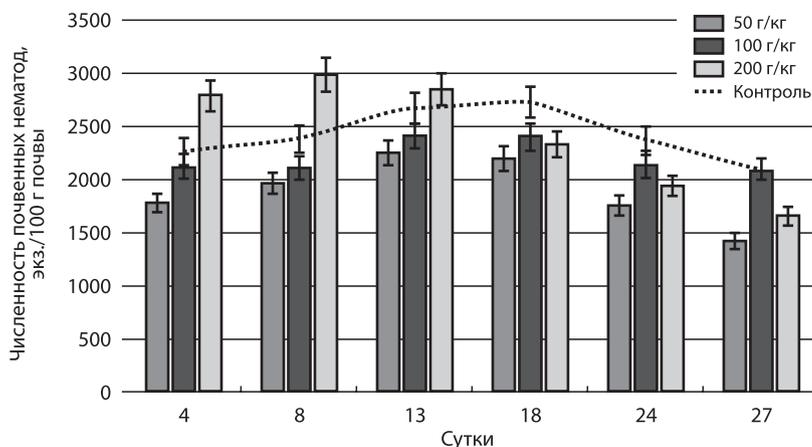


Рис. 33. Динамика численности нематод-бактериотрофов при загрязнении сеноманскими растворами светло-серых лесных почв в лабораторных условиях

Анализ данных, представленных на рис. 33, позволяет заметить, что в первые 4 дня после внесения минерализованных растворов в почвы и элиминации 4-х родов, снижение численности нематод наблюдалось при концентрации 50 г/кг. Загрязнение сеноманскими растворами с концентрацией 200 г/кг приводило к увеличению численности бактериотрофов в течение 13 суток, с последующим снижением. При концентрации сеноманских растворов 100 г/кг наблюдалось снижение численности бактериотрофов. Как отмечалось, повышение численности бактериотрофов в засоленных почвах происходило за счет нематод из семейства *Cephalobidae*, *Panagrolaimidae*. Многие авторы отмечают толерантность данных нематод к засолению [Савкина, 2010]. Рода бактериотрофов *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis* элиминировались из сообществ, что говорит об их дифференциальном отношении к степени засоленности почвы.

Субдоминантная группа почвенных нематод в исследованных сообществах представлена микотрофами (рис. 34). После элиминации под влиянием минерализованных растворов рода *Diphtherophora* наблюдалось повышение численности микотрофов в течение 27 суток. После внесения в почву сеноманских растворов, максимальные значения численности нематод-микотрофов наблюдались при концентрации 200 г/кг, минимальные — при концентрации 50 г/кг. Почвенные нематоды родов *Aphelenchoides*, *Aphelenchus* представлены в исследованиях других авторов, которые указывали на их резистентность к повышенным содержаниям солей

[Jovicic, 1990; Kappers, Manger, 1990; Yeates, Bamforth, 1990; Boag et al., 1997]. Следовательно, минерализация почв положительно влияет на сообщества нематод микотрофов с первых четырех суток.

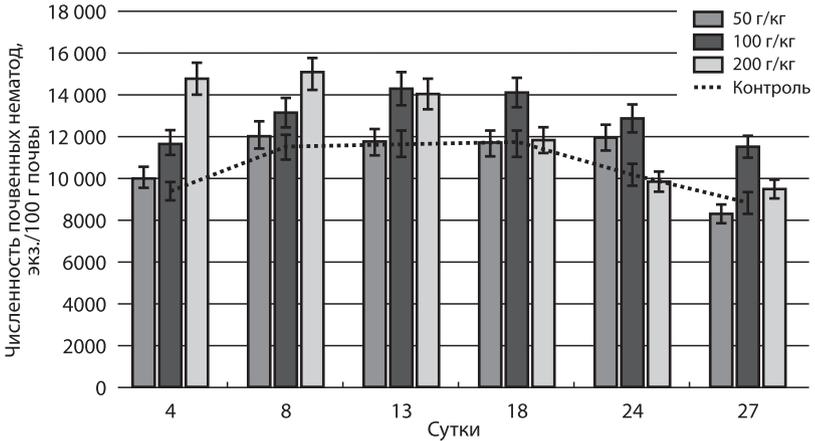


Рис. 34. Численность нематод-микотрофов при загрязнении сеноманскими растворами светло-серых лесных почв в лабораторных условиях

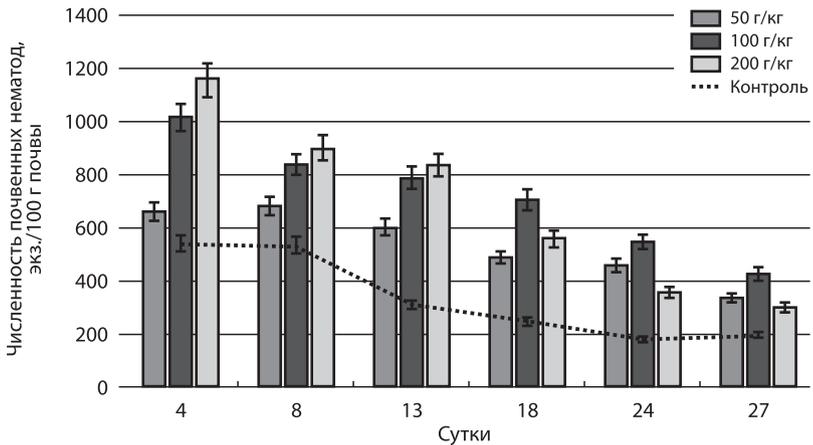


Рис. 35. Численность нематод, ассоциированных с растениями при загрязнении сеноманскими растворами лесных почв в лабораторных условиях

Численность почвенных нематод, ассоциированных с растениями (рис. 35), значительно превышала контрольные значения при исследованных концентрациях сеноманских растворов.

Загрязнение почвы сеноманскими растворами с концентрацией 200 г/кг приводило к увеличению численности на 40 % нематод *Coslenchus*, *Filenchus*, которые отнесены к соленоустойчивым.

Малочисленные группы почвенных нематод-политрофов и паразитов растений дифференцировались по отношению к засолённости почв (рис. 36). Политрофы снижали численность пропорционально концентрации сеноманских растворов в течение 13-и суток последствия. Восстановление численности нематод-политрофов в загрязненной почве с концентрациями 50 и 100 г/кг наблюдалось с 18-х суток и приближалось к контрольным значениям. Нематоды рода *Paratylenchus*, относящиеся к паразитам растений, после внесения минерализованных растворов в почву характеризовались неустойчивыми подъемами и снижениям численности.

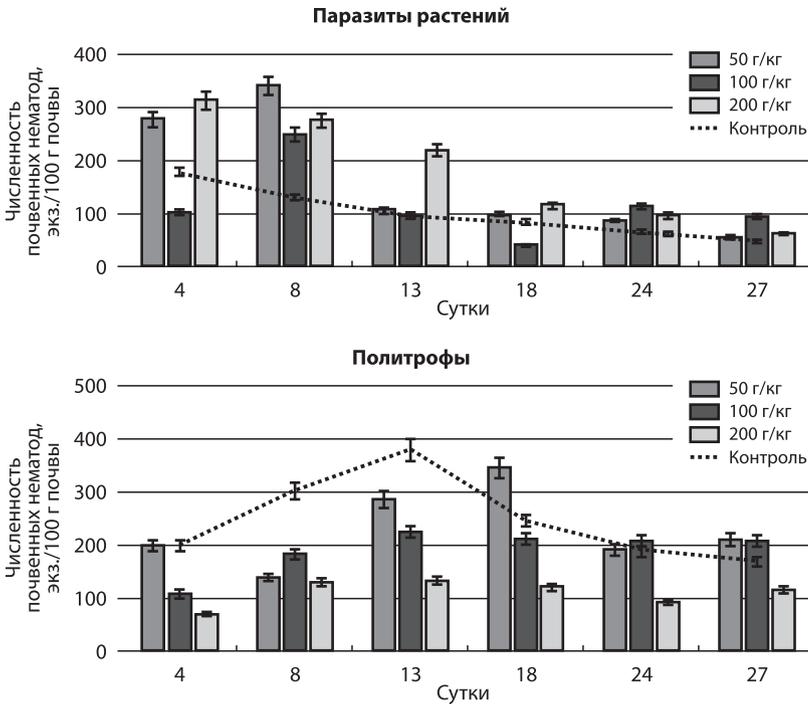


Рис. 36. Численность нематод-политрофов и паразитов растений при загрязнении сеноманскими растворами светло-серых лесных почв в лабораторных условиях

Таким образом, при действии сеноманских растворов адаптации сообществ нематод развивались по трем направлениям устойчивости. В течение первых 4-х дней происходила элиминация

неустойчивых к засолению почв родов *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis*, *Diphtherophora*. Выжившие почвенные нематоды подразделяются на три группы: повышающие численность в исследованном диапазоне концентраций, снижающие численность и нематоды с колебательным характером адаптивных изменений численности.

По степени устойчивости к высокоминерализованным растворам таксономические группы почвенных нематод можно расположить в порядке убывания следующим образом: ассоциированные с растениями нематоды, паразиты растений, микотрофы, бактериотрофы и политрофы.

4.3. Адаптации почвенных нематод к бензину

Бензин, являясь токсическим загрязнителем, попадая на поверхность негативно влиял на почвенную фауну (Карташев, Смолина, 2011). Представленные в табл. 29 данные позволяют заметить значительное снижение численности почвенных нематод, приводящих к вымиранию неустойчивых родов. При концентрации бензина, равной 50 г/кг, на поверхности почвы на 4-е сутки последствия погибли более 50 % почвенных нематод, к 13-м суткам элиминировались 50 % выживших нематод, к 24-м — сохранялся при низкой численности один род нематод-бактериотрофов — *Chiloplacus*.

При повышении концентрации бензина до 100 г/кг наблюдалась более выраженная деградация сообществ нематод, начиная с четвертых суток. Элиминация практически всего сообщества заканчивалась к 27-м суткам последствия (табл. 30).

Необходимо отметить ускорение процесса элиминации почвенных нематод при повышении концентрации бензина до 100 г/кг. К четвертым суткам вымирали более 50 % нематод (11 родов из 20), присутствующих в контрольных условиях, на восьмые сутки видовое разнообразие сообществ сократилось на три рода, к тринадцатым суткам последствия бензина осталось 3 рода, к восемнадцатым — 2 рода, к двадцать четвертым — 1 род (*Chiloplacus*). Аналогичная ситуация ускоренного вымирания сообществ почвенных нематод наблюдалась при концентрации бензина в почве, равной 200 г/кг (табл. 31).

При концентрации бензина, равной 200 г/кг, в первые 4 суток влияния бензина элиминировалось более 60 % (14 родов из 20) почвенных нематод, на 8-е сутки видовое разнообразие сократилось

Таблица 29
Численность почвенных нематод (О/К) при загрязнении почвы бензином с концентрацией 50 г/кг в лабораторных условиях

Рода почвенных нематод	Эколого-профильские группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки						
		4	8	13	18	24	27	
<i>Panagrolaimus</i>	Б	49 ± 5 335 ± 24	32 ± 2 302 ± 18	—	—	—	—	—
<i>Chiloplacus</i>	Б	66 ± 3 424 ± 37	42 ± 2 435 ± 51	27 ± 3 432 ± 38	22 ± 3 392 ± 27	33 ± 4 368 ± 20	34 ± 6 274 ± 18	—
<i>Cervidellus</i>	Б	44 ± 3 360 ± 22	27 ± 2 281 ± 18	—	—	—	—	—
<i>Cephalobus</i>	Б	28 ± 4 412 ± 25	29 ± 6 437 ± 58	—	—	—	—	—
<i>Acrobeloides</i>	Б	74 ± 6 248 ± 23	59 ± 6 324 ± 34	46 ± 5 408 ± 41	38 ± 3 392 ± 31	31 ± 2 347 ± 24	—	—
<i>Aphelenchoides</i>	М	95 ± 11 422 ± 39	72 ± 5 473 ± 44	34 ± 2 441 ± 56	39 ± 4 397 ± 26	24 ± 2 426 ± 33	—	—
<i>Aphelenchus</i>	М	32 ± 4 167 ± 11	18 ± 3 213 ± 19	—	—	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	71 ± 4 314 ± 36	41 ± 1 441 ± 47	—	—	—	—	—
<i>Filenchus</i>	Асп	84 ± 7 278 ± 34	59 ± 8 304 ± 28	31 ± 2 173 ± 8	42 ± 7 124 ± 9	22 ± 5 102 ± 6	—	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микротрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Асп).

Таблица 30
 Численность почвенных нематод (о/к) при загрязнении почвы бензином с концентрацией 100 г/кг
 в лабораторных условиях

Рода нематод	Эколого-профигические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки					
		4	8	13	18	24	27
<i>Panagrolaimus</i>	Б	28 ± 3 335 ± 24	8 ± 2 302 ± 18	—	—	—	—
<i>Chitoplacus</i>	Б	37 ± 5 424 ± 37	23 ± 4 435 ± 51	19 ± 3 432 ± 38	20 ± 1 392 ± 27	12 ± 2 368 ± 20	—
<i>Cervidellus</i>	Б	20 ± 1 360 ± 22	—	—	—	—	—
<i>Cephalobus</i>	Б	31 ± 2 412 ± 25	8 ± 1 437 ± 58	—	—	—	—
<i>Acrobeloides</i>	Б	59 ± 8 248 ± 23	19 ± 2 324 ± 34	33 ± 6 408 ± 41	13 ± 4 392 ± 31	—	—
<i>Aphelenchoides</i>	М	54 ± 6 422 ± 39	21 ± 3 473 ± 44	28 ± 4 441 ± 56	—	—	—
<i>Aphelenchus</i>	М	21 ± 3 167 ± 11	—	—	—	—	—
<i>Tylencholaimus</i>	М	58 ± 5 314 ± 36	10 ± 2 441 ± 47	—	—	—	—
<i>Filenchus</i>	Асп	31 ± 6 278 ± 34	—	—	—	—	—

Примечание. Бактериотрофы (Б), микротрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Асп).

Таблица 31

Численность почвенных нематод (О/К)
при загрязнении почвы бензином с концентрацией 200 г/кг

Рода почвенных нематод	Эколого-трофические группы нематод [Yeates et al., 1993]	Сутки						
		4	8	13	18	24	27	
<i>Panagrolaimus</i>	Б	12 ± 1 335 ± 24	6 ± 2 302 ± 18	—	—	—	—	
<i>Chitoplacus</i>	Б	18 ± 5 424 ± 37	10 ± 1 435 ± 51	11 ± 2 432 ± 38	—	—	—	
<i>Cephalobus</i>	Б	9 ± 2 412 ± 25	—	—	—	—	—	
<i>Acrobelooides</i>	Б	26 ± 4 248 ± 23	12 ± 3 324 ± 34	7 ± 1 408 ± 41	13 ± 4 392 ± 31	—	—	
<i>Aphelenchoides</i>	М	22 ± 3 422 ± 39	18 ± 2 473 ± 44	16 ± 2 441 ± 56	—	—	—	
<i>Tylencholaimus</i>	М	14 ± 2 314 ± 36	—	—	—	—	—	

Примечание. Бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищные нематоды (Х), нематоды, облигатно или факультативно связанные с растениями — паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Аср).

дополнительно на 2 рода, на 13-е — на 1 род и к 24-м суткам сообщество нематод перестало существовать.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно считать, что основной отбор по устойчивости к бензину происходил в течение первых 4-х суток. В течение последующего периода наблюдалось дифференцированное изменение численности нематод в зависимости от устойчивости, концентрации и периода влияния загрязнителя. Необходимо отметить вырождение колебательной стадии адаптации сообществ почвенных нематод при бензиновом загрязнении. К наиболее бензиноустойчивым родам почвенных нематод можно отнести *Chiloplacus*, *Acrobeloides* и *Aphelenchoides*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований в почвах Томской области выявлено 29 родов почвенных нематод, относящихся к 16 семействам и 8 отрядам, в почвах г. Томска обнаружено 23 рода нематод. Большинство родов встречалось повсеместно. Основными таксонами можно считать *Cervidellus*, *Chiloplacus*, *Cephalobus*, *Acrobelloides*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Paratylenchus*, *Filenchus*, *Lelenchus*, *Tylencholaimus*, *Eudorylaimus*, *Mesodorylaimus*, *Diphtherophora*, *Plectus*, *Panagrolaimus*. Сообщества почвенных нематод в почвах Томской области состояли из шести эколого-трофических групп. Во всех исследуемых пробах почв лесных и таежных биотопов по числу представленных таксонов, численности и разнообразию лидировали бактериотрофы. Наблюдалось близкое родовое сходство сообществ почвенных нематод в почвах окрестностей Томской области, что объясняется аналогичными природно-экологическими условиями.

При изучении пространственного распределения почвенных нематод в прикорневой почве хвойных пород деревьев — ели и сосны — выявлены изменения в родовой структуре сообществ нематод в весенне-осенний период. Фауна нематод представлена 32 родами, объединенными в 20 семейств и 8 отрядов. Наблюдалась двухвершинная сезонная динамика численности почвенных нематод в весенне-осенний период в верхнем корнеобитаемом слое почв ели и сосны обыкновенной. Выявлены 32 рода нематод в прикорневой зоне ели и 29 родов в прикорневой области сосны. Установлена наиболее благоприятная область распространения для всех родов почвенных нематод на расстоянии 40 см от корневой шейки ели и сосны. Эколого-трофическая структура сообществ нематод аналогична для ели и сосны, доминирующей группой являлись бактериотрофы. Субдоминанты представлены микотрофами и нематодами, ассоциированными с растениями.

В сезонной динамике с конца апреля по октябрь, наблюдался двухвершинный подъем численности почвенных нематод с максимальными значениями с конца мая по конец июня и с конца августа по конец сентября. Аналогичная динамика численности

отмечалась в исследованиях И.О. Даниленко (2000), А.А. Кудрина (2012). Наиболее многочисленны роды почвенных нематод представлены *Lelenchus*, *Coslenchus*, *Chiloplacus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Cervidellus*, *Tylencholaimus*.

Показано увеличение численности бактериотрофов, нематод, ассоциированных с растением и микотрофов в начале и конце вегетации растений. Хищники, паразиты растений и политрофы повышали численность в середине вегетации. Необходимо отметить, что переувлажнение или пересыхание верхнего почвенного слоя негативно сказывается на численности бактериотрофов, нематод, ассоциированных с растениями и микотрофов. Хищные роды, политрофы и паразиты растений повышали численность после выпадения осадков.

При хроническом влиянии на сообщества почвенных нематод товарной нефти с концентрациями 50, 100 и 200 г/кг наблюдались изменения в их трофической структуре и численности. В зависимости от концентрации нефти, вносимой на поверхность почвы, из сообществ элиминировались до 50 % родов. Происходила структурная адаптация сообществ с появлением родов нематод-колонизаторов с коротким жизненным циклом, высокой плодовитостью и значительными колебаниями численности. Изменялся характер сезонной динамики численности почвенных нематод под воздействием нефти. Двухвершинный подъем сезонной динамики общей численности нематод сменился одновершинным. Максимальные значения общей численности при загрязнении нефтью наблюдались в июле. Доминирующей эколого-трофической группой в сообществах являлись бактериотрофы. После элиминации 50 % родов бактериотрофов, выжившие рода характеризовались высокой численностью. По всей видимости, данная группа нематод питалась нефтебактериями [Александров, 2010; Хомякова и др., 2002]. Следовательно, роды нематод *Acrobeloides*, *Cephalobus* могут использоваться в качестве биоиндикаторов интенсивности разложения нефти почвенными микроорганизмами. Нефтезагрязнения стимулировали повышение численности грибов, участвующих в разложении нефти, и специализирующихся нематод-микотрофов, в частности, *Aphelenchus*, *Aphelenchoides* [Бабаев, 2010]. Выделенные роды нематод рассматривались в качестве биоиндикаторов интенсивности микотрофного разложения нефти. В зависимости от устойчивости к нефтезагрязнениям построен трофический ряд: нематоды, ассоциированные с растениями, микотрофы, бактериотрофы, паразиты растений, политрофы, хищники.

В результате исследований влияния минерализованных сеноманских растворов с концентрацией 50, 100 и 200 г/кг на сообщества почвенных нематод в естественных условиях выявлены изменения в трофической структуре и сезонной динамике численности. В зависимости от концентраций сеноманских растворов из сообществ нематод элиминируют 5—6 родов. При загрязнении поверхностного слоя почвы сеноманскими растворами с концентрацией 50 г/кг наблюдалось снижение общей численности в июне (на 12—15 %) и июле (на 42—43 %). Для загрязнений с концентрацией 100 г/кг характерно изменение сезонной динамики численности, двухвершинный подъем сменялся одновершинным с максимальными значениями в августе. При увеличении концентрации сеноманских растворов до 200 г/кг общая численность почвенных нематод превышала контрольные значения. В трофической структуре по численности нематод можно выделить доминирование трех групп: бактериотрофы, нематоды, ассоциированные с растением и микотрофы. В зависимости от элиминации родов из сообществ построен ряд устойчивости трофических групп к минерализованным сеноманским растворам: нематоды, ассоциированные с растением, бактериотрофы, политрофы, паразиты растений, микотрофы, хищники. Необходимо отметить стимулирующее влияние сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод при концентрации 200 г/кг. Наблюдалось повышение численности бактериотрофов в засоленных почвах. Аналогичную резистентность нематод к засолению почв отмечали и другие авторы [Савкина, 2010]. Из эколого-трофической группы ассоциированных с растениями нематод, численность повышалась у *Coslenchus*, *Lelenchus*, *Filenchus*, *Tylenchus* благодаря низкой проницаемости кутикулы [Сушук и др., 2008].

Таким образом, на основании проведенных исследований можно считать, что влияние высокоминерализованных сеноманских растворов носило негативный характер, изменяло структуру сообществ почвенных нематод и приводило к элиминации 5 родов. Таксономическая устойчивость почвенных нематод к сеноманским растворам представлена следующей последовательностью: нематоды, ассоциированные с растениями, бактериотрофы, микотрофы, паразиты растений, политрофы и хищники. Необходимо отметить отсутствие пропорциональной зависимости изменений численности почвенных нематод от концентрации сеноманских растворов. Общие по типу изменения в динамике численности почвенных

нематод наблюдались при концентрациях сеноманских растворов 50 и 200 г/кг. При концентрации 100 г/кг происходили нехарактерные изменения численности почвенных нематод различных трофических групп. Численность сообществ определялась двумя основными факторами: уровнем минерализации, приводящей к элиминации неустойчивых видов, и интенсивностью заполнения экологической ниши устойчивыми к загрязнению видов.

Негативное влияние на сообщества нематод в естественных условиях наблюдалось при бензинозагрязнении. После внесения бензина на поверхностный слой почвы общая численность нематод сокращалась на 80 %. В зависимости от концентрации бензина количество таксонов изменялось от 7 до 16. Доминировали по численности нематоды *Acrobeloides*, *Chiloplacus*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Panagrolaimus*. В первый месяц после внесения автомобильного бензина на поверхность почвы структура сообществ нематод была представлена двумя эколого-трофическими группами — бактериотрофами и микотрофами. В течение периода исследования в сообществах восстанавливались нематоды, ассоциированные с растениями, паразиты растений, политрофы, что, возможно, связано с испарением бензина с поверхности почвы и вымыванием атмосферными осадками. Бензиновое загрязнение формировало одновершинный тип сезонной динамики численности. В зависимости от устойчивости к данному виду загрязнения можно выстроить ряд бензиноустойчивых групп: бактериотрофы, микотрофы, нематоды, ассоциированные с растениями, паразиты растений, политрофы, хищники.

Установлена структурная перестройка сообществ почвенных нематод, как механизм адаптации к токсическому влиянию бензина. Структурная адаптация в сообществах происходила по следующим направлениям: элиминация неустойчивых к бензину видов, снижение сезонной численности выживших видов и повышение численности бактериотрофов и микотрофов в июле. Адаптивное повышение численности нематод микотрофов, и бактериотрофов связано с элиминацией неустойчивых к бензину видов и снижением конкуренции.

В лабораторных исследованиях установлены временные этапы структурной адаптации сообществ почвенных нематод к нефтезагрязнениям, последовательно развивающиеся в течение месяца. Первый этап наблюдался в течении 4-х суток, характеризовался значительным снижением численности почвенных нематод и элиминацией неустойчивых родов. Из сообществ элиминировались

рода *Mesodorylaimus*, *Diphtherophora*, *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis*. Второй этап — резистентность (8—13-е сутки) — характеризовался частичным или полным восстановлением численности выживших родов в зависимости от концентрации нефтезагрязнений. Третий этап — стабилизация численности и формирование родового разнообразия сообществ нематод в условиях нефтезагрязнений наблюдался на 15-е—24-е сутки. Наиболее устойчивыми к нефтезагрязнениям являлись группы нематод, ассоциированных с растениями, паразиты растений, бактериотрофы и микотрофы.

Изучение влияния сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод в лабораторных условиях позволило рассмотреть структурные адаптации сообществ, развивающихся в направлении дифференцированной устойчивости различных групп. В течение первых 4-х суток происходила элиминация неустойчивых к засолению почв нематод: *Wilsonema*, *Eucephalobus*, *Acrobeles*, *Mesorhabditis*, *Diphtherophora*. Выжившие дифференцировались на три группы: повышающие численность в исследованном диапазоне концентраций сеноманских растворов, снижающие численность и нематоды с колебательным характером адаптивных изменений численности. По степени устойчивости к высокоминерализованным растворам таксонометрические группы нематод можно рассмотреть в порядке убывания следующим образом: нематоды, ассоциированные с растениями, паразиты растений, микотрофы, бактериотрофы, политрофы, хищники.

При воздействии бензина с концентрацией, равной 200 г/кг, в первые четверо суток элиминировалось более 60 % (14 родов из 20) почвенных нематод, к 8-м суткам видовое разнообразие сократилось дополнительно на 2 рода, к 13-м — на 1 род, а к 24-м суткам сообщество нематод перестало существовать. Следовательно основной отбор по устойчивости к бензину происходил в течение первых четырех суток. В течение последующего времени наблюдался дифференцированный отбор в зависимости от концентрации и длительности влияния загрязнителя. Происходило выпадение колебательного типа адаптаций численности нематод. К наиболее устойчивым родам почвенных нематод к бензину можно отнести *Chiloplacus*, *Acrobeloides* и *Aphelenchoides*.

Таким образом, в зависимости от интенсивности воздействующих факторов в сообществах почвенных нематод происходили структурные и динамические адаптивные изменения по трем основным направлениям. Первая группа структурных изменений

связана с понижением численности и элиминацией неустойчивых к фактору видов. Вторая группа — повышение численности и видового разнообразия устойчивых видов. В третьей группе развивались колебательные процессы численности без элиминации неустойчивых родов. При повышении интенсивности действующих факторов колебательные процессы численности нематод вырождалась и переходили на вторую стадию, когда неустойчивые нематоды снижали численность и элиминировались. На третьей стадии сообщество упрощалось до уровня сохранения пионерных видов или сменялось другим примитивным сообществом организмов. Восстановление численности и видового разнообразия сообществ нематод происходило на четвертом этапе, связанном со снижением концентрации загрязнителей и размножением сохранившихся видов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Александров А.Ю.* Рост и развитие углеводородокисляющих микроорганизмов в условиях глубинного культивирования: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Ю. Александров. — Ставрополь, 2010. — 18 с.
2. *Бабаев Э.Р.* Анализ активности штаммов-деструкторов в отношении нефтезагрязнений почв Апшеронского полуострова // Башкирский химический журнал. — 2010. — № 2. — С. 17—20.
3. *Барановская И.А.* Закономерности и факторы динамики фауны нематод пшеницы / И.А. Барановская // Сб. работ молодых фитогельминтологов. Гельминтологическая лаб. акад. наук СССР. — М., 1958. — С. 12—41.
4. Биологический энциклопедический словарь / под ред. М.С. Гилярова. — М.: Советская энциклопедия, 1986. — 831 с.
5. *Бызов Б.А.* Трофические взаимодействия микроорганизмов и беспозвоночных в почве // Проблемы почвенной зоологии / Материалы докладов II (XII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии. — М.: КМК, 1999. — С. 183—184.
6. *Важенин И.Г.* Агрохимическая характеристика почв СССР. Забайкалье / И.Г. Важенин, Е.А. Важенина. — М.: Наука, 1969. — 208 с.
7. *Ветрова С.Н.* Влияние мелиорации на нематодофауну почв Белорусского Полесья // Тез. докл. Всерос. симп. Петрозаводск, 16—19 июля 1980. — Петрозаводск, 1980. — С. 13—15.
8. Влияние нефтяного загрязнения на почвенные нематоды / Е.В. Савкина [и др.] // Изв. науч.-техн. общества «Кахак». — 2001. — № 4. — С. 118—124.
9. Влияние нефтяного загрязнения на почвенные нематоды месторождения Узень / Е.В. Савкина [и др.] // Изв. науч.-техн. общества «Кахак». — 2001. — № 4. — С. 140—147.
10. *Волкова Т.В.* Почвенные нематоды как компонент естественных и сельскохозяйственных ценозов в Приморском крае / Т.В. Волкова, И.П. Казаченко // Вестник Дальневосточного отделения РАН. — 2014. — № 3. — С. 34—38.
11. *Гагарин В.Г.* Пресноводные нематоды европейской части СССР / В.Г. Гагарин. — Л.: Наука, 1981. — 249 с.
12. *Гагарин В.Г.* Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран (отряды Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida, Mononchida) / В.Г. Гагарин. — СПб.: Гидрометеоздат, 1993. — 352 с.

13. Генезис, эволюция и география почв Западной Сибири / И.М. Гаджиев [и др.]. — Новосибирск: Наука, 1988. — 223 с.
14. *Герман Э.В.* Нематодофауна сельскохозяйственных культур Верхнего и Среднего Приобья: дис. ... канд. биол. наук / Э.В. Герман. — Томск, 1969. — 209 с.
15. *Германова Н.И.* Микрофлора лесных почв Карелии / Н.И. Германова, М.В. Медведева // Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах: материалы Междунар. науч. конф. Петрозаводск, 6—10 сентября 2005. — Петрозаводск, 2005. — С. 206—207.
16. *Гиляров М.С.* Почвенные беспозвоночные как индикаторы почвенного режима и его изменений под влиянием антропогенных факторов // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. — М.: Наука, 1982. — С. 8—11.
17. *Груздева Л.И.* Влияние промышленных загрязнений на сообщества почвенных нематод района Костомукши / Л.И. Груздева, А.А. Сушук // Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт: материалы Междунар. научно-практ. конф. Мурманск, 13—15 апреля 2009. — Мурманск, 2009. — С. 54—57.
18. *Груздева Л.И.* Влияние солей тяжелых металлов на сообщества почвообитающих нематод / Л.И. Груздева, Е.М. Матвеева, Т.Е. Коваленко // Почвоведение. — 2003. — № 5. — С. 596—606.
19. *Груздева Л.И.* Фауна почвенных нематод различных типов леса заповедника «Кивач» / Л.И. Груздева, Е.М. Матвеева, Т.Е. Коваленко // Труды Карельского науч. центра РАН. — 2006. — Вып. 10. — С. 14—21.
20. *Груздева Л.И.* Фауна почвообитающих нематод сосняка скального / Л.И. Груздева // Hortus Botanicus. — Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. — Т. 1. — С. 66—68.
21. *Губина В.Г.* Вертикальное распределение и сезонные изменения фауны нематод в почве лесных питомников // Вопросы биологии, физиологии и биохимии гельминтов животных и растений. — М., 1971. — С. 172—175.
22. *Губина В.Г.* Видовая дифференциация и динамика численности паразитических нематод в прикорневой почве сеянцев хвойных пород / В.Г. Губина, О.А. Кулинич, А.А. Смольянинова // Таксономия и биология фитогельминтов. — М., 1984. — С. 36—46.
23. *Губина В.Г.* Динамика численности нематод в корнях и ризосфере сеянцев хвойных пород / В.Г. Губина // Паразитология. — 1969. — Т. 3. — Вып. 4. — С. 378—384.
24. *Губина В.Г.* О нематодических исследованиях в Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области. — М.: Наука, 1982. — С. 41—46.
25. *Даниленко Д.Г.* Биоразнообразие и структура населения почвенных нематод подзоны средней тайги Республики Коми: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Д.Г. Даниленко. — Сыктывкар, 2000. — 23 с.
26. *Дьяконова Д.В.* Перспективы использования подземных вод апт-альб-сеноманского водоносного комплекса Западной Сибири // Недропользование XXI век. — 2012. — № 2 (33). — С. 78—79.

27. *Ежелев З.С.* Свойства и режимы рекультивированных после разливов нефти почв Усинского района республики Коми: дис. ... канд. биол. наук / З.С. Ежелев. — М., 2015. — 142 с.
28. Жизнь животных: в 6 т. / под ред. С.П. Наумова, А.П. Кузьякина. — М.: Просвещение, 1971. — Т. 6. — 627 с.
29. *Заруднева М.Т.* К вертикальному распределению нематод ризосферы яблони в южных черноземах юга Украины // Биологическая диагностика почв. — М., 1976. — С. 96—97.
30. *Залялетдинова Н.А., Карташев А.Г.* Влияние экологических факторов на сообщества почвенных инфузорий. ТУСУР, Томск, 2016. — 144 с.
30. *Калюжин В.А.* Использование аборигенных видов микроорганизмов при комплексных работах по очистке территорий от последствий разливов нефти // Вестн. Том. гос. ун-та. — 2009. — № 327. — С. 200—201.
31. *Каплин В.Г.* Биоиндикация состояния экосистем: учеб. пособие для студентов биол. специальностей ун-тов и с.-х. вузов / В.Г. Каплин. — Самара: Изд-во Самарской гос. с.-х. акад., 2001. — 143 с.
32. *Карташев А.Г.* Адаптация животных к хроническим факторам / А.Г. Карташев. — Изд-во: Lap Lambert Academic Publishing, 2014. — 269 с.
33. *Карташев А.Г., Смолина Т.В.* Влияние нефтезагрязнений на почвенных беспозвоночных животных. — Томск: В-Спектр, 2011. — 146 с.
34. *Карташев А.Г.* Экологические аспекты нефтедобывающей отрасли Западной Сибири. — Томск: Изд-во Том. гос. ун-та. систем управления и радиоэлектроники, 2007. — 218 с.; Томск: Водолей, 1999.
35. *Карташев А.Г.* Биоиндикация экологического состояния окружающей среды. Томск: Водолей, 1999. 192 с.
36. *Косов А.В.* Экологические проблемы нефтяной отрасли Западной Сибири // Труды VI Всероссийской науч.-практ. конф. студентов и молодых ученых. — Томск, 2005. — С. 381—382.
37. *Кривоуцкий Д.А.* Почвенная фауна в экологическом мониторинге / Д.А. Кривоуцкий. — М.: Наука, 1994. — 268 с.
38. *Кудрин А.А.* Почвенные нематоды пойменных лугов долины реки Печоры / А.А. Кудрин, Е.М. Лаптева, М.М. Долгин // Изв. Самар. науч. центра РАН. — 2011. — Т. 13. — № 1—5. — С. 1119—1123.
39. *Кузьмин Л.Л.* Сезонные изменения численности свободноживущих нематод в Субарктике // Проблемы почвенной зоологии: материалы IV Всесоюзного совещания. — Баку, 1972. — С. 85—86.
40. *Кузьмин Л.Л.* Экология свободноживущих нематод подзон типичных тундр Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. — Л.: Наука, 1977. — С. 228—244.
41. *Лапшина Е.Д.* Типы нарушений и естественное восстановление растительности олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской области / Е.Д. Лапшина, В. Блойтен // Krylovia. Сибирский ботанический журнал. — 1999. — Т. 1. — № 1. — С. 129—140.
42. *Максимов В.П.* Особенности освоения нефтяных месторождений Западной Сибири / В.П. Максимов. — М.: Недра, 1968 — 241 с.

43. *Мамилов А.Ш.* Влияние микрофауны на продукцию и групповой состав комплекса почвенных микроорганизмов / А.Ш. Мамилов, Б.А. Бызов, Д.Г. Звягинцев // Проблемы почвенной зоологии / Материалы докладов II (XII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии. — М.: КМК, 1999. — С. 195—196.
44. *Матвеева Е.М.* Экспериментальное изучение популяционных характеристик нематод-фитотрофов в течение вегетационного периода под воздействием тяжелых металлов / Е.М. Матвеева, А.А. Сушук, Д.С. Калинкина // Труды Карельского науч. центра РАН. — 2015. — № 12. — С. 124—134.
45. *Машорин В.А.* Исследование и разработка технологии повышения коэффициента вытеснения нефти водой различной минерализации: дис. ... канд.техн.наук / В.А. Машорин. — Тюмень, 2015. — 94 с.
46. *Метлицкий О.З.* Некоторые принципы изучения сезонных флуктуаций фитопаразитических нематод / О.З. Метлицкий, Г.С. Белозерова, Н.Д. Романенко // Принципы и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями. — Тарту, 1979. — С. 51—60.
47. Методические указания по выявлению, определению паразитических нематод лесных древесных пород и методы защиты от них: методические указания / сост. О.А. Кулинич // Всесоюзный научно-исследовательский информационный центр по лесным ресурсам СССР. — М., 1990. — 32 с.
48. *Мотузова Г.В.* Химическое загрязнение биосферы и его экологические последствия / Г.В. Мотузова, Е.А. Карпова. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2013. — 304 с.
49. *Назарько М.Д.* Перспективы использования микроорганизмов для биодegradации нефтяных загрязнений почв / М.Д. Назарько, В.Г. Щербаков, А.В. Александрова // Известия вузов. Пищевая технология. — 2004. — № 4. — С. 89—91.
50. Нефть в активе // Приложение к журн. Сибирская нефть. — 2015. — № 1/108. — Январь—февраль. — С. 16—19.
51. *Никифорова Е.М.* Геохимическая трансформация пахотных дерново-подзолистых почв под воздействием нефти / Е.М. Никифорова, Н.П. Солнцева, Н.В. Кабанова // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. — М., 1987. — С. 241—253.
52. *Новикова С.И.* Динамика численности, фауна и распределение нематод в подстилке некоторых типов леса // Проблемы почвенной зоологии. — Минск, 1978. — С. 170—171.
53. Определитель паразитических нематод: в 4 т. / под ред. К.И. Скрябина. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949—1954.
54. Почвенные нематоды как биоиндикаторы техногенного загрязнения таежных экосистем / Е.М. Матвеева [и др.] // Труды Карельского науч. центра РАН. — 2008. — Вып. 14. — С. 63—75.
55. Почвенные нематоды как индикаторы индустриального загрязнения / Е.М. Матвеева [и др.] // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. — Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2001. — С. 69—77.

56. *Парамонов А.А.* Основы фитогельминтологии: в 3 т. / А.А. Парамонов. — М.: Наука, 1962. — Т. 1. — 480 с.
57. *Парамонов А.А.* Основы фитогельминтологии: в 3 т. / А.А. Парамонов. — М.: Наука, 1964. — Т. 2. — 446 с.
58. *Парамонов А.А.* Основы фитогельминтологии: в 3 т. / А.А. Парамонов. — М.: Наука, 1970. — Т. 3. — 256 с.
59. *Пшеничников Б.Ф.* Закономерности профильного распределения фауны почвенных нематод в буроземах Лазовского заповедника / Б.Ф. Пшеничников, Н.Ф. Пшеничникова, Т.И. Мухина // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. — 2016. — № 2. — С. 47—59.
60. *Разживин А.А.* Динамика фауны нематод сеянцев яблони предгорной зоны Алма-Атинской области // Материалы науч. конф. Всесоюзного общества гельминтологов 1963—1970. — М., 1971. — С. 212—219.
61. *Романенко Е.Н.* Фауна почвенных нематод и почвенно-экологические закономерности их распространения: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.Н. Романенко. — М., 2000. — 27 с.
62. *Рысс А.Ю.* История нематодологии в России / А.Ю. Рысс // Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук. Санкт-Петербург, 20—25 октября 2008. — СПб., 2008. — Т. 3. — С. 116—118.
63. *Рысс А.Ю.* Корневые нематоды семейства Pratylenchidae и вопросы эволюции надсемейства Noplolaimoidea: автореф. ... канд. биол. наук / А.Ю. Рысс. — Л., 1982. — 23 с.
64. *Савкина Е.В.* Почвенные нематоды в сероземах Южно-Казахстанской области // Почвоведение и агрохимия. — 2010. — № 3. — С. 30—36.
65. *Скарбилович Т.С.* К биологии и экологии паразитических нематод клевера // Тез. докл. науч. конф. Всесоюзного общества гельминтологов акад. наук СССР. — М., 1958. — С. 136—138.
66. *Скарбилович Т.С.* Свекловичная нематода и меры борьбы с ней // Труды Всесоюзного ин-та гельминтологии. — М., 1960. — Т. 8. — С. 199—207.
67. *Соловьева Г.И.* Свободноживущие и фитопаразитические нематоды северо-запада СССР / Г.И. Соловьева, А.П. Васильева, Л.И. Груздева. — Л.: Наука, 1976. — 107 с.
68. *Соловьева Г.И.* Экология почвенных нематод / Г.И. Соловьева. — Л.: Наука, 1986. — 247 с.
69. *Соромотин А.В.* Влияние нефтяного загрязнения на мезофауну тяжелых лесов Среднего Приобья: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.В. Соромотин. — Свердловск, 1991. — 24 с.
70. *Сущук А.А.* Воздействие тяжелых металлов на фитопаразитических нематод / А.А. Сущук, Л.И. Груздева, Е.П. Иешко // Труды Карельского науч. центра РАН. — 2008. — Вып. 13. — С. 84—88.
71. *Сущук А.А.* Почвенные нематоды трансформированных экосистем Карелии: дис. ... канд. биол. наук / А.А. Сущук. — Петрозаводск, 2009. — 139 с.
72. *Сущук А.А.* Сообщества почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений на территории Ботанического сада Петрозавод-

- ского государственного университета / А.А. Сушук, Д.С. Калинин, Е.А. Платонова // *Nortus botanicus*. — 2016. — Т. 11. — С. 184—197.
73. *Терентьева Т.Г.* Динамика популяций нематод в условиях развития корневых гнилей зерновых культур // Свободноживущие, почвенные, энтомопатогенные и фитонематоды. — Л., 1977. — С. 51—56.
74. *Тиев Р.А.* Лонгидориды плодовых деревьев Кабардино-Балкарии // Бюл. Всесоюзного ин-та гельминтологии. — М., 1981. — Вып. 31. — С. 52—54.
75. *Тишлер В.* Сельскохозяйственная экология / В. Тишлер; под ред. М.С. Гилярова. — М.: Колос, 1971. — 455 с.
76. *Тураев З.Т.* Динамика фауны нематод яблони в Сурхандарьинской области Узбекистана // Бюл. Всесоюзного ин-та гельминтологии. — М., 1981. — Вып. 31. — С. 58—61.
77. *Филипьев И.Н.* Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве / И.Н. Филипьев. — М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1934. — 440 с.
78. *Филипьев И.Н.* О свободноживущих родах и паразитах растений, относящихся к подсемейству Tylenchinae / И.Н. Филипьев // Труды Зоологического ин-та акад. наук СССР. — 1936. — Т. 3. — С. 537—550.
79. *Филипьев И.Н.* Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя / И.Н. Филипьев // Труды Особой зоологической лаборатории и Севастопольской биологической станции Российской акад. наук. — 1918—1921. — Т. 41, сер. 2, вып. 12. — 614 с.
80. Фитогельминтология: курс лекций для обучения по программам подготовки научно-педагогических кадров в аспирантуре / сост. А.С. Замотайлов. — Краснодар: Изд-во Кубанского гос. аграрного ун-та, 2015. — 70 с.
81. Фитопаразитические нематоды России / С.В. Зиновьева [и др.]. — М.: КМК, 2012. — 374 с.
82. *Хмелев В.А.* Генезис и физические свойства текстурно-дифференцированных почв / В.А. Хмелев, В.П. Панфилов, А.Г. Дюкарев. — Новосибирск: Наука, 1988. — 128 с.
83. *Хомякова Д.В.* Углеродородокисляющая микробиота нефтезагрязненных почв Крайнего Севера / Д.В. Хомякова, И.В. Ботвиенко, А.И. Нетрусов // Биоразнообразие восстанавливаемых территорий (ред. Капелькина Л.П.). СПб.: Наука, 2002. С. 15—30.
84. *Чернова М.Н.* Экологические сукцессии при разложении растительных остатков / М.Н. Чернова. — М.: Наука, 1977. — 200 с.
85. *Шестеперов А.А.* Изучение динамики численности фитонематод в различных природно-климатических зонах и ее значение в экологических исследованиях // Принципы и методы экологической фитонематологии. — Петрозаводск, 1985. — С. 51—78.
86. *Шестеперов А.А.* Карантинные фитогельминтозы / А.А. Шестеперов, Ю.Ф. Савотиков. — М.: Колос, 1995. — 463 с.
87. *Шлепетене Ю.А.* Антропогенное воздействие на почвенных и растительных нематод / Ю.А. Шлепетене. — Вильнюс: Москлас, 1986. — 190 с.

88. Шматко В.Ю. К вопросу о нематофауне устья балки Тройная Орловского района Ростовской области / В.Ю. Шматко, А.В. Тихонов // Труды ФГУ Государственный природный заповедник «Ростовский». Мониторинг природных экосистем долины Маныча. — 2010. — Вып. 4. — С. 138—143.
89. Экологический мониторинг: Доклад о состоянии окружающей среды Томской области в 2011 году / под ред. А.М. Адам. — Томск: Графика ДТР, 2012. — 166 с.
90. Экологический мониторинг: Состояние окружающей среды Томской области в 2003 году / под ред. А.М. Адам. — Томск: Дельтаплан, 2004. — 204 с.
91. Яме Д.В. Экология нематод // Тез. докл. на Междунар. симп. нематодологов. — СПб., 1995. — С. 111—112.
92. Anderson H.J. Migratory nematodes in Danish Barley Fields. II. Population dynamics in relation to continuous barley growing // Saertryk af Tidsskrift for planteavl., 1979. Vol. 83. N 1437. P. 9—27.
93. Boag B., Jefferies R.A., Vettraino L.M. Impact of diesel pollution on soil inhabiting nematodes // Abstr. II Intern. Nematol. Symp. of the Russ. Soc. of Nematol., 1997. P. 4.
94. Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia, 1990. Vol. 83. P. 14—19.
95. Brown I.M., Gaugier R. Survival of Steinernematid nematodes exposed to freezing // Journal of Thermal Biology, 1998. Vol. 23. N 2. P. 75—80.
96. Buttner V. Untersuchungen zur Ökologie der Nematoden Eines kolk Buchenwaldes // Nematologica, 1989. Vol. 35. P. 234—247.
97. Ettema C.H., Bongers T. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index // Biology and Fertility of Soils, 1993. Vol. 16. P. 79—85.
98. Ferris V.R., Bernard R.L. Population dynamics of nematodes in field planted to soybeans and crops grown in rotation with soybeans. I. The genus *Pratylenchus* (Nemata: Tylenchida) // Journal of Economic Entomology, 1967. Vol. 60. N 2. P. 405—410.
99. Good J.M., Murphy W.S., Brodie B.B. Population dynamics of plant nematodes in cultivated soil: Length of rotation in newly cleared and old agricultural land // Journal of Nematology, 1973. Vol. 5. N 2. P. 117—122.
100. Gysels H., Bracke T.E. The influence of physiological stress situations as a consequence of changing osmotic pressure upon development and growth of the free-living nematode *Panagrellus silusiae* // Natuurwetensenappellijk Tijdschrift, 1975. Vol. 57. P. 215—237.
101. Hanel L. Soil nematodes in five spruce forests of the Beskydy mountains // Fundamental and Applied Nematology, 1996. Vol. 19(1). P. 15—24.
102. Hodda M. Animal biodiversity // Zootaxa, 2011. P. 63—95.
103. Jenkins A. Nematodes // Soil biology basics, 2005
104. Jovicic D. Effects of industrial water population on soil nematodes // Nematologica, 1990. Vol. 36. N 4. P. 363.

105. *Khan A.A., Khan M.W.* Influence of salinity stresses on hatching and juvenile mortality of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (race 2) and *Meloidogyne javanica* // *Journal Nematologica*, 1990. Vol. 8. P. 107—111.
106. *Lal A., Yadav B.S.* Effect of soil salinity on the occurrence of phytoparasitic nematodes // *Indian journal of mycology and plant pathology*, 1976. Vol. 61. P. 82—83.
107. *Lambert K., Bekal S.* Introduction to Plant-Parasitic nematodes // *Plant Health Instructor*, 2002.
108. *Magnusson C., Sohlenius B.* Root consumption in a 15—20 year old Scots pine stand with special regard to phytophagous nematodes // *Structure and Function of Northern Coniferous Forests: An Ecosystem Study*, 1980. Vol. 32. P. 261—268
109. *Marks C.F., Thomason I.J., Castro C.E.* Dynamics of the permeation of nematodes by water, nematocides and other substances // *Experimental Parasitology*, 1968. Vol. 22. P. 321—337.
110. *Nielsen M.N., Winding A.* Microorganisms as Indicators of Soil Health. National Environmental Research Institute, Denmark, 2002. Technical Report. N 388. 83 p.
111. *Norton D.C.* Ecology of plant-parasitic nematodes // *New York etc.*, 1978. 268 p.
112. *Nzeak S.O., Imafidor H.O., Iheanacho P.* Effect of crude oil spillage on soil nematodes community composition in a polluted site in Gokana Local Government Area of Rivers State // *Bioscience Research Journal*, 2011. Vol. 23. N 3. P. 141—145.
113. *Pen-Mouratov S., Myblat T., Shamir I., Barness G., Steinberger Y.* Soil biota in the Arava Valley of Negev Desert // *Pedosphere*, 2010. Vol. 20 (3). P. 273—284.
114. *Pirhonen R.* Petroleum fractions in soil: Effects on populations of nematoda, enchytraeidae and microarthropoda // *Soil Biology and Biochemistry*, 1984. Vol. 16. N 4. P. 347—350.
115. *Robinson A.F., Orr C.C., Heintz C.E.* Activity and survival of *Orrina phyllobia*: preliminary investigations on the effects of solutes // *Journal Nematologica*, 1984. Vol. 10. P. 231—235.
116. *Ruess L.* Studies on the nematode fauna of an acid forest soil: spatial distribution and extraction // *Nematologica*, 1995. Vol. 41. P. 229—239.
117. *Ruiz N., Lavelle P.* Soil macrofauna field manual. Rome, 2008. 101p.
118. *Sabova M., Valocka B., Liskova M.* Species of corn crop nematodes and their seasonal dynamics // *Helmintologia*, 1979. Vol. 16. P. 35—44.
119. *Saly A.* Dynamics of free-living nematodes in rhizosphere of *Alnus glutinosa* // *Helminthologia*, 1980. Vol. 17. P. 197—217.
120. *Seinhorst J.W.* Population dynamics, its relation to ecology and its importance for research on the economic importance and control of plant parasitic nematodes // *International Symposium of Nematology, Antibes. Reports*, 1965. P. 58—63.
121. *Skwiercz A.T.* Nematodes (nematoda) in polish forests. I. Species inhabiting soils of nurseries // *Journal of plant protection research*, 2012. Vol. 52. N 1. P. 169—179.

122. *Sohlenius B., Bostrom S.* Annual and long-term fluctuations of the nematode fauna in a Swedish Scots pine forest soil // *Pedobiologia*, 2001. Vol. 45. P. 408—429.
123. *Sohlenius B., Persson H., Magnusson C.* Distribution of roots and nematodes in a young Scots pine stand in Central Sweden // *Soil organisms as components of ecosystems*, 1977. Vol. 25. P. 340—347.
124. *Song Y.-X., Wei Y., Qian H., Fang Y.* Analysis of the Groundwater and Soil Pollution by Oil Leakage // *Procedia Environmental Sciences*, 2011. Vol. 11. Part B. P. 939—944.
125. *Stanton J., Starling G.* Nematodes as plant parasites // *Plant pathogens and plant diseases*, 1997. Part 1. P. 127—142.
126. *Wang Y., Chen Hui, Chen H., Wu J.* Influences of chronic contamination of oil field exploitation on soil nematode communities at the Yellow River Delta of China // *Frontiers of Biology in China*, 2009. Vol. 4 (3). P. 376—383.
127. *Wasilewska L.* The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agrocenoses // *Polish ecological Studies*, 1979. Vol. 5. P. 97—145.
128. *Wyss U.* Untersuchungen zur Populations dynamik von *Longidorus elongatus* // *Nematologica*, 1970. Vol. 16. P. 74—84.
129. *Yeates G.W., Yeates G.W.* An analysis of annual variation of the nematode fauna in dune sand, at Himitangi Beach // *Pedobiologia*, 1968. Vol. 8. P. 173—207.
130. *Zhang M., Liang W.-J., Zhang X.-K.* Soil Nematode Abundance and Diversity in Different Forest Types at Changbai Mountain // *Zoological Studies*, 2012. Vol. 51(5). P. 619—626.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. ЭКОЛОГИЯ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД	4
1.1. Биология почвенных нематод	4
1.2. Почвенные нематоды Западной Сибири	8
Глава 2. ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД	11
2.1. Распространенность почвенных нематод в Томской области	11
2.2. Сезонная динамика численности почвенных нематод в светло-серых лесных почвах города Томска	17
2.3. Пространственная структура сообществ почвенных нематод в прикорневой области хвойных деревьев	27
Глава 3. ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД	52
3.1. Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества почвенных нематод	52
3.2. Влияние сеноманских растворов на почвенных нематод в светло-серых лесных почвах	69
3.3. Хроническое влияние бензина на сообщества почвенных нематод в светло-серых лесных почвах	87
Глава 4. ИССЛЕДОВАНИЯ КРАТКОСРОЧНЫХ АДАПТАЦИЙ СООБЩЕСТВ НЕМАТОД	99
4.1. Адаптации почвенных нематод к нефтезагрязнениям	99
4.2. Адаптации сообществ почвенных нематод к сеноманским растворам	112
4.3. Адаптации почвенных нематод к бензину	125
Заключение	130
Список использованной литературы	136

Адрес издательства в Интернет WWW.TECHBOOK.RU

Научное издание

Карташев Александр Георгиевич
Калашникова Светлана Александровна

**ВЛИЯНИЕ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЙ
И СЕНОМАНСКИХ РАСТВОРОВ
НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД**

Монография

Редактор Н. А. Попова
Компьютерная верстка Н. А. Поповой
Обложка художника В. В. Казюлина

Подписано в печать 21.08.2018. Печать цифровая. Формат 60×90/16.
Усл. печ. л. 9,13. Изд. № 180767. Тираж 500 экз. (1-й завод 50 экз.)
ООО «Научно-техническое издательство «Горячая линия – Телеком»