

Министерство науки и высшего образования
Российской Федерации
Томский государственный университет
систем управления и радиоэлектроники

А.Г. Карташев, Т.В. Денисова, Е.В. Кулюкина

**ВЛИЯНИЕ НЕФТИ, НЕФТЕПРОДУКТОВ
И СЕНОМАНСКИХ РАСТВОРОВ
НА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ**

Томск
Издательство ТУСУРа
2020

УДК 631.427.23:614.771(571.16)
ББК 28.691
К270

Карташев, Александр Георгиевич

К270 Влияние нефти, нефтепродуктов и сеноманских растворов на сообщества раковинных амёб: моногр. / А.Г. Карташев, Т.В. Денисова, Е.В. Кулюкина. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та систем упр. и радиоэлектроники, 2020. – 188 с.

ISBN 978-5-86889-873-0

Представлены результаты исследований по влиянию нефтепродуктов и минеральных сеноманских растворов на сообщества раковинных амёб в почвах Томской области. Рассмотрены пространственные изменения сообществ раковинных амёб в прикорневой области хвойных и лиственных деревьев. Определены временные показатели развития адаптаций сообществ раковинных амёб в зависимости от вида нефтепродуктов – бензина, дизельного топлива, а также от интенсивности и длительности загрязнений. Показано, что раковинные амёбы могут использоваться в биоиндикационных методах исследований экологического состояния почв.

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

УДК 631.427.23:614.771(571.16)
ББК 28.691

ISBN 978-5-86889-873-0

© Карташев А.Г., Денисова Т.В.,
Кулюкина Е.В., 2020
© Томск. гос. ун-т систем упр.
и радиоэлектроники, 2020

Оглавление

Введение	4
1. БИОЛОГИЯ РАКОВИННЫХ АМЕБ	5
2 ВЛИЯНИЕ БИОТОПИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ	15
2.1 Пространственное распределение раковинных амёб в прикорневой области ели и сосны	15
2.2 Пространственное распределение раковинных амёб в прикорневой области березы и тополя	44
3 ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ НА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ	71
3.1 Хроническое влияние сеноманских минерализованных растворов на сообщества раковинных амёб	71
3.2 Влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб суходольного луга	85
3.3 Влияние нефтезагрязнений на раковинных амёб влажного луга	100
3.4 Влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб в производственных условиях	105
3.5 Влияние бензина на сообщества раковинных амёб	108
3.6 Влияние дизельного топлива на сообщества раковинных амёб	120
4 АДАПТАЦИЯ РАКОВИННЫХ АМЕБ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ ПОЧВ	130
4.1 Адаптация сообществ раковинных амёб к сеноманским растворам	130
4.2 Адаптация сообществ раковинных амёб к нефтезагрязнениям	140
4.3 Адаптация сообществ раковинных амёб к бензину и дизельному топливу	150
Заключение	165
Литература	173

Введение

Сообщества почвенных беспозвоночных животных активно участвуют в сохранении плодородия почв (Ruiz, Lavelle, 2008). Раковинные амебы являются необходимым компонентом биогеоценозов и представлены во всех группах почвенных животных (Карташев, Смолина, 2011). Раковинные амебы перерабатывают растительный опад, стимулируют активность микроорганизмов и участвуют в круговороте питательных веществ.

Загрязнение почвы негативно влияет на сообщества амеб. Развитие нефтедобывающей промышленности привело к локальным и региональным экологическим изменениям в Сибири, где находятся основные запасы нефти и газа. При разведке, добыче, хранении, транспортировке и использовании нефтепродуктов происходят утечки нефти, аварии и разливы минерализованных растворов, загрязняющих почвы и грунтовые воды (Карташев, 2007).

Биоиндикационные оценки техногенного воздействия на почву используются при мониторинговых наблюдениях (Шуберт, 1988; Карташев, Смолина, 2011; Залялетдинова, Карташев, 2015, 2016; Карташев, Калашникова, 2018; Карташев, 2019). Раковинные амебы устойчивы к изменению среды обитания, характеризуются коротким циклом развития, не мигрируют, встречаются повсеместно. Необходимо отметить, что влияние сеноманских растворов и нефтепродуктов на сообщества почвенных амеб Западной Сибири практически не исследовалось.

Целью настоящей работы является изучение влияния сеноманских минерализованных растворов, бензина и дизельного топлива на сообщества почвенных раковинных амеб серых лесных почв Томской области. Представлена сезонная динамика сообществ тестатей в серых лесных почвах Томской области, пространственная структура сообществ в верхних горизонтах почвы, в лесной подстилке хвойных деревьев: ели, сосны, березы и клена. Изучено хроническое влияние минерализованных сеноманских растворов, бензина, дизельного топлива на сообщества почвенных раковинных амеб.

1. БИОЛОГИЯ РАКОВИННЫХ АМЕБ

Раковинные амёбы – одноклеточные организмы, распространённые повсеместно, являются элементом микрофауны почв. Амёбы занимают важное место в трофических цепях в составе почвенных биоценозов. Простейшие осуществляют деструкцию целлюлозы и лигнина, участвуют в высвобождении азота при разложении грибного мицелия, обеспечивают биогенную аккумуляцию элементов минерального питания растений и микроорганизмов (Гельцер и др., 1985). Сообщества раковинных амёб среди почвенных простейших являются удобным объектом для почвенно-зоологических исследований, что связано с наличием твёрдой раковинки, сохраняющейся после отмирания амёбы и свидетельствующей о таксономическом и экологическом статусе организма (Карташев, Смолина, 2011; Beyens et al., 1990, 1994; Adl et al., 2005).

Раковинные амёбы – представители одноклеточных эукариот, питающихся фаготрофно. Это ползающая амёба, заключённая в наружное скелетное образование – раковинку (Левушкин, 1994; Бубнова, 2007). Тело амёбы не заполняет полость раковины целиком (рисунок 1), прикрепление амёбы к внутренней стенке раковинки осуществляется при помощи коротких цитоплазматических нитей – эпиподий (Гельцер, 1993).

Снаружи клетка покрыта плазмалеммой, в состав которой входит тонкий слой гликокаликса. В цитоплазме находится ядро и органеллы, типичные для аэробных корненожек. Ядра раковинных амёб везикулярного типа, с компактным ядрышком, реже – гранулярного типа. Митохондрии имеют тубулярные кристы. Матрикс митохондрий может быть электронно-плотным или электронно-светлым. У разных представителей одного и того же рода митохондрии заполнены плотным или светлым матриксом. Гетероморфизм митохондрий у раковинных амёб неизвестен (Бейер и др., 2000).

Для тестацей характерно наличие в цитоплазме многочисленных диктиостом аппарата Гольджи, который участвует в синтезе цементных везикул, скрепляющих частицы, входящие в состав стенки раковины. У видов, имеющих секретированную раковину, аппарат Гольджи участвует в синтезе идиосом. В клетке раковинных амёб имеется 1 или 2 сократительные вакуоли. Вакуоли опорожняются в полость раковины или наружу. Шероховатая

эндоплазматическая сеть у многих видов амёб образует плотные скопления в цитоплазме, которые окружают ядра.

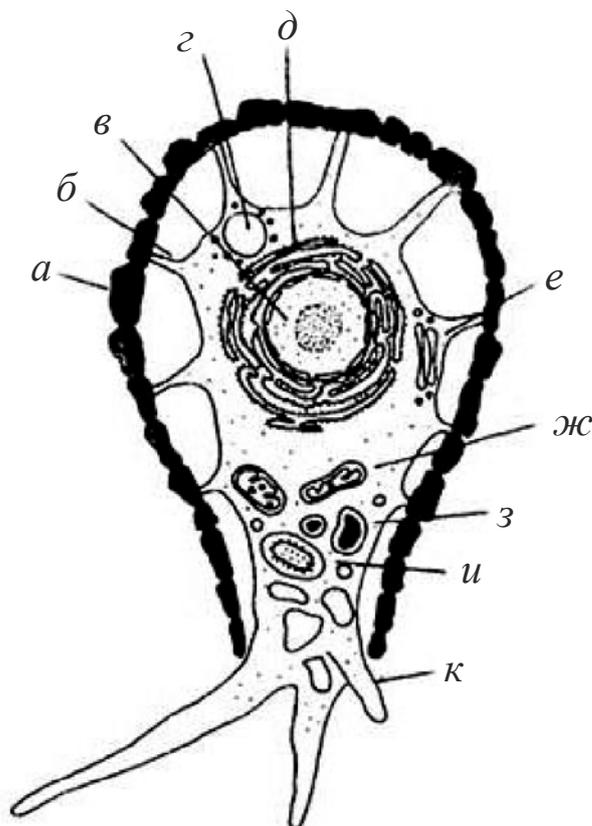


Рисунок 1 – Строение раковинной амёбы:

a – раковина; *б* – эпиподии; *в* – ядро; *г* – сократительная вакуоль;
д – шероховатый ЭПР; *е* – диктиосома; *ж* – митохондрия;
з – ксеносома в вакуоли; *и* – пищеварительная вакуоль;
к – псевдоподии

У видов, которые синтезируют для построения стенки раковины кремниевые чешуйки, известна модификация эндоплазматической сети – силикалема. В ее цистернах происходит синтез идиосом. Некоторые раковинные амёбы способны покрывать тонким слоем кремния фагоцитированные частицы, например бактерии. Впоследствии частицы встраиваются в стенку раковины (Бейер и др., 2000).

Вокруг ядра находится плотное скопление эндоплазматической сети. На периферической части клетки располагаются диктиосомы, запасные идиосомы и сократительные вакуоли. Ближе к устью в оральной части цитоплазмы располагаются субмикроскопические клеточные структуры – митохондрии с трубчатыми крестами, везикулы с органическим цементом, пищеварительные вакуоли, части-

цы, фагоцитированные клеткой для построения дочерней раковины, и другие органеллы.

Псевдоподии могут быть относительно широкими с закругленными концами – лобоподии, чисто эктоплазматическими – эктолоподии, или с участием экто- и эндоплазмы – эндолоподии. Иногда лобоподии имеют форму ретикулолобоподий – эктоплазматических образований пальцевидной формы на лобозной общей основе, разветвляющихся с формированием анастомозов. Другой тип псевдоподий – эктоплазматические, нитевидные удлиненные филоподии. У очень небольшой группы тестацей псевдоподии в виде тонких нитевидных выростов образуют густую анастомозирующую сеть (ретикулоподии). Псевдоподии содержат микрофиламенты из актина и миозина, способствующих движению цитоплазмы (Хаусман, 1988). При этом в ряду лобоподии – ретикулолобоподии – филоподии – ретикулоподии увеличивается сложность структурной организации цитоскелета ложноножек (Гельцер и др., 1985).

В соответствии с материалом, из которого они построены, различают раковинки трех типов. Чаще органические однослойные *Arcella* имеют мелкоячеистую (альвеолярную) структуру и состоят из белка типа каратина. Раковинка *Centropyxis* включает экзогенные минеральные частицы (ксеносомы), поглощаемые амебой вместе с пищевыми объектами из окружающей среды и выделяемые из цитоплазмы на поверхность. Ксеносомы представляют собой мельчайшие песчинки неправильной формы, иногда перемещающиеся детритами, створками диатомовых водорослей. Характер экзогенных кроющих элементов раковинки в большой степени зависит от наличия строительного материала. Раковины *Centropyxis aerophila*, покрытые ксеносомами в почвах, при обитании в моховых кочках минеральных элементов не несут и покрыты целиком створками диатомовых водорослей. Водоросли могут выстилать раковинку целиком или быть разбросанными по ее поверхности. К третьему типу относятся раковинки, покрытые минеральными элементами эндогенного происхождения, – идиосомами *Tineta*, *Euglypha*. Это круглые, овальные, прямоугольные или неправильной формы прозрачные пластинки, состоящие из кремнезема и располагающиеся на поверхности раковинки, часто в виде правильных рядов. Идиосомы, в отличие от ксеносом, образуются в эндоплазме амебы, где растворяются поглощенные кремнийсодержащие объекты, например

панцири диатомей, других тестацей. Возможно поглощение кремнезема в виде его соединений непосредственно из воды и почвенного раствора. Накопленный кремнезем выделяется в виде идиосом характерной для данного вида формы. Иногда на раковинке присутствуют и ксеносомы, и идиосомы. Эти элементы «вмонтированы» в слой органического цемента. В стенках раковинок откладывается окись железа, что способствует переводу растворимых закисных соединений железа в нерастворимую окисную форму (Гельцер, 1980).

Форма раковин многообразна: дисковидная – *Arcella*, овальная, часто латерально сжатая – *Nebela*, *Euglypha*, сферическая – *Bullinularia*, полусферическая – *Plagiopyxis*. Различают переднюю, приустьевую, часто сплюснутую часть раковинки и заднюю вздутую часть – «брюшко», в котором расположена цитоплазма. Приустьевая часть дорзальной поверхности может образовывать козырек (Корганова, 2003). Многообразие формы раковинок, как и вариабельность внутри вида, обусловлена их приспособительной функцией: раковинка служит как бы посредником между организмом и местом его обитания (Гельцер, 1980; Корганова, 2003; Schonborn, 1966).

В конце XIX века предложена первая классификация простейших (Butschli, 1980–1989). В пределах класса Sarcodina, относящегося к типу Protozoa, выделен подкласс Rhizopoda, в который включили отряд Амобеа – голые амёбы, и Testacea – раковинные амёбы. Последний разделен на два подотряда. Все амёбоидные формы помещены в класс Sarcodina типа Protozoa, относящийся к царству Animalia. К концу 1970-х годов появились многоцарственные системы эукариот, в которых все одноклеточные формы объединялись в одно или несколько царств. В 1969 г. R. Whittaker предложил делить всех эукариот на четыре царства: Fungi, Animalia, Plantae и Protista (Whittaker, 1969). Протисты отличаются от остальных эукариот тем, что не имеют настоящих тканей. Они представлены преимущественно одноклеточными особями, разнообразными по строению, способам питания, которые живут в воде.

Протисты – гетерогенная группа эукариот, в которую входят простейшие, водоросли и зооспоровые грибы. Необходимость создания царства Protista обусловлена тем, что простейшие, водоросли и зооспоровые грибы не похожи на представителей других царств, они имеют общую черту – нетканевый уровень организации (Кар-

пов, 1990; Bardgett, 2005). Начиная с 90-х годов XX века развивались представления о протистах как о переходной группе между прокариотами и остальными эукариотами, так как в пределах протистов происходит становление не только типов питания, но и всех клеточных систем, которыми в дальнейшем «пользуются» растения, животные и грибы (Карпов, 1990). Следующим этапом развития системы организмов стал отказ от царства Protista и переход к большему числу эукариот. При этом все типы протистов были разделены по разным царствам эукариот (Бубнова, 2007; Corliss, 1994).

Основной тип размножения раковинных амёб – бесполое, путем деления надвое. Амёбы с мягкой раковинкой делятся вдоль, с твердой – поперек продольной оси. Дочерняя клетка отделяется от материнской при достижении ими одинаковых размеров и образовании новой раковинки. До окончания перетяжки вновь сформировавшееся ядро переходит в дочернюю клетку. Продолжительность процесса деления различна. Для обычного почвенного вида *Trinema lineare* она составляет 60 мин, для *Euglypha rotunda* – 10–15 мин. Однослойная органическая раковинка отделяется у молодых особей от цитоплазмы целиком – *Arcella*, пропитывается солями железа и кремниевой кислотой. Амёбы с ксеносомами и идиосомами выделяют вначале органическую основу, служащую цементирующим веществом для кроющих элементов. Элементы покрытия раковинки накапливаются в цитоплазме материнской клетки до начала деления и после образования плазменной почки выстилают ее поверхность (Гельцер, 1985).

У раковинных амёб, строящих аглютинированные раковины, делению предшествует период активного поглощения ксеносом. В начале деления из устья материнской раковины выпячивается участок цитоплазмы. Он быстро увеличивается в размерах и принимает форму, соответствующую форме будущей раковины. К поверхности выпячивания перемещаются вакуоли с ксеносомами и органическим цементом. Иногда амёба образует пальцевидные подвижные псевдоподии, которые могут захватывать частицы из внешней среды. Происходит экзоцитоз содержимого вакуолей, и ксеносомы скрепляются органическим цементом. Крупные частицы из внешней среды могут прилипать к стенке дочерней раковины. Ядро претерпевает деление. Необходимые для существования органеллы и одно из ядер мигрируют в дочернюю клетку и происходит

окончательное разделение цитоплазмы клеток. Дочерняя клетка некоторое время достраивает раковину, фагоцитируя ксеносомы и включая их в стенку раковины. Изнутри раковина выстилается слоем органического цемента. За счет него формируется органическая каемка вокруг устья и заполняются промежутки между частицами. У взрослой особи цитоплазма отделяется от стенок раковины и образуются эпиподии (Бейер, Крылов, Серавин, 2000).

Продолжительность жизни раковинных амёб значительно выше, чем других групп простейших, в среднем 6–11 дней. В зависимости от влажности период жизни может изменяться от одного дня до нескольких недель. Деление некоторых быстроразмножающихся представителей семейства *Euglyphidae* происходит через 1,6–3,5 дня, число поколений может зависеть от типа почвы. Есть данные о существовании 10–12 поколений раковинных амёб в год. Для сравнения, число генераций голой амёбы *Naegleria gruberi* в три раза превышает значение у тестацей. Количество наблюдений за сезонной динамикой численности тестацей ограничено (Карташев, Смолина, 2011). Длительность сохранения раковинок в почве зависит от вида корненожек и конкретных условий. В хвойных лесах они могут разрушаться в течение одного года. В лабораторных опытах распад неповрежденных пустых раковинок происходил довольно быстро – от нескольких дней до трех месяцев. Нахождение раковин амёб в болотах говорит о возможности сохранения их в анаэробных условиях в течение длительного времени (Булатова, 2012). Основой питания являются бактерии, диатомовые и нитчатые водоросли, другие тестацей, «голые» формы простейших (Криволицкий, 1987). В отличие от голых форм простейших, раковинные амёбы питаются непосредственно остатками разлагающихся организмов. Некоторые из них поедают мелких членистоногих (Yeatus, 1995).

Принимая во внимание большую численность раковинных амёб в почвах с бедным бактериальным населением, можно предполагать, что их пищевыми объектами являются аскомицеты, грибы и растворенные в воде питательные вещества. У некоторых видов псевдоподии наблюдаются исключительно редко: *Plagiopyxis callida*, *Trigonopyxis arcula*. Питание может осуществляться диффузно из окружающей среды. Псевдостом часто бывает плотно закупорен «пучком» детрита, допускается возможность питания без

введения пищевых объектов внутрь цитоплазмы. Такой способ питания описан для *Diffugia rubescens*: корненожка прокалывает оболочку водоросли и «всасывает» ее содержимое. В вакуолях тестацей имеются частицы гумуса. Ряд амёб хорошо развивается на стерильных пробах, что говорит о возможности питания разлагающимся опадом. Учитывая высокую численность в почвах с грубым гумусом, можно предполагать участие амёб в гумификации трудноразложимых растительных остатков в лесных почвах (Булатова, 2010).

Естественными врагами раковинных амёб являются хищные грибы, олигохеты, тихоходки, крупные инфузории, голые амёбы, нематоды. Возможно, амёб потребляют микофаги (Бобров, 2005). При неблагоприятных условиях, в частности иссушении почвы, раковинные амёбы инцистируются – цитоплазма обезвоживается, сжимается и окружается защитными оболочками. Псевдостом закупоривается пробочкой, слизистым секретом. Округлая циста помещается в брюшной части раковинки. При исследовании сухих образцов почвы часто наблюдают инцистирующихся амёб, находящихся в состоянии предцисты. При этом раковины перекрываются временной защитной диафрагмой, которая образуется за несколько минут. Защищенные диафрагмой простейшие переносят длительное, до трех месяцев, иссушение среды без больших затрат энергии, необходимой для образования цисты. Перекрывание псевдостома раковинки – быстрая реакция на колебания уровня влажности, характерные для почвенной среды обитания. У ряда видов тестацей наблюдается образование уплотненной защитной пелликулы вокруг цитоплазмы, не препятствующей формированию псевдоподий (Корганова, 1997).

Раковинные амёбы широко распространены в природе и обитают в самых разнообразных условиях среды. Амёбы освоили континентальные водоемы: литоральную, лимническую и профундальную зоны озер и водохранилищ. Тестацеи заселили крупные реки, каналы, подземные и карстовые воды, горячие минеральные источники и талые воды глетчеров, болота различных типов, засоленные марши, мхи под пологом леса и почвы (Чибисова, 1967; Schonborn, 1952; Stepanek, 1962; Decloitre, 1954, 1955; Graaf de, 1957; Moraczewsky, 1962; Bonnet, 1964; Valkanov, 1997). Из общего числа более 1600 описанных к настоящему времени видов и вариантов

раковинных амёб в пресных водах обитает 65,9 %, 48,5 % исключительно в этой среде; 22,1 % – в сфагномах (9,8 % в этой среде); 22,9 % – в зеленых гипновых мхах (7,3 % в этой среде). В почвах встречается 10,7 % (7 % – облигатные геобионты); 1,4 % приурочены к морским и другим солёноводным водоемам (Chardez, 1965). Фауна раковинных амёб постоянно изучается и дополняется новыми видами и родами (Couteaux, 1976). Если в 1972 году Шардэ приводил 107 почвообитающих видов и форм (Chardes, 1972), то к настоящему времени фауна насчитывает около 150 педобионтов (Lamingier, 1980).

Изучать раковинных амёб стали в начале XX века, когда были описаны первые виды, среди которых многие до сих пор сохранили свое исходное название. Накопленные в первой четверти XX века данные позволили составить подробные морфолого-систематические описания некоторых родов, сформулировать представления о макросистеме тестацей. В России исследование раковинных амёб начали К. Мережковский и С.А. Зернов в конце XIX века. В начале XX века С.В. Аверинцев суммировал все известные данные о раковинных амёбах. В 1925 году О.А. Курова приводит список всех обнаруженных к тому времени на территории России видов тестацей, насчитывающий 153 вида. Во второй половине XX века почвенных раковинных амёб исследовали М.С. Гиляров (1955, 1965), Н.В. Кордэ, О.И. Чибисова (1973), Д.А. Алексеев (1984), Ю.Г. Гельцер (1980), Г.А. Корганова (1977, 1979, 2003, 2008), А.А. Бобров (1999, 2005, 2009), А.А. Рахлеева (1999–2002), У.А. Булатова (2010), А.Г. Карташев, Н.В. Смолина (2011). Описывалась фауна раковинных амёб некоторых видов почв, закономерности их распространения и индикаторные свойства. Выявлено, что географическое положение влияет на групповой и видовой состав, численность и биомассу почвенных животных. Согласно данным Л.С. Козловской (1976), по мере продвижения на север обедняется видовой состав, изменяется соотношение отдельных групп, уменьшается численность и общая биомасса простейших.

В России исследования раковинных амёб проведены на качественном уровне преимущественно в Европейской части (Алексеев, 1984; Мазей и др., 2006, 2007, 2008, 2009, 2014; Bobrov et al., 1995, 2000, 2004). Известна одна работа с количественной оценкой их экологических предпочтений (Бобров и др., 2002). Палеоэкологи-

ческие исследования с использованием анализа раковинных амёб единичны, проведены на качественном уровне (Бобров, 2003; Bobrov, Minaeva, 2000; Andreev et al., 2004). В Западной Сибири исследования раковинных амёб проводились в Томской области и в нефтезагрязненных районах (Ратькова, 1970; Рахлеева, 2002; Булатова, 2004; Чернышев, 2010; Карташев, Смолина, 2011).

В работах Чернышева (2010), который исследовал разнотипные зональные, пойменные и заболоченные биогеоценозы Западно-Сибирской равнины, указано 158 видов и внутривидовых таксонов раковинных корненожек. Доминантами во всех природных зонах Западной Сибири являются эврибионты: *Trinema enchelys* и *T. Lineare*, в засушливых – комплекс видов (ксерофилов и эврибионтов), среди которых преобладают *Corythion dubium*, *Assulina seminulum*, *A. Muscorum*, *Euglypha laevi* (Чернышев, 2010). Раковинные амёбы исследовались в Томской и Кемеровской областях. Описано 48 видов раковинных амёб из 16 родов и 9 семейств. Выявлен комплекс из 4 эврибионтных видов – *Cyclopyxis eurystoma*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum* (Булатова, 2010). В олиготрофных болотах Томской области обнаружено 95 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб из 24 родов, 13 семейств (Курьина, 2012).

В центре Европейской России в заболоченных биогеоценозах обнаружено 129 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб, относящихся к 15 семействам. Преобладающими по количеству видов являются семейства *Arcellidae*, *Centropyxidae*, *Nebelidae*, *Euglyphidae*, *Trinematidae*, *Healospheniidae*. В незаболоченных экосистемах, включающих мелколиственные, широколиственные, хвойные леса, травянистые и кустарниковые фитоценозы, обнаружено 29 видов и внутривидовых таксонов раковинных корненожек из 7 семейств. Наиболее массовые виды, которые встречаются в исследованных биотопах, – эврибионты семейств *Centropyxidae*, *Cyclopyxidae*, *Trinematidae*, *Nebelidae*, *Euglyphidae*, *Phriganelidae* и педобионт *Plagiopyxidae* (Трулова, 2012).

В разнотипных биотопах Восточной Сибири обнаружено 211 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб. Наиболее распространены географически убиквитарные виды: *Centropyxis aerophila* (в 85 % биотопов), *Trinema lineare* (84 %), *Euglypha laevis* (72 %), *Centropyxis aerophila sphagnicola* (60 %), *Trinema*

complanatum (53 %), *Phryganella hemisphaerica* (43 %). Вместе с тем 122 вида, или 58 % от общего списка, обнаружены только в 1–2 биотопах. Среди них встречаются такие редкие формы, как *Jungia sudanensis*, *Oopyxis cyclostoma*, *Quadrulella subcarinata*, *Schwabia regularis*, *Campascus minutus*, *Awerintzevia cyclostoma* и др. (Марфина, 2011). Исследовалась фауна тестацей отдельных болотных экосистем (Бубнова, 2007; Цыганов, 2007; Курьина и др., 2010), таёжных почв Сургутского Полесья (Рахлеева, 2000, 2002), пойменных почв Каргасокского района Томской области (Ратькова, 1970; Корганова, 1978). Немногочисленные данные имеются по южно-таежным торфяным почвам (Карташев, Смолина, 2008; Курьина и др., 2011). В то же время значение экологических факторов для сообществ почвенных раковинных амеб изучено недостаточно.

2 ВЛИЯНИЕ БИОТОПИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

2.1 Пространственное распределение раковинных амёб в прикорневой области ели и сосны

Раковинные амёбы активно заселяют верхние органогенные и органоминеральные горизонты почв лесных и луговых местообитаний с высокой численностью и видовым разнообразием (Карташев, Смолина, 2011; Chamian et al., 1992). Во всех исследованиях отмечается, что тестациеи тяготеют к хорошо увлажнённым биотопам, предпочитая места обитания с низкими темпами разложения органического вещества. Таким условиям соответствуют обширные территории Западной Сибири, в частности сосняки с медленно разлагающейся подстилкой. Раковинные амёбы являются индикатором почвенных условий, которые реагируют на экологические воздействия. В пределах одного типа экосистем почвенный покров неоднороден в связи с почвообразующим действием микрорельефа. В лесных биогеоценозах значительное влияние на формирование поверхностного слоя оказывает структура древостоя (Гельцер, 1980; Рахлеева, Корганова, 2005). В силу экологических и биологических особенностей деревья создают вокруг себя фитогенные поля (Захарченко, 2016).

Продуктивность лесных сообществ зависит от взаимодействия корней и побегов растений с окружающей средой. Одной из важных и наименее изученных биотических зон взаимодействия является почвенная фауна, находящаяся под непосредственным влиянием корней. Корни деревьев одного вида срастаются между собой. В результате питательные вещества перераспределяются между ними. В густых еловых лесах срастается корнями до 30 % деревьев, в дубняке – до 100 %. Срастание корней деревьев разных видов и родов наблюдается редко. Микроорганизмы и беспозвоночные ризосферы оказывают глубокое влияние на рост растений за счет синтеза питательных веществ, подавления фитопатогенов, улучшения качества и структуры почвы, защиты от экстремальных условий окружающей среды. В ризосфере содержатся бактерии, питающиеся растительными клетками и углеводами корней растений. В прикорневой области обитают многочисленные простейшие, грибы,

нематоды и раковинные амёбы (Карташев, Калашникова, 2018). Активные биологические процессы происходят в непосредственной близости от корней.

Большое видовое разнообразие раковинных амёб наблюдается в почвах Тимирязевских сосняков Томской области. В исследуемом районе видовой состав тестацей сосняков представлен 48 видами из 9 семейств и 16 родов. Около 65 % видового состава тестацей изученных местообитаний относится к трем семействам: *Centropyxidae* – 10 видов, *Euglyphidae* – 9 видов, *Trinematidae* – 12 видов. Пять семейств – *Plagiopyxidae*, *Heleoperidae*, *Pseudodifflugidae*, *Cryptodifflugidae*, *Phryganellidae*, представлены 2–4 видами. Представленность семейства *Plagiopyxidae* составляет 8,3 % видового состава, что соответствует типичной фауне раковинных амёб для европейских почв. Для таежных почв севера Тюменской области показатель составляет 6 %. Семейство *Arcellinidae* представлено одним видом – *Arcella catinus*.

В исследованиях И.О. Булатовой (2009) в подзолистых почвах елово-соснового леса в Томском районе выявлено 59 видов раковинных амёб из 10 семейств и 16 родов. Около 86 % видового состава тестацей относится к 5 семействам: *Centropyxidae*, *Trinematidae*, *Hyalosphenidae*, *Plagiopyxidae*, *Euglyphidae*. Три семейства – *Gromiidae*, *Phryganellidae*, *Cryptodifflugidae*, представлены двумя видами и два семейства – одним видом. На участке у ствола сосны описаны три вида: *Centropyxis plagiostoma*, *Tracheleuglyphacolla v. stenostoma*, *Trinema complanatum v. inequalis*. В почве под кроной ели обнаружено 17 видов.

Ученые Мазей и Ембулаева (2014) в исследуемых биотопах обнаружили 21 вид раковинных корненожек. Наиболее характерными структурообразующими видами различных почв являлись *Cyclopyxis kahli* и *Centropyxis aerophila*. По данным Блинохватовой и Мазея (2011), в составе населения раковинных корненожек сосняков доминируют по всем биотопам *Centropyxis aerophila* (34,9 %), *Centropyxis aerophila* (24,1 %), *Phryganella acropodia* (10,8 %), *Cyclopyxis kahli* (5,7 %). Из других видов обнаружено 27 таксонов, не превышающих 5 % в среднем по всем биотопам.

В отличие от раковинных амёб, инфузории встречаются значительно реже. Так, Н.А. Залялетдиновой, А.Г. Карташевым (2016) в прикорневой области ели и сосны на территории Томской области

обнаружено 7 видов почвенных инфузорий, типичными структурообразующими видами являются *Colpoda cuculus*, *Litontus varsaviensis* и *Colpidium colpoda*. Показано, что численность почвенных инфузорий в ризосфере ели и в ризосфере сосны меняется в зависимости от расстояния до корневой шейки. Высокая численность цилиофауны наблюдается на расстоянии 20 и 40 см. Хорошо заселена раковинными амебами прикорневая область деревьев, в которой обеспечивается контакт амеб с корневой системой и органами растения, погруженными в почву (Карташев, Смолина, 2006).

Изучалось пространственное распределение видов и численности сообществ раковинных амеб в прикорневой области ели и сосны. Исследования проводились в биотопах в окрестностях Томска, в подтаежной зоне Западной Сибири с мая по сентябрь. Образцы почвы для оценки численности и видового разнообразия раковинных амеб отбирались в светло-серых лесных почвах с северной, южной, западной и восточной сторон деревьев.

В пределах одного типа экосистем почвенный покров неоднороден в связи с почвообразующим действием микрорельефа. В лесных биогеоценозах значительное влияние на формирование поверхностного слоя оказывает структура древостоя (Гельцер, 1980; Рахлеева, Корганова, 2005). В силу экологических и биологических особенностей дерева создают вокруг себя фитогенное поле (Гельцер, Корганова, 1985; Захарченко, 2016).

Для исследования распределения раковинных амеб выбран хвойный лес с подростом ели, зеленомошно-разнотравный. Древесный ярус образован преимущественно сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и елью обыкновенной (*Picea abies* L.). Кустарничковый ярус занимал 40 % проективного покрытия растений, в травяном ярусе преобладала крапива двудомная, ромашка обыкновенная, репейник, подорожник (Лапшина, 1999; Резник, 2005).

Модельные деревья сосны отнесены к III классу возраста насаждений – 55 лет. Модельные деревья ели отнесены к I классу возраста насаждений – 20 лет. Сосна выбиралась из класса бонитета II, без признаков ослабления, механических повреждений или поражения заболеваниями, с развитой кроной от основания. Общая характеристика модельных деревьев представлена в таблице 1. Ель отнесена к I классу бонитета.

Таблица 1 – Общая характеристика модельных деревьев

Вид дерева	Возраст, годы	Высота, м	Радиус кроны, м	ОПП, %	Кол-во подроста, %
Сосна	55±2	16±1	4±0,2	65–70	30–32
Ель	20±1	12±0,5	5±0,3	75–78	35–37

Физико-химическое строение почвы, пористая структура, большая площадь внутренней поверхности, разнообразие органических веществ, наличие воды, пищи и химических соединений позволяют рассматривать различные экологические ниши. Количество видов в почве зависит от многих факторов: степени аэрации, температуры, влажности, состава питательных веществ и содержания органического вещества.

На исследованном участке хвойных пород деревьев сообщество раковинных амёб представлено 9 видами и внутривидовыми таксонами из 4 семейств и 6 родов. Основную массу почвенных тестацей составляют представители семейств *Phryganellidae* и *Centropyxidae*. Видовой состав раковинных амёб в изученных биоценозах однороден. Наиболее типичными структурообразующим видами являются *Phryganella acropodia* и *Cyclopyxis arcelloides*.

Общая численность раковинных амёб в прикорневой области сосны и ели за период исследования представлена на рисунке 2.

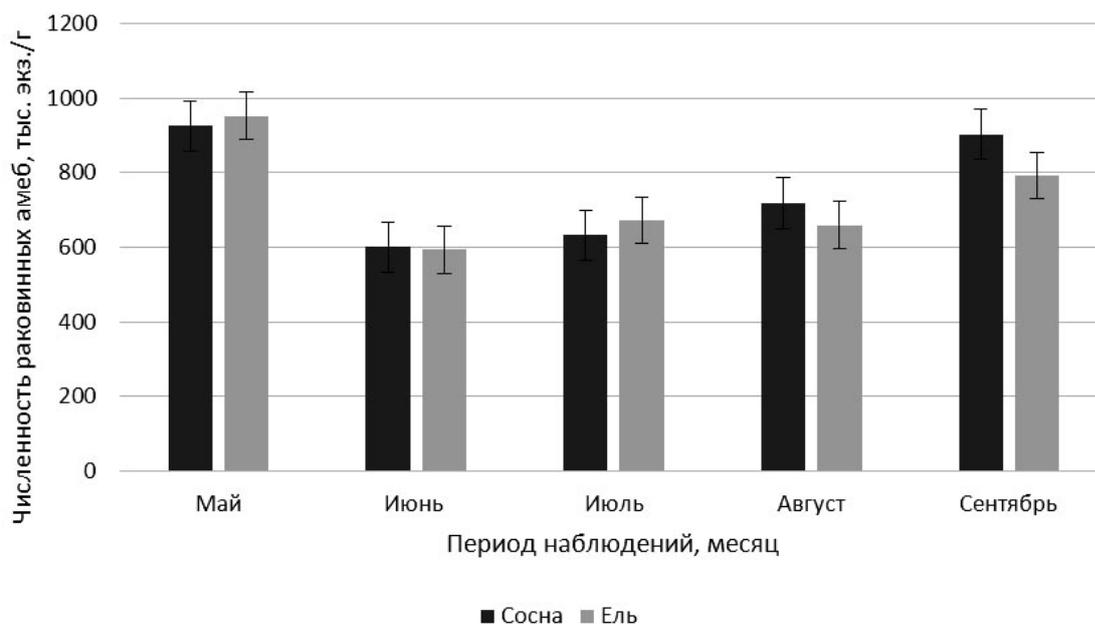


Рисунок 2 – Общая численность раковинных амёб в биотопах сосны и ели

Численность раковинных амеб в зависимости от расстояния до ствола дерева показана в таблице 2. Видно, что наибольшая численность раковинных амеб наблюдается на расстоянии 20 см от корневой шейки ели. Общая численность тестацей в прикорневой области ели превышала численность раковинных амеб в ризосфере сосны.

Максимальное значение численности раковинных амеб в прикорневой области сосны наблюдалось в сентябре на расстоянии 40 см от корневой шейки дерева и составляло 240 тыс. экз./г сухой почвы. В ризосфере ели насчитывалось 260 тыс. экз./г сухой почвы на расстоянии 60 см от корневой шейки в мае. Минимальная численность почвенных тестацей в ризосфере сосны наблюдается на расстоянии 80 см в июне–июле и составляет 133 тыс. экз./г, в ризосфере ели – 131 тыс. экз./г сухой почвы в июне. Анализ данных, представленных на рисунке 2, позволил выделить двухвершинный характер сезонной динамики численности раковинных амеб. Первый пик численности наблюдался в мае с превышением общей численности на 27 тыс. экз. тестацей у ели по отношению к сосне. Вторым пик численности наблюдался в сентябре с общей численностью 902 тыс. экз. тестацей в прикорневой области сосны и 792 тыс. экз. тестацей в ризосфере ели. Полученные результаты коррелируют с физико-химическими показателями почв – увлажнением, температурой, которые оказывают влияние на размножение и жизнедеятельность раковинных амеб.

Таблица 2 – Численность раковинных амеб (тыс. экз./г абс. сухой почвы) в прикорневой области сосны и ели в зависимости от расстояния от ствола дерева

Период наблюдений		20 см	40 см	60 см	80 см
Сосна	Май	238±5	237±2	234±19	216±8
	Июнь	160±3	157±0,3	151±3	133±10
	Июль	179±1	161±1	159±11	133±2
	Август	178±6	189±5	185±8	166±3
	Сентябрь	230±6	240±15	230±2	202±3
Ель	Май	237±1	236±11	260±14	219±6
	Июнь	170±2	154±2	139±3	131±5
	Июль	185±3	160±4	172±1	155±4
	Август	165±2	184±11	161±5	149±1
	Сентябрь	242±3	165±5	194±3	191±4

Анализ данных, представленных в таблице 2, показывает зависимость численности видов почвенных раковинных амёб от расстояния до корневой шейки дерева. С увеличением расстояния от дерева происходило уменьшение численности видов раковинных амёб. Несмотря на то что количество видов раковинных амёб больше на расстоянии 60–80 см от корневой шейки дерева, максимальное количество тестацей наблюдалось на расстоянии 20 и 40 см. Основную часть от общей численности составляли виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*. Установленная зависимость, вероятно, связана с ослаблением благоприятных условий прикорневой области для сообществ раковинных амёб. Двухвершинный тип изменения общей численности раковинных амёб с максимальными значениями отмечался в мае и в сентябре в биотопах сосны и ели, что, вероятно, связано с высокой микробиологической активностью и усилением процессов разложения органического вещества. Аналогичные данные получены в еловых и сосновых насаждениях Пензенской области, где наблюдались структурные изменения состава доминирующего комплекса видов по направлению от преобладания гигрофилов весной к массовому развитию эврибионтов летом и осенью (Трулова, 2012).

В прикорневой области ели максимальное значение численности тестацей наблюдалось в мае на расстоянии 20 см и составляло 120 тыс. экз./г сухой почвы у вида *Phryganella acropodia* (таблица 3, рисунки 3–7). Рецессивным видом на протяжении периода исследования являлся *Centropyxis vandeli*. Численность вида на расстоянии от 40 до 80 см от ствола дерева не превышала 1 тыс. экз./г сухой почвы. На расстоянии 20 см от ствола дерева данный вид не встречался. Подобная закономерность, вероятно, отражает уменьшающуюся влажность почвы от комля деревьев.

Анализ данных пространственного распределения численности раковинных амёб, представленных на рисунке 3, позволил заметить, что численность амёб существенно изменяется у разных видов в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева.

Таблица 3 – Среднестатистические значения численности видов почвенных раковинных амёб в весенне-осенний период в зависимости от расстояния до корневой шейки ели

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
На расстоянии 20 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	120±4	73±2	80±0,2	80±3	116±4
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	51±2	33±1	40±1	41±1	49±2
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	11±0,3	14±0,4	18±1	10±0,3	18±1
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	22±1	19±1	16±0,5	18±1	20±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	33±1	16±0,5	18±1	16±0,5	30±1
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	3±0,1	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	0	9±0,3	12±0,4	0	21±1
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	0	3±0,1	1±0,04	0	9±0,3
На расстоянии 40 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	118±4	69±2	76±3	75±3	49±2
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	54±2	30±1	40±1	39±1	52±2
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	7±0,2	15±0,5	14±0,4	8±0,2	17±0,5
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	25±1	15±0,5	15±0,5	18±1	19±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	32±1	16±0,5	15±0,5	17±0,5	28±1
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	0	0	3±0,1	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	1±0,05	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	0	8±0,2	0	17±0,5	0
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	0	1±0,05	0	6±0,1	0

Окончание таблицы 3

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
На расстоянии 60 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	113±4	62±2	75±3	79±3	58±2
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	53±2	31±1	35±1	28±1	50±2
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	12±0,4	9±0,3	19±1	6±0,2	15±0,5
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	21±1	17±0,5	14±0,4	17±0,5	19±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	30±1	15±0,5	16±0,5	18±1	28±1
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	2±0,1	0	4±0,1	3±0,1	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	6±0,1	0	1±0,04	0	0
<i>Cryptodifflugia compressa</i>	Плк	1	23±1	3±0,1	8±0,02	10±0,3	17±1
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	0	2±0,1	0	0	7±0,2
На расстоянии 80 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	96±3	70±2	76±3	79±3	63±2
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	49±1	28±1	32±1	29±1	49±2
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	9±0,3	10±0,3	17±1	4±0,1	14±0,4
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	20±1	11±0,3	12±0,4	17±0,5	18±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	24±1	10±0,3	9±0,2	17±0,5	29±1
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	3±0,1	0	2±0,1	2±0,1	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	1±0,03	0
<i>Cryptodifflugia compressa</i>	Плк	1	18±1	1±0,05	6±0,2	0	15±0,5
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	0	1±0,04	1±0,03	0	3±0,1
<i>Примечание.</i> Акс – акростомный сжатый морфотип; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный							

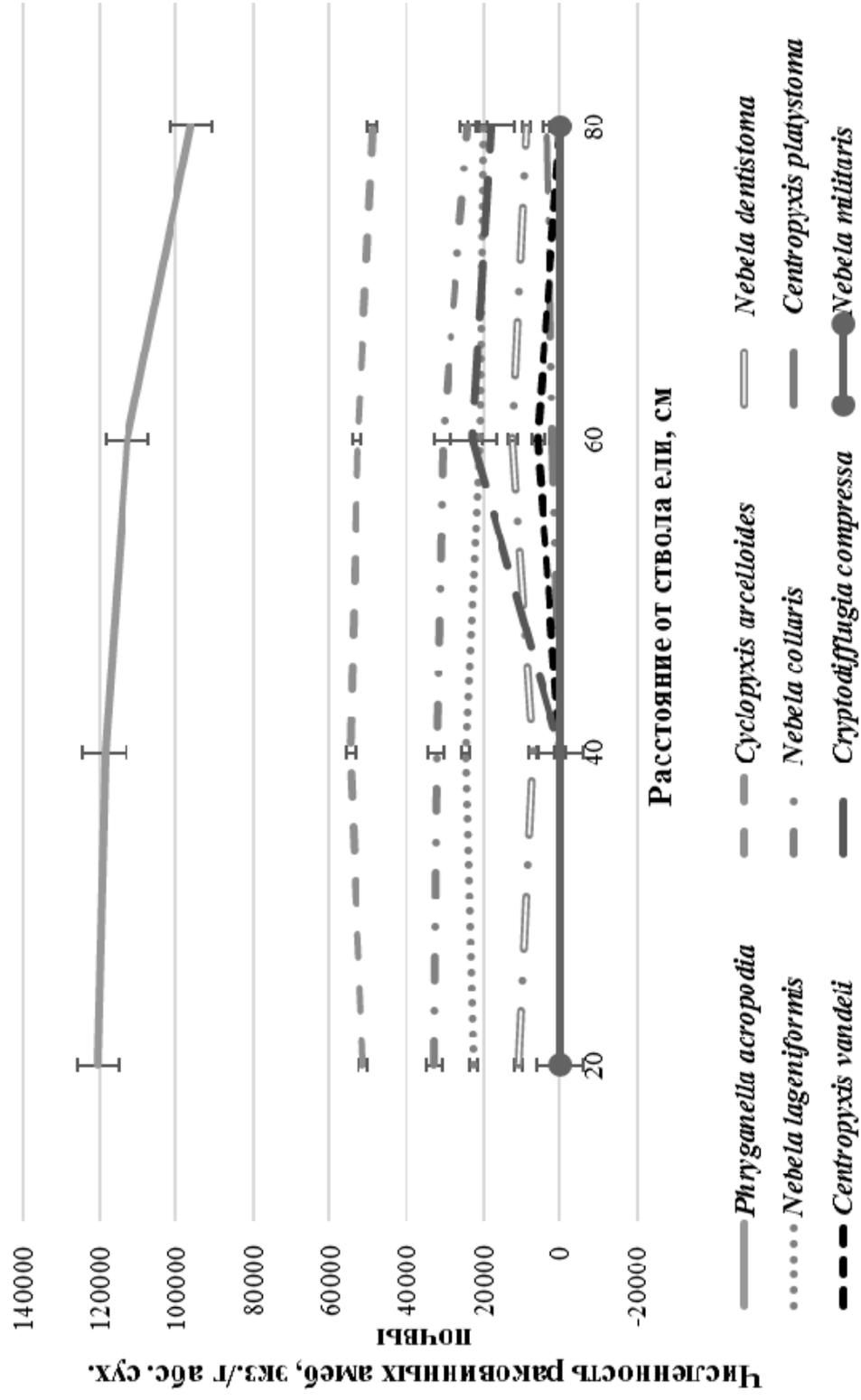


Рисунок 3 – Численность раковинных амёб в мае в прикорневой области ели в зависимости от расстояния до ствола дерева

К доминантному виду отнесен *Phryganella acropodia* – 51 %, максимальная численность которого наблюдалась на расстоянии 20 см от ствола ели. К субдоминантным видам принадлежат *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela lageniformis* с наибольшим количеством на расстоянии 40 см от ствола дерева, *Nebela collaris* – на расстоянии 20 см и *Nebela dentistoma* – на расстоянии 60 см от ствола. Для рецессивных видов характерна низкая численность с прерывистым распределением максимальных значений на расстоянии 60 см от ствола (*Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli* и *Cryptodiffugia compressa*).

Корневая система ели относится к стержневому типу со слабо развитым главным корнем. С помощью боковых корней осуществляется всасывание воды и минеральных соединений (Bonnet, Thomas, 1960). В ризосфере ели обнаружено 8 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodiffugia compressa*.

Анализ полученных результатов, представленных на рисунке 4, выявил перераспределение численности сообществ раковинных амёб в зависимости от расстояния до корневой шейки ели. Происходило смещение одного вида и появление другого. У *Centropyxis vandeli* и *Nebela militaris* наблюдалась межвидовая конкуренция, несмотря на то что они относятся к разным по характеру питания группам организмов. В прикорневой зоне ели обнаружено 8 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*. Доминирующим видом остался *Phryganella acropodia* – 78 % от общей численности видов раковинных амёб. Максимальная численность данного вида наблюдалась на расстоянии 20 см от ствола ели и составляла 72,8 тыс. экз./г сухой почвы. Субдоминантными видами являлись *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela collaris*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, численность которых не превышала 10–19 %. К рецессивному виду отнесен *Cryptodiffugia compressa* с максимальной численностью на расстоянии 20 м от ствола дерева 9,2 тыс. экз./г. К рецессивно-эпизодическим видам отнесены *Centropyxis platystoma* и *Nebela militaris*, которые составили не больше 3 % от общей численности видов.

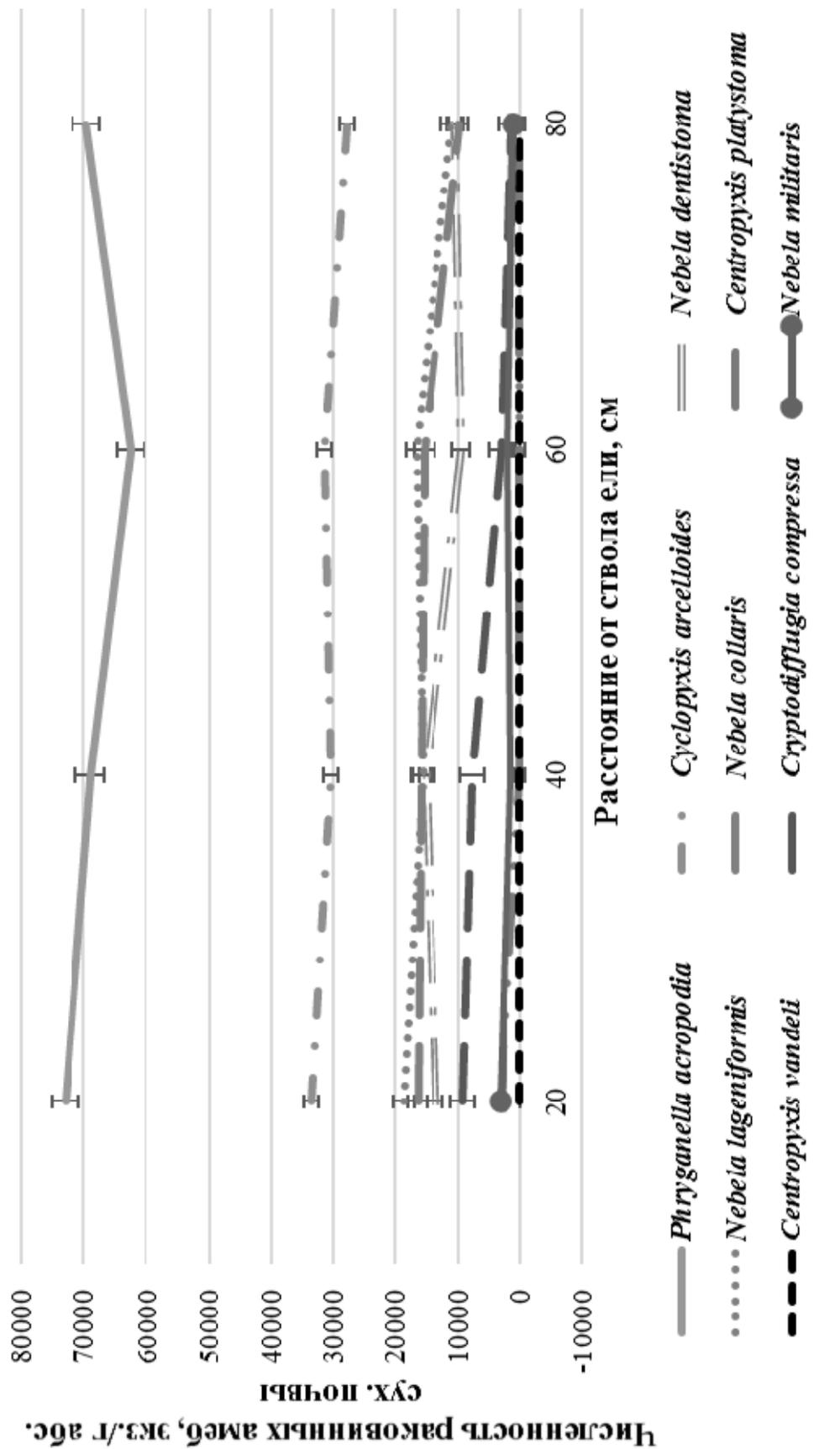


Рисунок 4 – Численность раковых амёб в июне в прикорневой области ели в зависимости от расстояния до ствола дерева

Анализ данных, представленных на рисунке 5, показал изменение численности раковинных амёб в зависимости от расстояния до ствола ели. В ризосфере ели обнаружено 9 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*. Доминантным видом остался *Phryganella acropodia* с максимальной численностью на расстоянии 20 см от ствола ели. Субдоминантные виды представлены *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и составили 7–21 % от общей численности видов раковинных амёб. Наблюдался переход вида *Cryptodiffugia compressa* из рецессивной группы в субдоминантную с максимальной численностью 12,4 тыс. экз./г сухой почвы на расстоянии 20 см. Рецессивным видом являлся *Centropyxis platystoma*, который появился на расстоянии 60 см с высокой численностью раковинных амёб – 4,2 тыс. экз./г сухой почвы. Эпизодическим видом оказался *Centropyxis vandeli*, добавился *Nebela militaris*, который наблюдался только на расстоянии 80 см и составлял 0,9 тыс. экз./г сухой почвы.

Анализ данных, представленных на рисунке 6, выявил изменения численности раковинных амёб в зависимости от расстояния до ствола ели. Пространственное распределение раковинных амёб не изменилось. Доминантный вид сохранился – *Phryganella acropodia*, максимальное значение его численности наблюдалось в 20 см от ствола, как и в предыдущих периодах исследования, и составило 80,5 тыс. экз./г сухой почвы. Свое положение среди субдоминантных видов сохранили *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodiffugia compressa*. В августовский период исследования, в отличие от предыдущего месяца, наблюдался плавный характер пространственного распределения раковинных амёб, в то время как в июле он был скачкообразный.

Распределение рецессивных, эпизодических видов раковинных амёб по сравнению с июлем осталось прежним: *Centropyxis platystoma*, *Nebela militaris*, *Centropyxis vandeli*, они составили не больше 1 %.

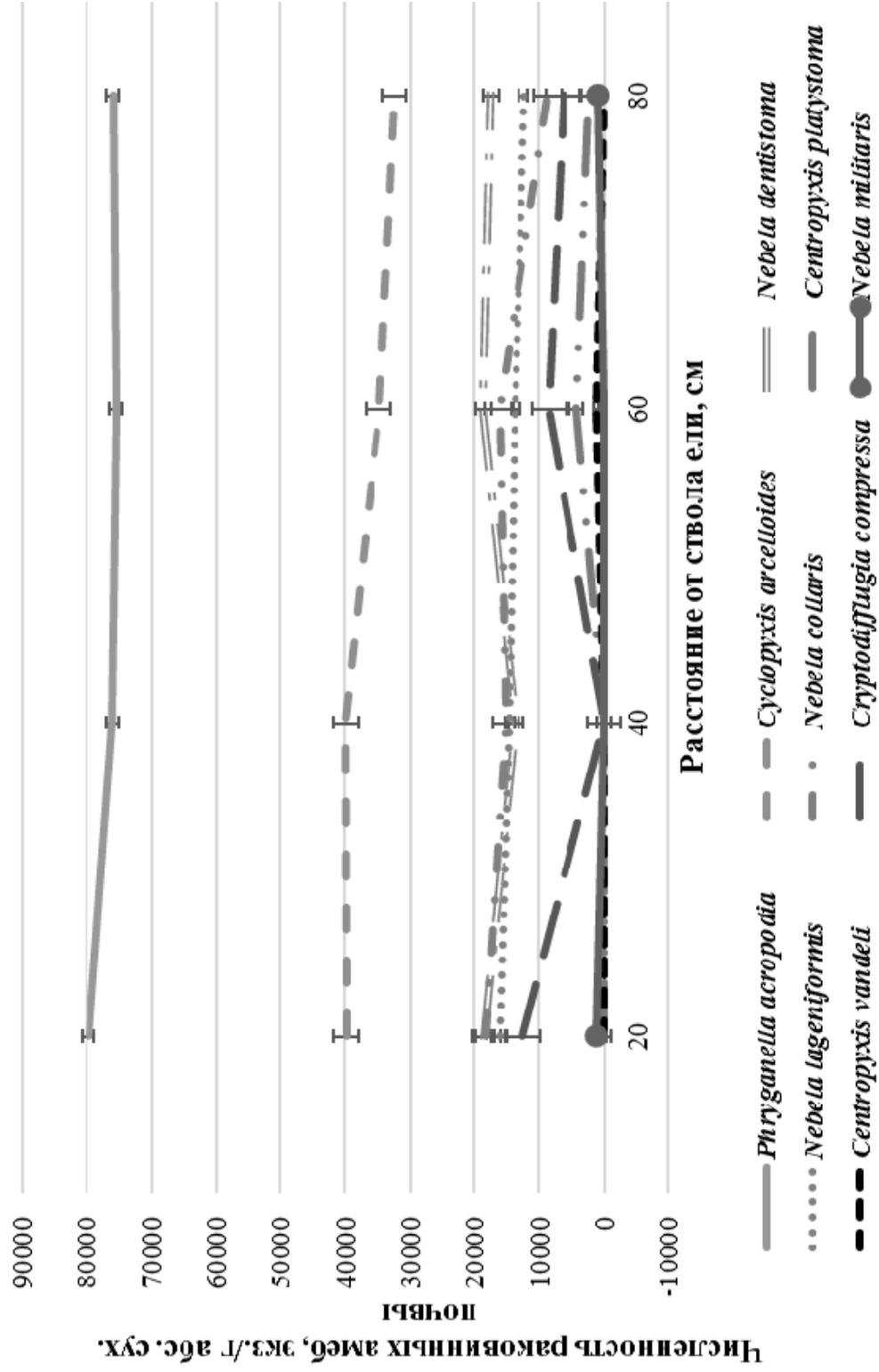


Рисунок 5 – Численность ракообразных амёб в июле в прикорневой зоне ели в зависимости от расстояния до ствола дерева

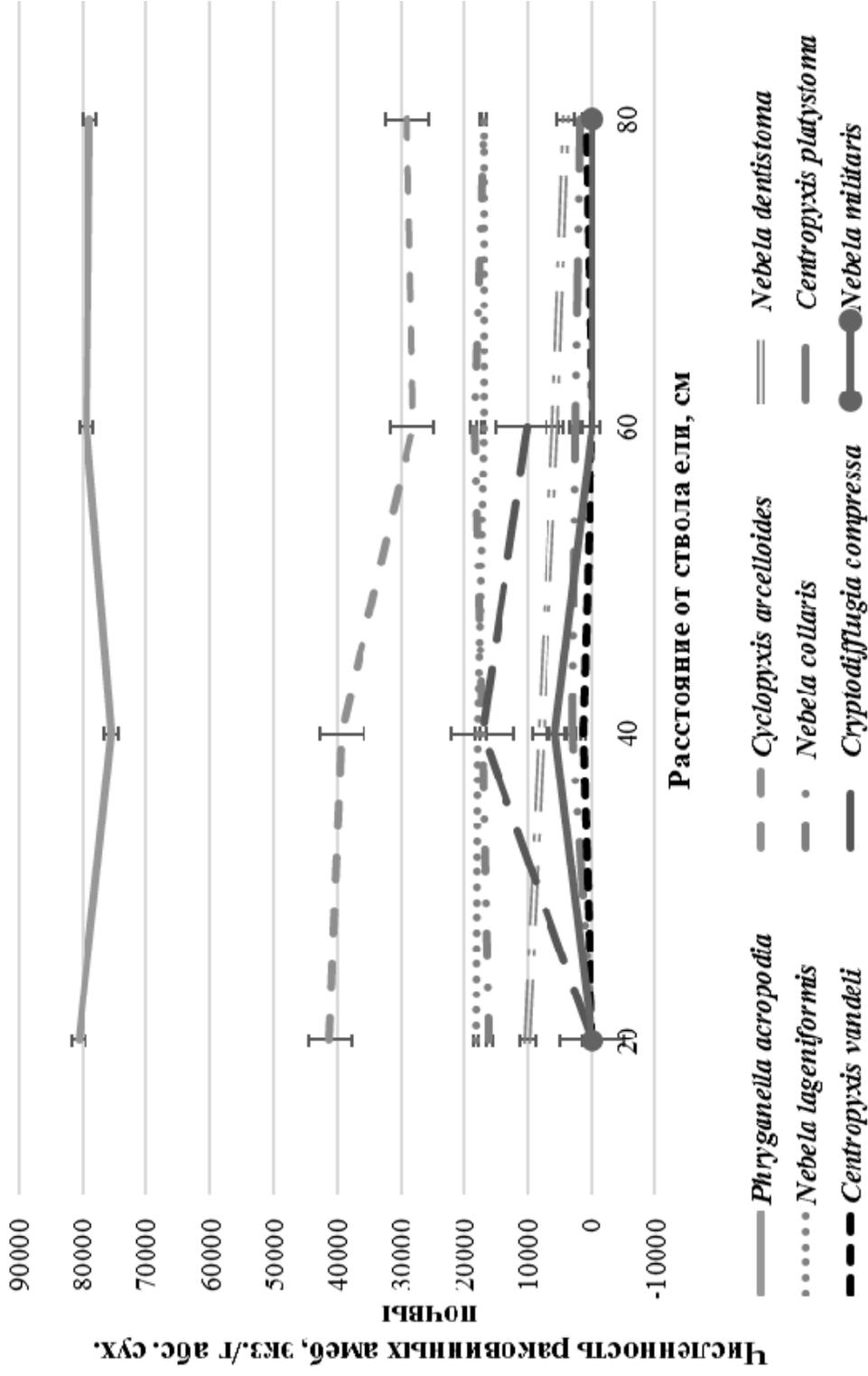


Рисунок 6 – Распределение численности раковинных амёб в августе в прикорневой зоне ели в зависимости от расстояния до ствола дерева

При анализе данных, представленных на рисунке 7, в ризосфере ели обнаружено 7 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*. По пространственному распределению почвенных тестацей в зависимости от расстояния до корневой шейки ели выявлено снижение видового разнообразия раковинных амёб. Доминантным видом являлся *Phryganella acropodia* в 20 см от ствола и составлял 116 тыс. экз./г сухой почвы, значительное снижение численности наблюдалось на расстоянии 40 см (49,5 экз./г). Субдоминантными видами являлись *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodiffugia compressa*, которые не превышали 19 % от общей численности видов раковинных амёб. Рецессивный вид *Nebela militaris* сохранился и составил не более 3 %. Виды *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli* утратили свое положение в распределении. У вида *Phryganella acropodia* максимальное значение численности наблюдалось на расстоянии 20 см.

Среднестатистические значения численности видов почвенных раковинных амёб в ризосфере сосны в весенне-осенний период в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева представлены в таблице 4 и на рисунках 8–12.

Наблюдалось снижение численности видов раковинных амёб с увеличением расстояния от корневой шейки сосны. Основную массу обнаруженных видов тестацей в ризосфере сосны составили представители семейств *Phryganellidae*, *Centropyxidae*, *Hyalospheniidae*. Раковинки обнаруженных видов отнесены к трем морфологическим типам, что говорит об их значительном разнообразии. Больше 80 % составили циклостомные (Ц) и акростомные (Акс) формы. На протяжении всего периода исследования максимальная численность наблюдалась в сентябре у вида *Phryganella acropodia* на расстоянии 40 см. Максимальное значение численности составило 114,4 тыс. экз./г сухой почвы.

Вторым доминирующим видом являлся *Cyclopyxis arcelloides* – 23 % от общей численности тестацей. Максимальная численность обнаружена в мае на расстоянии 40 см и составляла 54,2 тыс. экз./г сухой почвы. Данная группа видов отнесена к циклостомному типу раковин, что доказывает приуроченность морфотипов к определенному типу местообитания – к гумусовому горизонту почв, за счет уплощения вентральной поверхности при осевой симметрии.

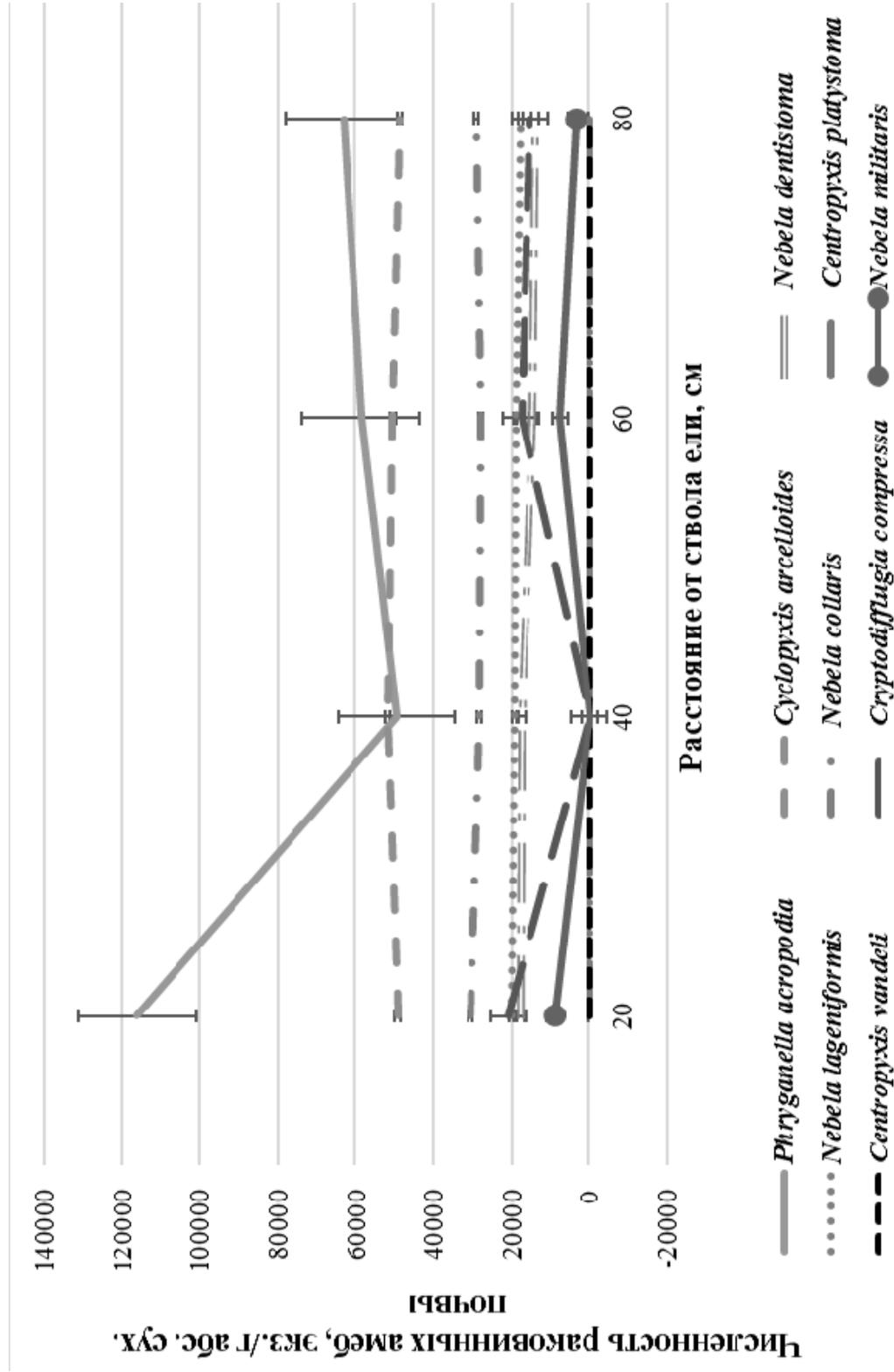


Рисунок 7 – Численность раковинных амёб в сентябре в прикорневой зоне ели в зависимости от расстояния до ствола дерева

Таблица 4 – Среднестатистические значения численности видов почвенных раковинных амёб в прикорневой зоне сосны в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
На расстоянии 20 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	109±4	69±2	73±2	78±3	110±4
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	54±2	35±1	43±1	47±2	46±2
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	19±1	12±0,4	15±0,5	11±0,3	15±0,5
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	24±1	9±0,3	13±0,4	20±1	31±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	28±1	17±0,5	15±0,5	16±0,5	23±1
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	4±0,1	5±0,1	2±0,1	6±0,2	5±0,1
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	0	11±0,3	14±0,4	0	0
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	0	2±0,1	4±0,1	0	0
На расстоянии 40 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	104±3	71±2	69±2	76±3	114±4
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	54±2	29±1	42±1,4	44±1	46±1
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	15±0,5	14±0,4	11±0,3	12±0,4	15±0,5
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	22±1	11±0,4	11±0,4	19±1	23±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	26±1	17±0,5	15±0,5	16±0,5	19±7
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	2±0,1	6±0,2	1±0,03	6±0,2	3±0,1
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	14±0,4	9±0,3	11±0,3	12±0,4	20±1
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	0	0	1±0,03	4±0,1	0

Окончание таблицы 4

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
На расстоянии 60 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	105±4	74±2	68±2	74±2	113±4
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	49±2	30±1	40±1	45±1	41±1
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	8±0,2	10±0,3	12±4	9±0,3	14±0,4
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	24±1	12±0,4	13±0,4	17±1	20±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	23±1	13±0,4	13±0,4	16±0,5	21±1
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	2±0,1	0	0	4±0,1	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	16±0,5	10±0,3	12±0,4	15±0,5	17±0,5
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	7±0,2	2±0,1	1±0,03	5±0,1	4±0,1
На расстоянии 80 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	93±3	67±2	70±2	70±2	98±3
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	1	52±2	27±1	35±1	41±1	39±1
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	5±0,1	7±0,2	10±0,3	8±0,2	13±0,4
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	19±1	9±0,3	10±0,3	15±0,5	19±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	24±1	8±0,2	8±0,2	11±0,3	17±0,5
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	1±0,04	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	6±0,1	5±0,1	0	0	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	12±0,4	8±0,2	0	18±1	14±0,4
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	4±0,1	2±0,05	0,5±0,01	3±0,1	2±0,1
<i>Примечание.</i> Акс – акростомный сжатый морфотип; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный							

Рецессивным видом на протяжении всего периода исследования являлся *Centropyxis vandeli*. Данный вид встречался только в мае–июне на расстоянии 80 см от ствола дерева и насчитывал не более 6 тыс. экз./г сухой почвы. Вид *Centropyxis platystoma* в течение всего периода исследования наблюдался на расстоянии 20–40 см от ствола дерева, элиминировался в июне на расстоянии 80 см. Данная группа видов отнесена к плагиостомному типу раковин, отличающемуся от предыдущего наличием козырька вокруг устья, прикрывающего от засорения и уменьшающего испарение.

Рассмотрим пространственное распределение численности раковинных амёб в прикорневой области сосны.

Известно, что корневая система сосны приспосабливается к особенностям почвы. Если почва рыхлая, хорошо дренированная, у сосны вырастает более мощный стержневой корень, чем у ели.

В прикорневой области сосны обнаружено 9 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris*. Анализ данных, представленных на рисунке 8, показал изменение численности раковинных амёб в зависимости от расстояния до ствола сосны. Анализ данных по пространственному распределению почвенных тестацей в прикорневой зоне сосны позволил обнаружить появление нового вида, не присутствующего в ризосфере ели: *Nebela militaris*. Доминирующим видом остался *Phryganella acropodia*. Максимальная численность данного вида наблюдалась на расстоянии 20 см от ствола сосны. Субдоминантные виды представлены *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela collaris*, *Nebela dentistoma* и *Nebela lageniformis* с относительно невысокой численностью особей. На расстоянии 80 см от ствола сосны численность амёб составляла 4,2 тыс. экз./г. К рецессивным видам относились *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodifflugia compressa* и *Nebela militaris*, составляющие не больше 3 % от общей численности видов раковинных амёб.

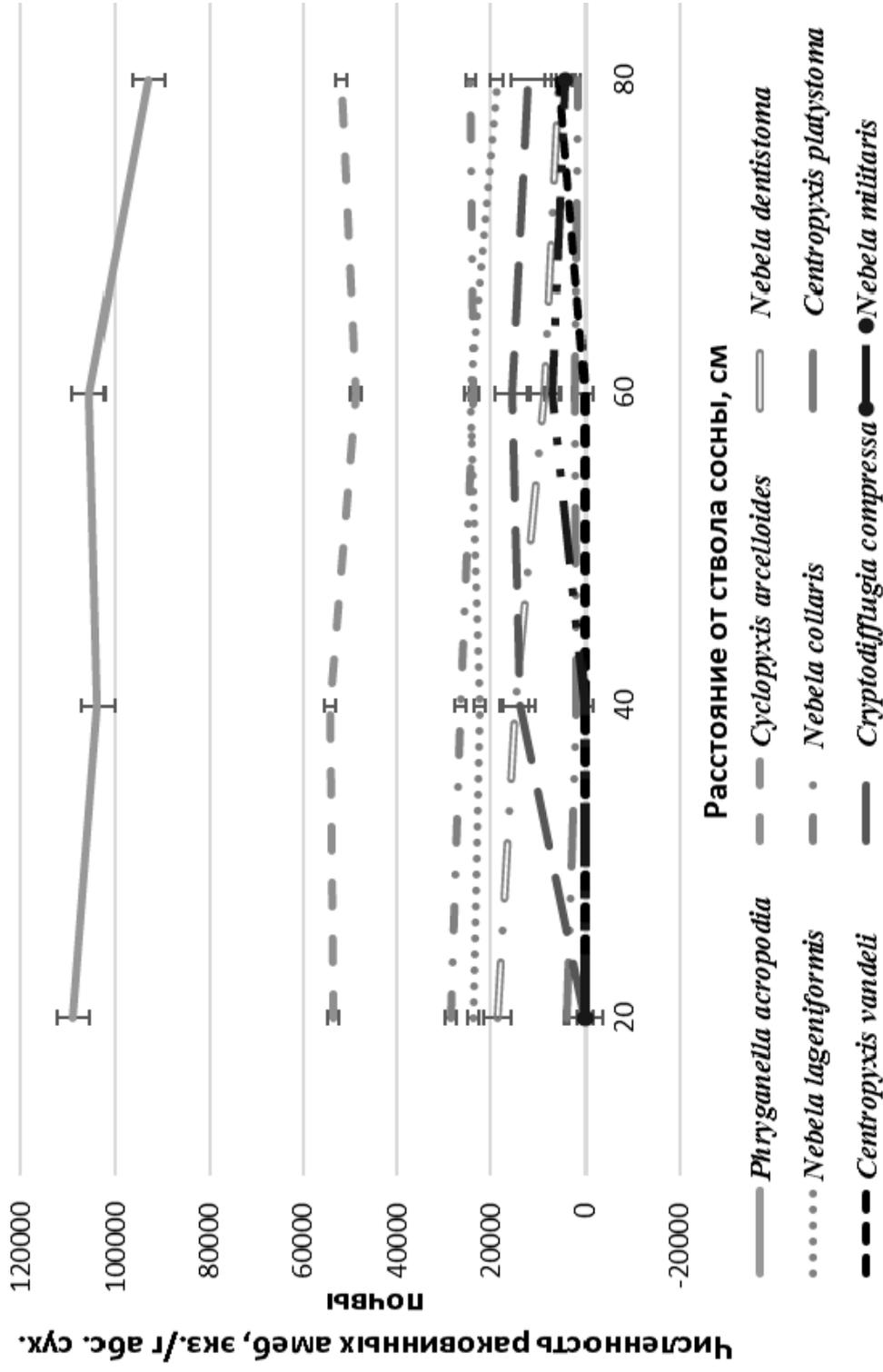


Рисунок 8 – Пространственное распределение численности ракоvinных амёб в мае в прикорневой области сосны в зависимости от расстояния от ствола дерева

Видовой состав раковинных амеб в прикорневой зоне сосны в июне не изменился. В ризосфере сосны наблюдалось 9 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris*. Появился вид *Centropyxis vandeli* с численностью до 5 тыс. экз./г на расстоянии 80 см от ствола дерева. Анализ данных, представленных на рисунке 9, позволил выявить изменение численности раковинных амеб в зависимости от расстояния до ствола сосны. Доминирующим видом, как и в ризосфере ели, остался *Phryganella acropodial*. Максимальная численность данного вида наблюдалась на расстоянии 60 см, в то время как у ели максимальная численность была на расстоянии 20 см от ствола.

Субдоминантные виды представлены *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela collaris*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis* и составили 6–22 % от общей численности раковинных амеб. Рецессивными видами являлись *Centropyxis platystoma*, *Nebela militaris*, *Cryptodifflugia compressa* с максимальной численностью раковинных амеб на расстоянии 20 см от ствола сосны. Эпизодическим видом оказался *Centropyxis vandeli*, не больше 1 %.

Анализ данных, представленных на рисунке 10, показал перераспределение сообществ раковинных амеб в прикорневой зоне сосны в июле. В ризосфере сосны обнаружено 8 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris*. В отличие от предыдущих месяцев, в июле вид *Centropyxis vandeli* элиминировался. Доминантный вид сохранился – *Phryganella acropodia*. Виды *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodifflugia compressa* сохранили свое положение среди субдоминантных видов.

Рецессивными видами являлись *Centropyxis platystoma*, *Nebela militaris*, максимальная численность которых наблюдалась на расстоянии 20 см от ствола сосны.

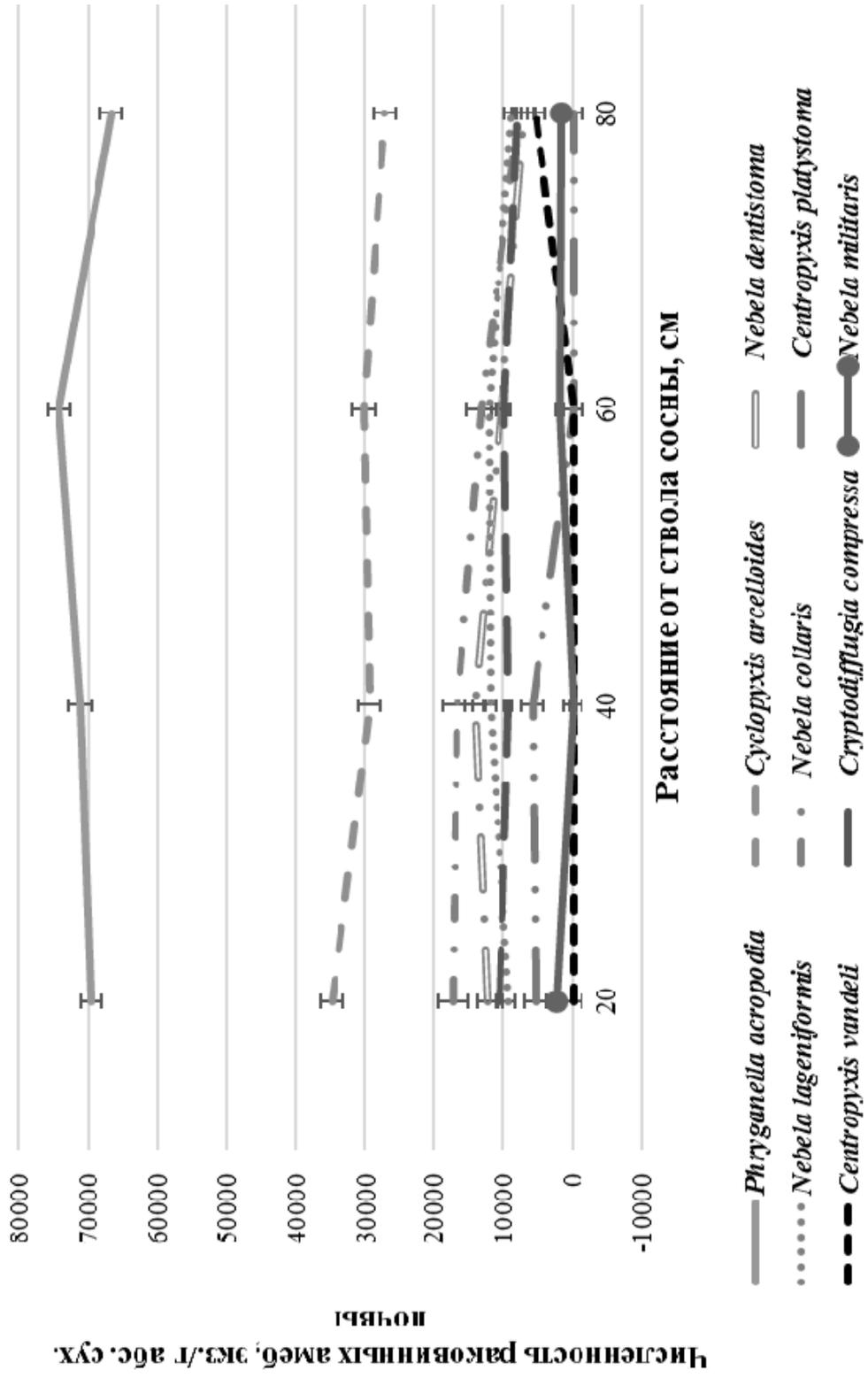


Рисунок 9 – Численность раковых амёб в июне в прикорневой зоне сосны в зависимости от расстояния до ствола дерева

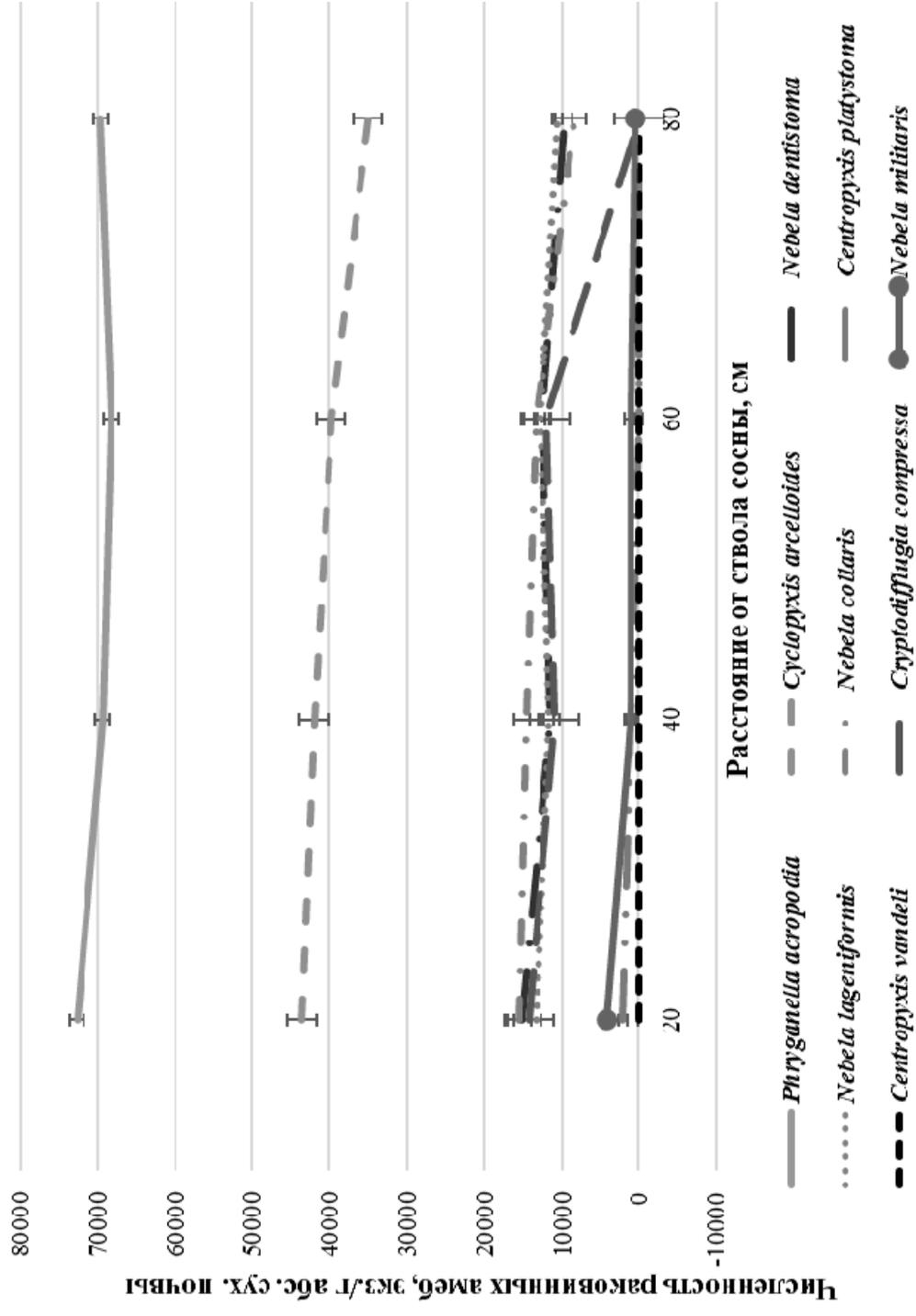


Рисунок 10 – Пространственное распределение численности раковых амёб в июле в прикорневой зоне сосны в зависимости от расстояния до ствола дерева

Из данных, представленных на рисунке 11, видно изменение численности раковинных амеб в зависимости от расстояния до ствола сосны. В ризосфере сосны насчитывалось 8 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebelamilitaris*. Доминантный вид сохранился – *Phryganella acropodia*, максимальное значение особей наблюдалось на расстоянии 20 см от ствола и составило 78,3 тыс. экз./г сухой почвы.

Субдоминантными видами остались *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodifflugia compressa*. Исследуемый видовой состав характеризовался однородным распределением в ризосфере сосны.

У вида *Cryptodifflugia compressa* наблюдалось значительное увеличение численности раковинных амеб, которая на расстоянии 80 см составляла 18 тыс. экз./г сухой почвы. Рецессивные виды остались без изменений по отношению к июльскому периоду. Это *Centropyxis platystoma*, *Nebela militaris*, которые составили не больше 4 % от общей численности раковинных амеб.

Пространственное распределение раковинных амеб в прикорневой зоне сосны в сентябре по сравнению с августом аналогично. В ризосфере сосны обнаружено 8 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis platystoma*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris* (см. рисунок 12). Наблюдалась элиминация вида *Centropyxis vandeli*. Распределение доминирующего вида *Phryganella acropodia* аналогично распределению численности в ризосфере ели. Максимальное значение отмечалось на расстоянии 40 см и составляло 114,4 тыс. экз./г с последующим снижением численности до 98 тыс. экз./г сухой почвы.

Субдоминантные виды сохранили свое положение: *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodifflugia compressa*. Они составляли не более 20 % от общей численности видов раковинных амеб. Рецессивными видами являлись *Centropyxis platystoma*, *Nebela militaris*. Они составляли не более 2 % от общей численности видов раковинных амеб.

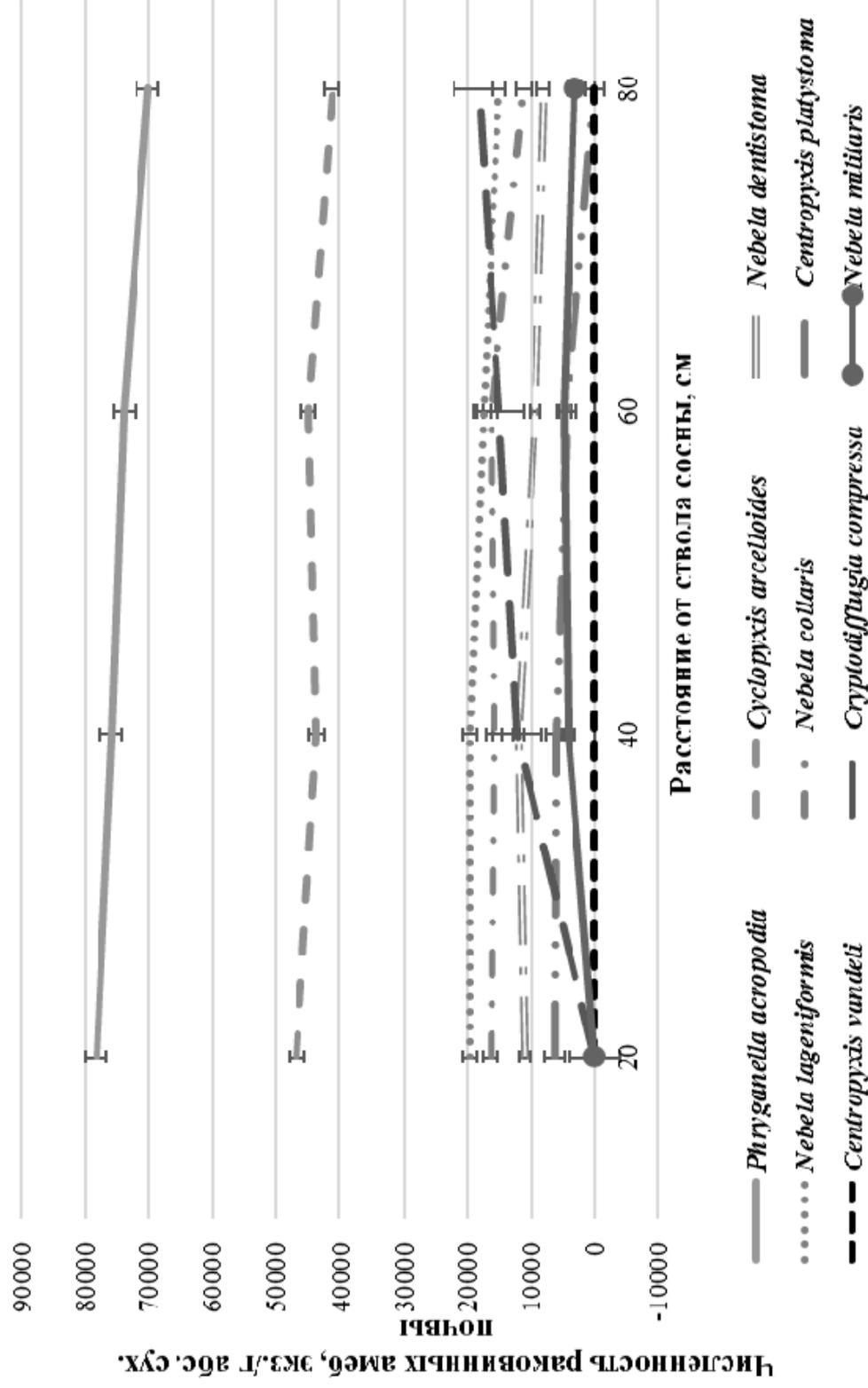


Рисунок 11 – Пространственное распределение численности раковых амб в августе в прикорневой зоне сосны в зависимости от расстояния от ствола дерева

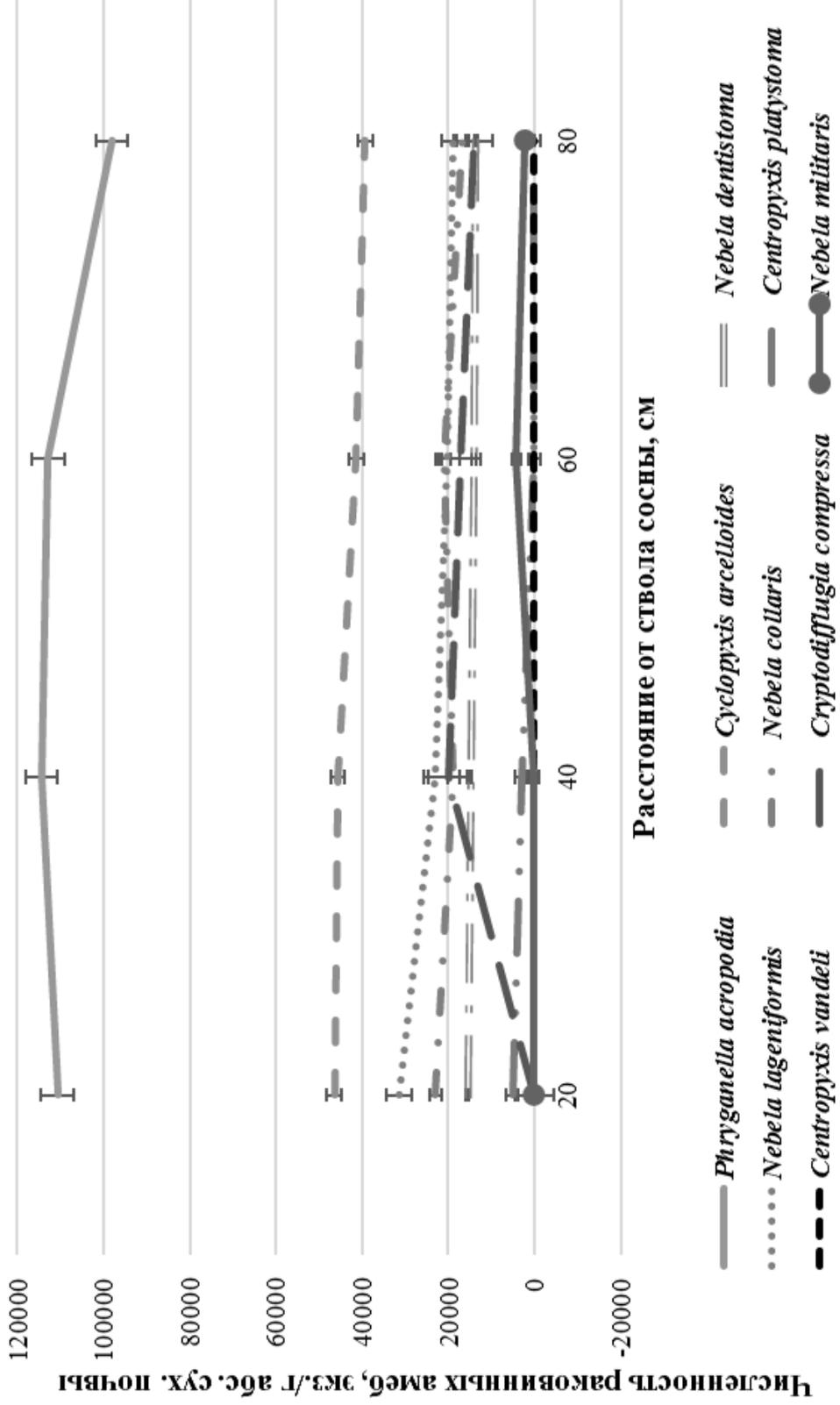


Рисунок 12 – Распределение численности раковинных амёб в селёвке в прикорневой области сосны в зависимости от расстояния до ствола дерева

Таким образом, на основании результатов исследований пространственного распределения почвенных раковинных амёб в ризосфере хвойных пород деревьев можно считать, что видовой состав изученных сообществ тестацей в весенне-осенний период неоднороден. Колебания плотности населения раковинных амёб по декадам вегетативного сезона зависят от температуры и влажности. Количество экземпляров тестацей увеличивалось при повышении влажности почвы и сокращалось с понижением влажности. Максимум влажности почв, наблюдаемый в мае и сентябре, соответствовал пику плотности амёб, количество тестацей увеличивалось с 78 тыс. до 110 тыс. экз./г, то есть примерно в 1,4 раза. Аналогичные данные получены при исследовании экологических особенностей раковинных амёб в окрестностях р. Томи (Булатова, 2010).

Типичными структурообразующими видами являлись *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebelala geniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodifflugi acompressa* с акростомным, плагиостомным и циклостомным типом строения раковинки. Подтвердилась приуроченность морфотипов к определенным местам обитания – к гумусовым горизонтам почв, имеющим значительную мощность. Распределение раковинных амёб в ризосфере ели аналогично распределению в ризосфере сосны. Численность почвенных раковинных амёб в ризосфере ели и сосны изменялась в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева.

Максимальная численность раковинных амёб в течение периода исследования наблюдалась на расстоянии 20–40 см от ствола дерева. Сравнивая с данными, полученными другими авторами при изучении структуры сообществ почвенных тестацей в верхних горизонтах сосны и ели, можно заключить, что наиболее благоприятная область для почвенных беспозвоночных располагается на расстоянии 40 см от корневой шейки ели и сосны (Карташев, Калашникова, 2018). Для сосны максимальная численность амёб составила 240 тыс. экз./г сухой почвы, для ели – 254,4 экз./г сухой почвы. Доминантными видами являлись *Phryganella acropodia* и *Cyclopyxis arcelloides*, относящиеся к циклостомному морфотипу раковинки, питающиеся бактериями, грибами и водорослями. Их разнообразие больше в подстилке с легко разлагающимся опадом. Субдоминантными видами являлись *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*,

Nebela collaris, относящиеся к акростомному морфотипу. К рецессивному виду принадлежали *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, которые относятся к плагиостомному морфотипу, кроме вида *Nebela militaris*, имеющего акростомный тип раковинки. Аналогичные результаты наблюдались в сосняках на территории Кемеровской области, Томской области (Булатова, 2010). В результате исследований установлено, что однокамерные раковинные амёбы *Phryganella*, *Cyclopyxis*, *Nebela*, *Cryptodiffugia* доминируют над численностью двухкамерных *Centropyxis*. Это объясняется наличием прикрытой раковиной верхней стороны тела. Раковина имеет форму колпака или горшочка, нижняя сторона тела открыта для образования псевдоподий, обеспечивающих движение и захват пищи. У большинства тестацей наблюдается тенденция к сужению отверстия, служащего для выхода псевдоподий, или устья, мешающего проникновению внутрь раковин различных паразитических организмов (Rhumbler, 1911).

На исследованном участке хвойных пород деревьев выявлено 9 видов раковинных амёб из 4 семейств и 6 родов, что свидетельствует о высокой гетерогенности хвойной подстилки. Наиболее благоприятная область существования для всех видов раковинных амёб расположена на расстоянии 20 и 40 см от корневой шейки дерева. Особенно богаты раковинными амёбами почвы зрелых сосняков благодаря наличию мохового покрова и высокой мощности подстилки (Булатова, 2010). Установлено, что численность доминантных и субдоминантных видов почвенных раковинных амёб в прикорневой области сосны выше численности тестацей в ризосфере ели. У сосны относительно ели больше затененность кроной дерева, богаче моховой покров, травяная растительность, выше степень разложения опада, мощность подстилки (Булатова, 2011). Аналогичная картина представлена в работах Ю.А. Мазея и О.А. Бубновой (2012) на примере сфагновых биотопов заболоченных лесов Среднего Поволжья.

Сравнительный анализ видового разнообразия почвенных раковинных амёб в прикорневых областях ели и сосны выявил видовые предпочтения в сообществах (таблица 5). На расстоянии 20 см от ствола ели минимальное количество видов – 5, наблюдалось в мае и августе, что указывает на повышение конкуренции за ресурсы. На расстоянии 40 см 5 видов отмечалось в мае, июле и сентябре. На

расстоянии 60 и 80 см от ствола ели находилось типичное число видов, равное 7 и 8.

Таблица 5 – Видовой состав тестацей в прикорневой области ели и сосны

Месяц	Ель				Сосна			
	Расстояние от ствола дерева							
	20 см	40 см	60 см	80 см	20 см	40 см	60 см	80 см
Май	5	5	8	7	6	7	8	9
Июнь	8	7	7	7	8	7	7	8
Июль	7	5	8	8	8	8	7	6
Август	5	9	7	7	6	8	8	7
Сентябрь	7	5	7	7	6	7	7	7
Среднее количество видов	6	6	7	7	6	7	7	7

Для сосны минимальное количество видов амеб, равное 6, как и для ели, наблюдалось в мае, августе и сентябре. Устойчивое число видов тестацей, равное 7, 8, в течение сезона наблюдалось на расстоянии 40 и 60 см. На расстоянии 80 см от ствола сосны происходило перераспределение видов: в мае – 9, в июле – 6.

Типичными структурообразующими видами являлись *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodifflugia compressa* с акростомным и циклостомным типом строения раковинки. Подтвердилась приуроченность морфотипов к определенным местам обитания, к гумусовым горизонтам почв, имеющим значительную мощность. Распределение численности видов раковинных амеб в ризосфере ели характеризовалось большей вариабельностью относительно сосны. Численность почвенных раковинных амеб в ризосфере ели и сосны изменялась в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева. Максимальная численность раковинных амеб в течение периода исследования наблюдалась на расстоянии 20–40 см от ствола дерева. У сосны максимальная численность составила 240 тыс. экз./г почвы, у ели – 254,4 тыс экз./г сухой почвы.

Доминантными видами являлись *Phryganella acropodia* и *Cyclopyxis arcelloides*, составляющие около 46 % от общей численности видов, относящихся к циклостомному морфотипу раковинки.

Субдоминантные виды представлены *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, принадлежащими к акростомному морфотипу. К рецессивному виду принадлежали *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris* с плагиостомным морфотипом, кроме вида *Nebela militaris*, который относится к акростомному типу раковин.

2.2 Пространственное распределение раковинных амёб в прикорневой области березы и тополя

Хорошо заселена раковинными амёбами ризосфера деревьев, в которых обеспечивается контакт амёб с корневой системой и органами растений, погруженными в почву. Пространственное распределение численности сообществ почвенных беспозвоночных в прикорневой области покрытосеменных деревьев исследовано недостаточно. В наших исследованиях изучалось пространственное распределение сообществ раковинных амёб в ризосфере березы и тополя в весенне-осенний период.

Образцы почвы для исследования численности и видовой разнообразия почвенных беспозвоночных отбирались в светло-серых лесных почвах пригорода Томска. Исследование прикорневого пространственного распределения численности сообществ раковинных амёб проводилось в берёзово-зеленомошно-разнотравном лесу. Древесный ярус был образован преимущественно березой пушистой (*Betula pubescens* L.) и тополем (*Populus* L.). Кустарничковый ярус занимал 40 % проективного покрытия растений, в травяном ярусе преобладала крапива двудомная, ромашка обыкновенная, репейник, подорожник.

В ризосфере березы и тополя насчитывалось 11 видов раковинных амёб из 8 родов и 6 семейств. Основную массу почвенных тестацей составляли представители семейств *Phryganellidae* и *Centropyxidae*. Видовой состав раковинных амёб в изученных биоценозах однороден. Наиболее типичными структурообразующими видами являлись *Phryganella acropodia* и *Cyclopyxis arcelloides*.

Общая численность раковинных амёб в ризосфере березы и тополя представлена на рисунке 13.

Из анализа представленных данных видно, что наибольшее количество раковинных амёб наблюдалось в сентябре: береза –

977321 экз./г сухой почвы; тополь – 932046 экз./г сухой почвы. Осенний месяц наиболее благоприятен для жизнедеятельности почвенных тестацей, так как физико-химические свойства почв, такие как увлажнение, кислотность, температура, оптимальны для размножения амёб.

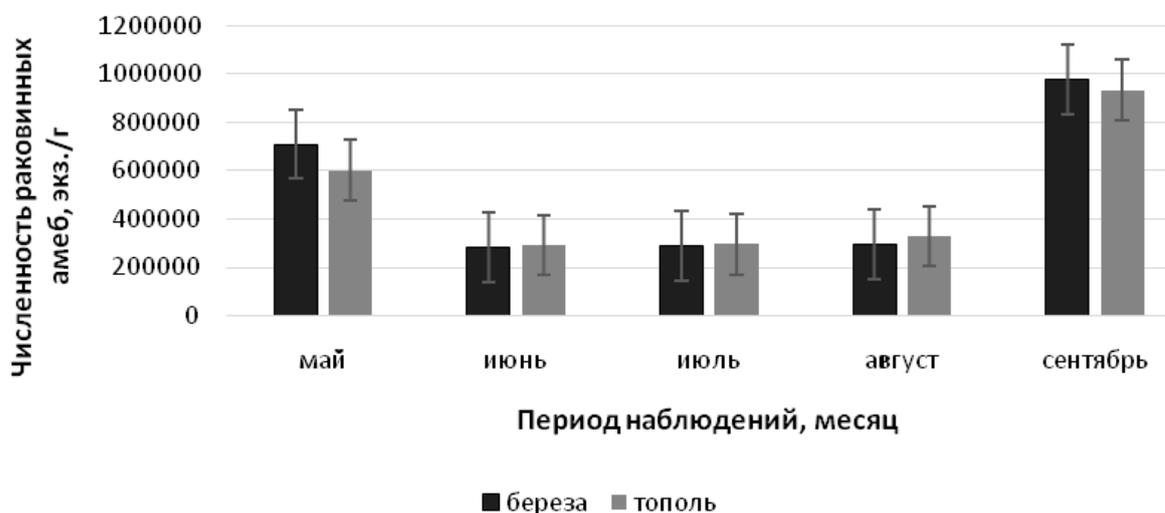


Рисунок 13 – Среднестатистическая численность раковинных амёб в прикорневой области березы и тополя

Снижение численности почвенных беспозвоночных наблюдалось в июне: береза – 280559 экз./г сухой почвы; тополь – 290280 экз./г сухой почвы. Летний период характеризовался низкой влажностью, высокой температурой, что неблагоприятно влияло на сообщества раковинных амёб. Сезонные физико-химические показатели почвы представлены в таблице 6.

Таблица 6 – Физико-химические показатели исследуемых образцов почвы

Месяц	Физико-химические показатели почвы	Береза	Тополь
Май	Влажность, %	42,8	41,5
	pH	6,04	6,69
	Гранулометрический состав	Суглинок легкий	Супесь
	Температура, °C	15,9	
Июнь	Влажность, %	9,27	11,97
	pH	6,07	6,08
	Гранулометрический состав	Суглинок легкий	Супесь
	Температура, °C	23	

Окончание таблицы 6

Месяц	Физико-химические показатели почвы	Береза	Тополь
Июль	Влажность, %	19	19,5
	pH	5,74	6,15
	Гранулометрический состав	Суглинок легкий	Супесь
	Температура, °С	23,2	
Август	Влажность, %	20,1	21
	pH	6,7	6,88
	Гранулометрический состав	Суглинок легкий	Супесь
	Температура, °С	19,9	
Сентябрь	Влажность, %	46,9	39,7
	pH	6,8	6,96
	Гранулометрический состав	Суглинок легкий	Супесь
	Температура, °С	12,4	

Данные, представленные в таблице 7, характеризуют зависимость численности видов почвенных раковинных амёб от расстояния до корневой шейки березы.

С увеличением расстояния от дерева происходило снижение численности видов раковинных амёб. Наибольшее количество тес-тацей наблюдалось на расстоянии 20 и 40 см. Основную часть общей численности составили виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*. В отличие от хвойных пород деревьев, где максимальное значение численности у вида *Phryganella acropodia* наблюдалось на расстоянии 20–40 см от ствола дерева, в ризосфере березы наибольшее значение зафиксировано в мае на расстоянии 60 см от ствола дерева и составило 96 тыс. экз./г сухой почвы.

Максимальное значение численности вида *Cyclopyxis arcelloides* наблюдалось в сентябре и составило 46 тыс. экз./г сухой почвы на расстоянии 40 см от ствола дерева. Рецессивно-эпизодическими видами являлись *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*. Численность эпизодических видов на протяжении всего периода исследования не превышала 8 тыс. экз./г сухой почвы. Подобная закономерность, вероятно, отражает влажность почвы в зависимости от расстояния до комля (Курьина, Прейс, 2011).

Таблица 7 – Численность видов почвенных раковинных амёб в весенне-осенний период в зависимости от расстояния до корневой шейки березы

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
На расстоянии 20 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	87±3	35±1	42±1	38±1	61±2
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	30±1	13±0,3	17±1	18±1	44±1
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	14±0,5	9±0,3	2±0,1	3±0,1	5±0,1
<i>Nebela dentistoma</i>	Акр	1	7±0,2	1±0,04	7±0,2	5±0,1	51±2
<i>Nebela lageniformis</i>	Акр	1	26±1	4±0,1	1±0,04	3±0,1	36±1
<i>Nebela collaris</i>	Акр	1	30±1	6±0,2	2±0,1	5±0,1	39±1
<i>Nebela militaris</i>	Акс	2	0	2±0,05	2±0,1	2±0,1	13±0,4
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	5±0,1	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0,5±0,01	0	2±0,1
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
На расстоянии 40 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	85±3	34±1	40±1	53±2	90±3
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	23±1	14±0,5	16±0,5	0	46±2
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	0	10±0,3	2±0,1	3±0,1	3±0,1
<i>Nebela dentistoma</i>	Акр	1	17±1	5±0,1	7±0,2	6±0,2	54±2
<i>Nebela lageniformis</i>	Акр	1	24±1	4±0,1	1±0,05	2±0,1	36±1
<i>Nebela collaris</i>	Акр	1	27±1	4±0,1	2±0,1	3±0,1	33±1
<i>Nebela militaris</i>	Акс	2	5±0,1	1±0,03	2±0,05	2±0,1	15±0,5
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	2±0,1	5±0,1

Продолжение таблицы 7

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	0	0	3±0,1	0
На расстоянии 60 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	96±3	31±1	43±1	41±1	84±3
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	9±0,3	11±0,4	17±1	16±0,5	41±1
<i>Cryptodifflugia compressa</i>	Плк	1	2±0,1	15±0,5	0	3±0,1	2±0,1
<i>Nebela dentistoma</i>	Акр	1	7±0,2	4±0,1	6±0,2	4±0,1	44±1
<i>Nebela lageniformis</i>	Акр	1	21±0,1	3±0,1	1±0,04	2±0,1	28±1
<i>Nebela collaris</i>	Акр	1	19±0,1	3±0,1	3±0,1	3±0,1	28±1
<i>Nebela militaris</i>	Акс	2	0	1±0,03	1±0,04	2±0,1	11±0,3
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	0	0	0	8±0,2
На расстоянии 80 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	77±3	30±1	40±1	42±1	59±2
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	26±1	10±0,3	15±0,5	16±0,5	40±1
<i>Cryptodifflugia compressa</i>	Плк	1	0	15±0,5	2±0,1	3±0,1	5±0,1
<i>Nebela dentistoma</i>	Акр	1	16±0,5	4±0,1	4±0,1	4±0,1	28±1
<i>Nebela lageniformis</i>	Акр	1	12±0,4	3±0,1	4±0,1	2±0,1	23±1
<i>Nebela collaris</i>	Акр	1	25±1	3±0,1	2±0,1	3±0,1	26±1
<i>Nebela militaris</i>	Акс	2	2±0,1	2±0,1	1±0,03	2±0,1	6±0,2
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	0	0	0	7±0,2

У березы мочковатая корневая система, корни залегают неглубоко и нуждаются в наличии влаги. Максимальное количество питательных веществ сконцентрировано непосредственно возле корней. В ризосфере березы обнаружено 8 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Plagiopyxis glyphostoma*.

Анализ данных, представленных на рисунке 14, позволил заметить, что количество амёб существенно изменялось у разных видов. К доминантным видам относился *Phryganella acropodia* (44 % от суммарного количества амёб), максимальная численность которого наблюдалась на расстоянии 60 см от корневой шейки берёзы. Субдоминантные виды представлены *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela collaris* и *Nebela lageniformis* с наибольшим количеством на расстоянии 20 см от корневой шейки дерева. Для рецессивного вида *Nebela dentistoma* характерна низкая численность с прерывистым пространственным распределением и повышение численности на расстоянии 20 см и 80 см от корневой шейки.

Анализ данных, представленных на рисунке 15, показывает снижение общей численности тестацей, что объясняется уменьшением влажности в июне и повышением температуры. Видовой состав раковинных амёб представлен *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela acollaris*, *Schwabia terricola*. Наблюдалось вытеснение видов *Plagiopyxis glyp hostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxispla tystoma*, *Chlamydophrys minor*. Доминирующим видом остался *Phryganella acropodial*: до 50 % от общей численности раковинных амёб. Максимальная численность вида наблюдалась на расстоянии 20 см от корневой шейки березы – 35281 экз./г почвы. Субдоминантные виды представлены *Cyclopyxis arcelloides* и *Cryptodiffugia compressa*. К рецессивно-эпизодическим видам отнесены *Nebela dentistoma*, *Schwabia terricola*, *Nebela collaris* и *Nebela lageniformis*, численность которых не превышала 8 % от общей численности сообществ.

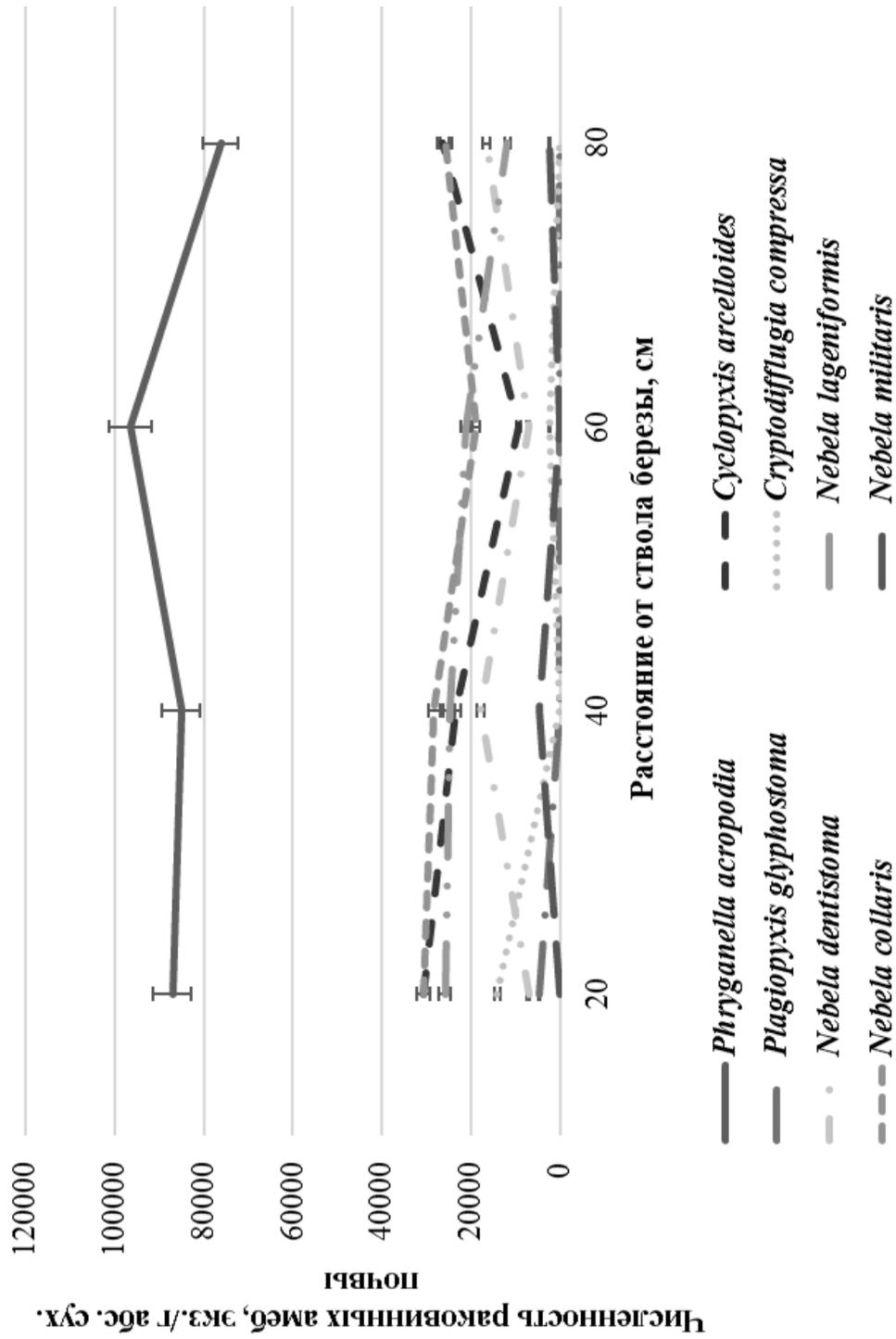


Рисунок 14 – Пространственное распределение численности ракообразных амёб в мае в прикорневой зоне берёзы

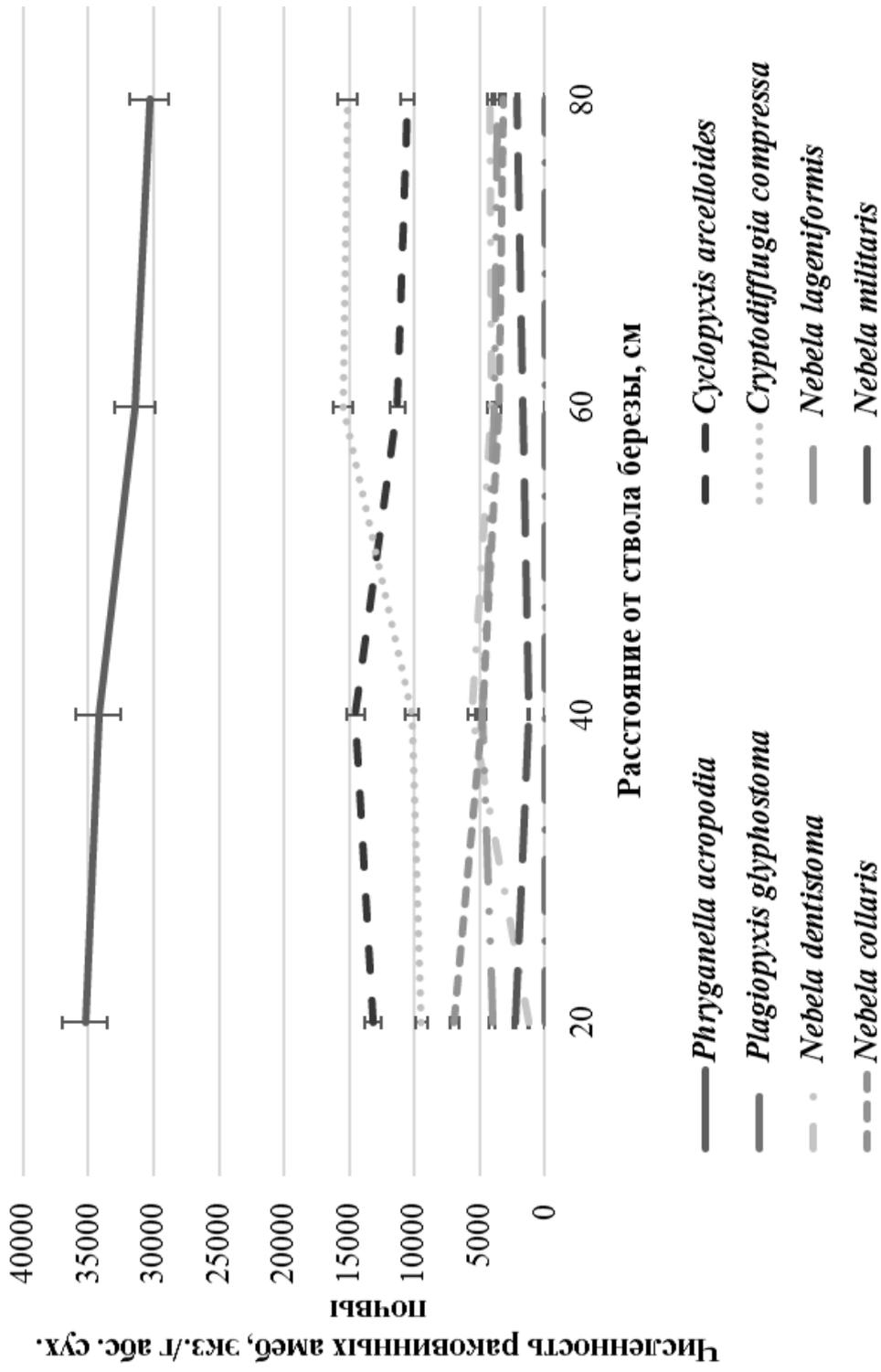


Рисунок 15 – Пространственное распределение численности раковинных амёб в июне в прикорневой области берёзы

В ризосфере березы в июле (рисунок 16) обнаружено 8 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis vandelliv*. В июле количество видов уменьшилось. Такие виды, как *Schwabia terricola*, *Plagiopyxis glyphostoma* не наблюдались. Доминантным видом остался *Phryganella acropodia* и составил 56 % от суммарного количества тестацей. Субдоминантный вид представлен *Cyclopyxis arcelloides*. Виды *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Nebela dentistoma* перешли в субдоминантную группу.

В августе (рисунок 17) в ризосфере березы обнаружено 9 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis vandell*, *Centropyxis platystoma*. Наблюдалось увеличение количества видов раковинных амёб. Появились виды *Schwabia terricola*, *Centropyxis vandell v. sinuate*, *Centropyxis platystoma*. Доминантный вид *Phryganella acropodia* сохранился с максимальным значением численности в 40 см от корневой шейки дерева.

Для вида *Cyclopyxis arcelloides* было характерно практически однородное пространственное распределение численности в прикорневой зоне деревьев, за исключением августовского периода. В августе наблюдалось снижение численности раковинных амёб на расстоянии 40 см с последующим увеличением. Вид являлся субдоминантом и составил 24 % от общей численности амёб. Пространственное распределение численности рецессивных, эпизодических видов раковинных амёб не изменилось, за исключением вида *Centropyxis platystoma*, численность которого сократилась до 1 %.

В сентябре (рисунок 18) произошло значительное увеличение численности – в 3–4 раза по сравнению с предыдущими периодами исследования. В ризосфере березы обнаружено 8 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Nebela militaris*, *Centropyxis vandeli*. Доминантным видом являлся *Phryganella acropodia*.

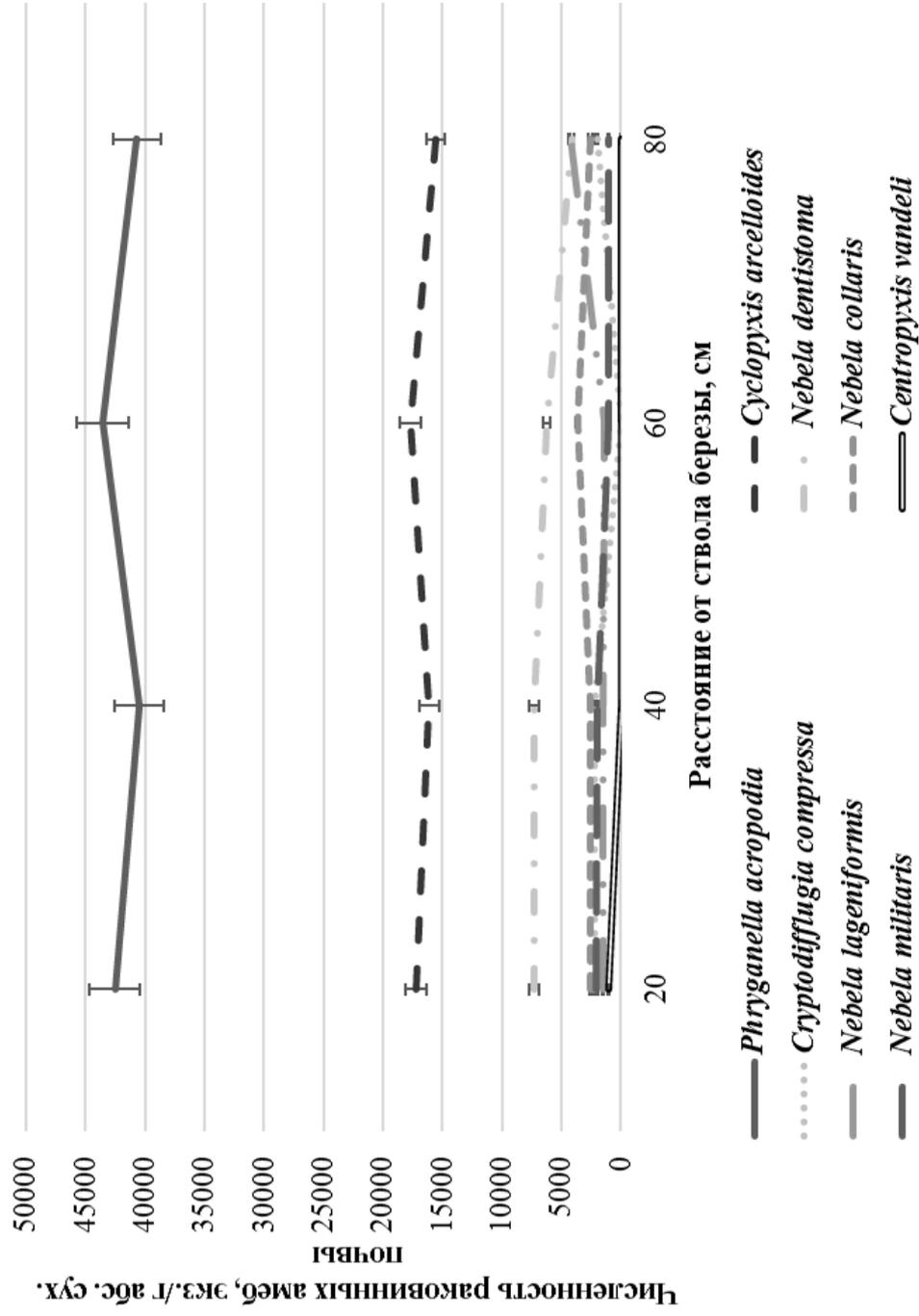


Рисунок 16 – Пространственное распределение численности ракообразных амёб в июле в прикорневой зоне берёзы

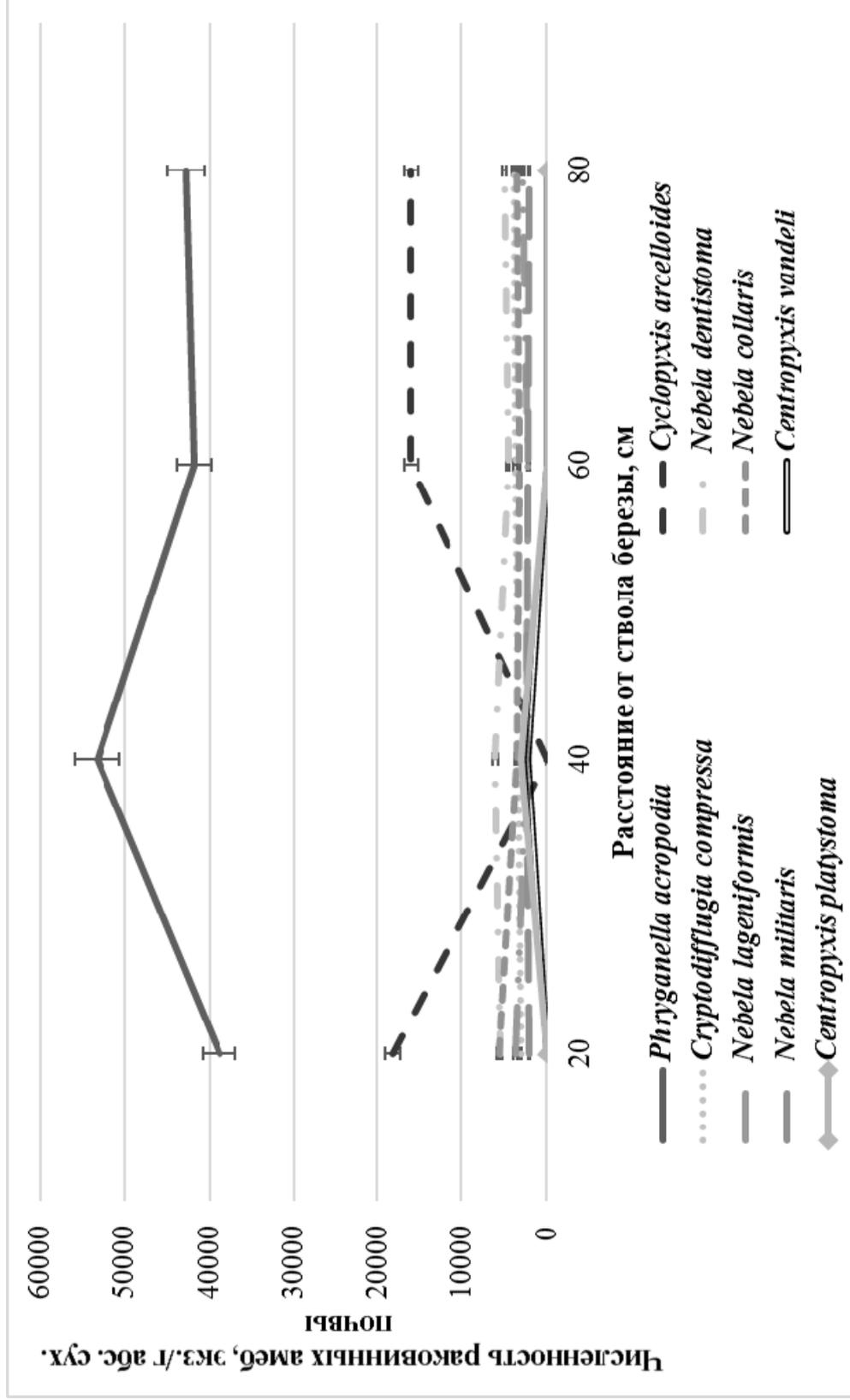


Рисунок 17 – Пространственное распределение численности раковинных амёб в августе в прикорневой зоне березы

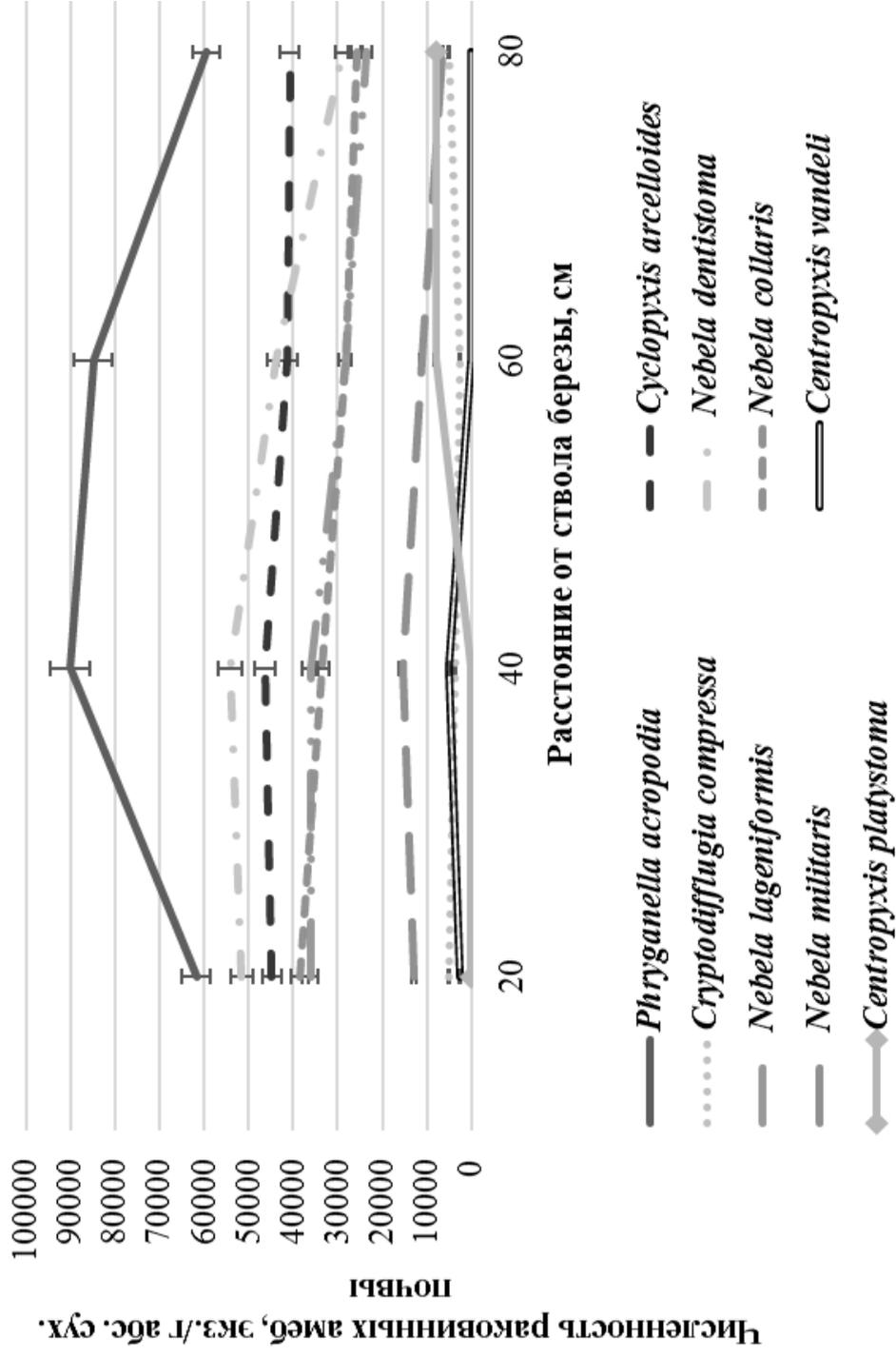


Рисунок 18 – Пространственное распределение численности раковинных амёб в сентябре в прикорневой зоне березы

Максимальное значение численности данного вида наблюдалось на расстоянии 40 см от корневой шейки и составляло 89 тыс. экз./г сухой почвы, на расстоянии 80 см отмечалось снижение численности до 59 тыс. экз./г сухой почвы. Субдоминантными видами являлись *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, численность которых составляла не более 21 % от общей численности раковинных амеб. Рецессивными видами остались *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Centropyxis vandeli* и составили не более 5 %.

Следовательно, в прикорневой зоне берёзы доминантное положение сохраняет вид *Phryganella acropodia*. К субдоминантному виду, который встречается на протяжении всего периода, можно отнести *Cyclopyxis arcelloides*. Вид *Cryptodiffugia compressa* появлялся в качестве субдоминантного в июне. В сентябре происходил переход видов *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* из малочисленных в субдоминантную группу. Малочисленные виды *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*, как правило, были представлены плагиостомными морфотипами.

Исследование пространственного распределения численности раковинных амеб в прикорневой области тополя показало увеличение видового разнообразия тестацей.

Численность видов почвенных раковинных амеб в ризосфере тополя в весенне-осенний период в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева представлена в таблице 8.

Таблица 8 – Численность видов почвенных раковинных амеб в ризосфере тополя в весенне-осенний период в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева

Виды раковинных амеб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амеб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
На расстоянии 20 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	77±3	40±1	44±1	43±1	62±2
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	25±1	15±0,5	18±1	18±1	44±1
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	9±0,3	2±0,1	3±0,1	3±0,1	10±0,3

Продолжение таблицы 8

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	18±1	6±0,2	1±0,04	5±0,1	37±1
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	11±0,4	4±0,1	8±0,3	3±0,1	35±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	27±1	5±0,1	2±0,05	6±0,2	30±1
<i>Nebela militaris</i>	Плк	2	0	3±0,1	0	2±0,1	13±0,4
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Chlamydophrys minor</i>	Плк	1	2±0,1	0	0	0	0
На расстоянии 40 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	63±2	35±1	42±1	43±1	80±3
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	29±1	18±1	17±1	19±1	41±1
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	4±0,1	1±0,02	3±0,1	3±0,1	12±0,4
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	16±0,5	6±0,2	1±0,05	5±0,1	36±1
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	19±1	3±0,1	8±0,2	2±0,1	32±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	30±1	6±0,2	1±0,04	5±0,1	28±1
<i>Nebela militaris</i>	Плк	2	9±0,3	2±0,1	1±0,04	3±0,1	9±0,3
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	0	1±0,02	0	0	0
<i>Chlamydophrys minor</i>	Плк	1	0	0	0	0	0
На расстоянии 60 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	57±2	35±1	41±1	45±2	78±3

Окончание таблицы 8

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы				
			май	июнь	июль	август	сентябрь
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	21±1	17±1	15±0,5	18±1	41±1
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	6±0,2	2±1	2±0,1	2±0,1	12±0,4
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	27±1	5±0,1	1±0,04	4±0,1	33±1
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	15±0,5	2±0,1	8±0,2	2±0,1	32±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	0	6±0,2	1±0,04	5±0,1	28±1
<i>Nebela militaris</i>	Плк	2	4±0,1	3±0,1	1±0,04	3±0,1	9±0,3
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	7±0,2	0	3±0,1	3±0,1	0
<i>Chlamydothrys minor</i>	Плк	1	0	0	0	0	0
На расстоянии 80 см от корневой шейки							
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	39±1	34±1	40±1	45±1	71±2
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	18±1	15±0,5	14±0,4	17±1	59±2
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	2±0,1	5±0,1	1±0,04	2±0,1	9±0,3
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	25±1	5±0,1	1±0,03	4±0,1	29±1
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	14±0,4	2±0,1	7±0,2	1±0,04	22±1
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	9±0,3	6±0,2	1±0,04	4±0,1	28±1
<i>Nebela militaris</i>	Плк	2	2±0,1	3±0,1	1±0,03	3±0,1	9±0,3
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	4±0,1	0	0	0	0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	4±0,1	0	1±0,03	4±0,1	0
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	2±0,1	0	2±0,1	0	0
<i>Chlamydothrys minor</i>	Плк	1	0	0	0	0	0

Наблюдалось снижение численности видов раковинных амеб с увеличением расстояния от корневой шейки тополя. Основную массу обнаруженных видов тестацей в ризосфере тополя составили представители семейств *Phryganellidae*, *Centropyxidae*, *Hyalospheniidae*. Раковинки этих видов отнесены к трем морфологическим типам, что говорит об их значительном разнообразии. Больше 80 % составили циклостомные (Ц) и акростомные (Акс) формы. На протяжении всего периода исследования максимальная численность наблюдалась в сентябре у вида *Phryganella acropodia* на расстоянии 40 см. Максимальное значение численности составило 80 тыс. экз./г сухой почвы. Вторым доминирующим видом являлся *Cyclopyxis arcelloides*. В отличие от березы, где максимальная численность была на расстоянии 20–40 см, в ризосфере тополя она наблюдалась в сентябре на расстоянии 80 см и составила 59 тыс. экз./г сухой почвы. Данная группа видов отнесена к циклостомному типу раковин. Полученный результат подтвердил приуроченность морфотипов к определенному местообитанию – гумусовому горизонту почвы, за счет уплощения вентральной поверхности при осевой симметрии (Гельцер, 1986). Рецессивно-эпизодическими видами на протяжении всего периода исследования являлись *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*, *Chlamydothrys minor*, имеющие численность не более 7 тыс. экз./г сухой почвы. Данная группа видов отнесена к плагиостомному типу раковин, отличающемуся от предыдущего наличием козырька вокруг устья, прикрывающего от засорения и уменьшающего испарение.

В прикорневой области тополя обнаружено 11 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Nebela militaris*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*, *Chlamydothrys minor*. Известно, что корни тополя мощные, находятся на поверхности и распространяются на расстояние 3–4 м (Гельцер, 1972). Анализ данных по пространственному распределению почвенных беспозвоночных в прикорневой зоне тополя позволил выявить новые виды, не присутствовавшие в прикорневой зоне березы: *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*, *Chlamydothrys minor*. Доминирующим видом, как и в ризосфере березы, остался *Phryganella acropodia*

и составил 46 % от суммарной численности раковинных амеб. Максимальная численность данного вида наблюдалась на расстоянии 20 см от корневой шейки тополя, в то время как у березы она была на расстоянии 60 см от корневой шейки. Субдоминантными видами остались *Cyclopyxis arcelloides* и *Nebela collaris* – 35 %. Вид *Nebela dentistoma* стал субдоминантом и составил 8 %, а *Nebela lageniformis* достигал 10 %. К рецессивным видам принадлежали *Cryptodifflugia compressa*, *Centropyxis vandeli*, *Nebela militaris*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis platystoma*, *Chlamydophrys minor*, которые составили не больше 1 % от общей численности видов раковинных амеб.

В ризосфере тополя в мае (рисунок 19) обнаружено 11 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*, *Chlamydophrys minor*. Доминантный вид с высокой численностью на расстоянии 20 см от корневой шейки тополя равномерно снижал численность с увеличением расстояния. Для двух субдоминантных видов тестацей были характерны высокие значения численности в 20 и 40 см от ствола дерева с последующим снижением.

Вид *Nebela dentistoma* демонстрировал повышение численности на расстоянии 60 и 80 см от корневой шейки дерева, что указывает на конкурентные взаимоотношения между видами в прикорневой области тополя.

С повышением среднемесячной температуры и понижением влажности в июне (рисунок 20) наблюдалось уменьшение общей численности амеб в прикорневой области тополя. Происходило расслоение пространственного распределения численности и сокращение видового разнообразия раковинных амеб. В июне обнаружено 8 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis platystoma*.

Доминирующий вид был представлен *Phryganella acropodia*, численность которого составила 53 % от общей численности раковинных амеб. Максимальная численность данного вида наблюдалась на расстоянии 20 см от корневой шейки тополя.

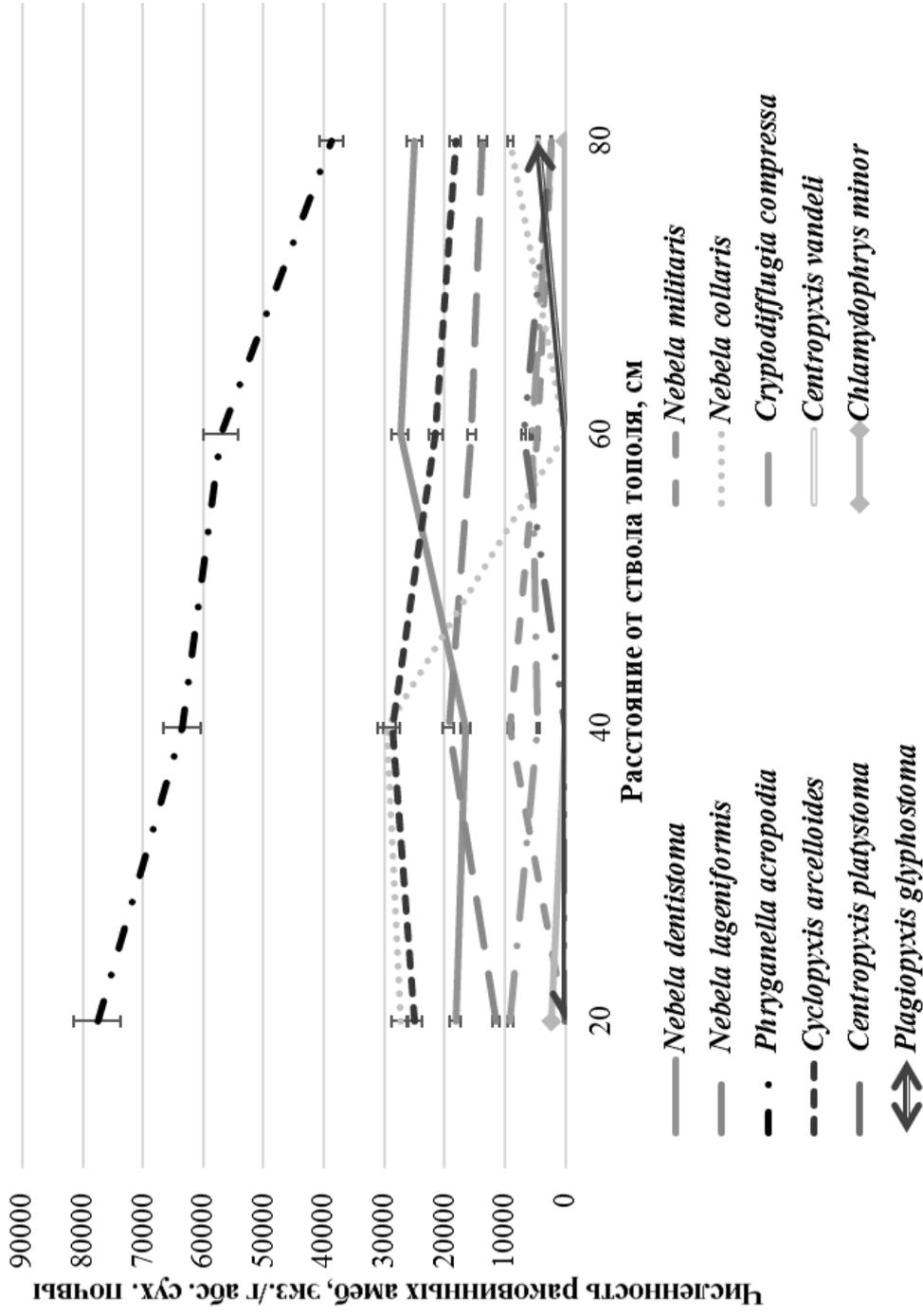


Рисунок 19 – Пространственное распределение численности ракообразных амёб в мае в прикорневой зоне тополя

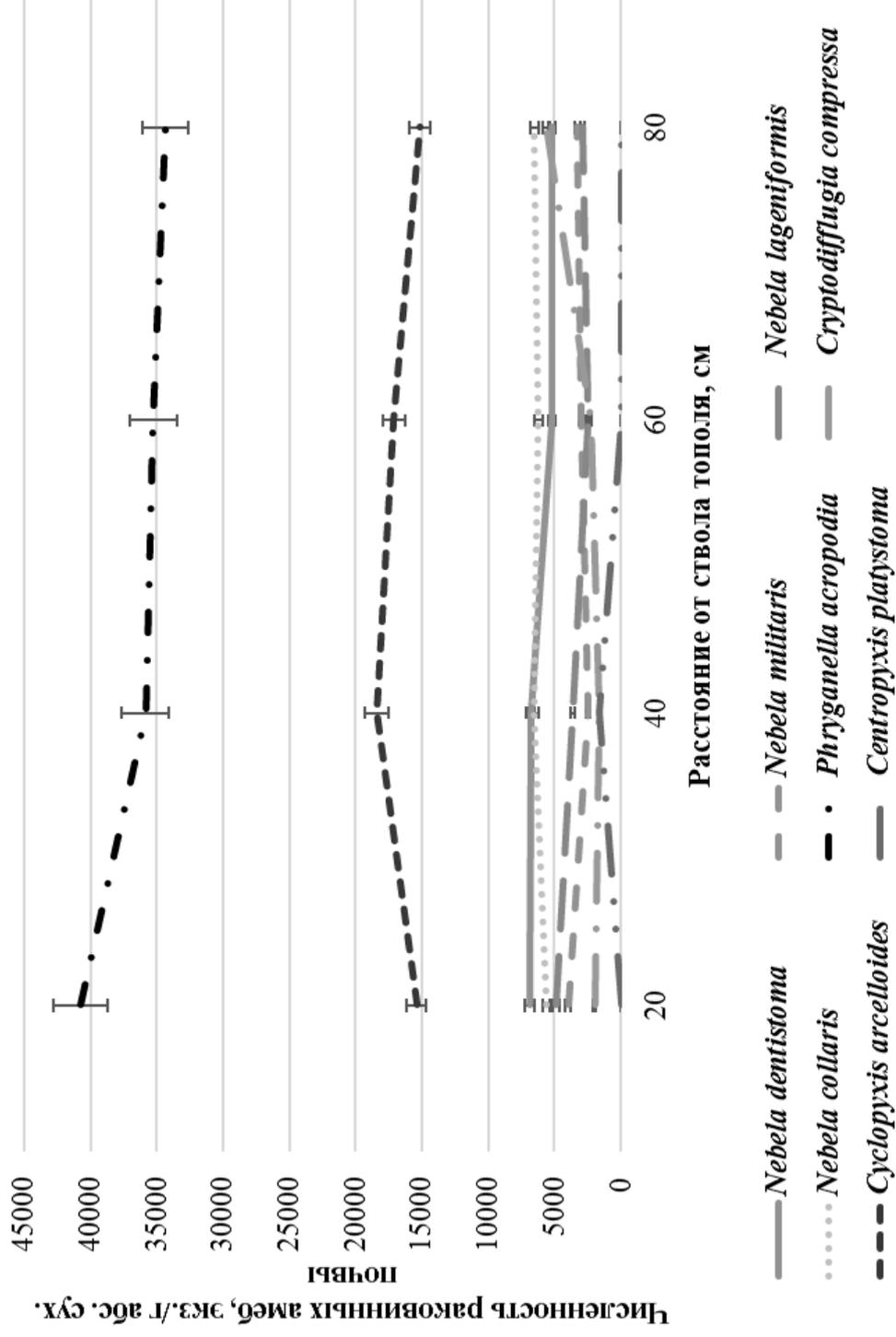


Рисунок 20 – Пространственное распределение численности раковинных амёб в июне в прикорневой области тополя

Из субдоминантов присутствовал вид *Cyclopyxis arcelloides* с высокой численностью на расстоянии 40 см от ствола тополя – 21 % от общей численности. Произошло смещение субдоминантов вида *Nebela dentistoma* и *Nebela collaris* в группу низкой численности. Эпизодическими видами остались *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela lageniformis*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis platystoma* с плагиостомным морфотипом.

В ризосфере тополя в июле (рисунок 21) обнаружено 9 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*. Продолжалось пространственное расслоение численности доминирующих видов тестацей с высокой численностью в наиболее влажном участке – 20 см от корневой шейки тополя. Доминантный вид сохранился, им являлся *Phryganella acropodia*, он составил 57 % от суммарного количества тестацей. Вид *Cyclopyxis arcelloides* сохранил свое положение среди субдоминантных видов совместно с *Nebela lageniformis*, что не характерно для предыдущих месяцев. Рецессивные виды были представлены *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma* и составили не более 4 % от общей численности раковинных амеб.

Пространственное распределение почвенных раковинных амеб в августе (рисунок 22) с повышением влажности выравнивалось и слабо изменялось с расстоянием до ствола дерева. В ризосфере тополя насчитывалось 9 видов раковинных амеб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*. Доминантный вид *Phryganella acropodia* сохранился, максимальное значение его численности наблюдалось на расстоянии 60 см и составляло 45126 экз./г сухой почвы. Субдоминантный вид был представлен *Cyclopyxis arcelloides*, характеризовался однородным пространственным распределением в прикорневой области тополя. Рецессивные виды не изменились по отношению к июльскому периоду. К ним отнесены *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*.

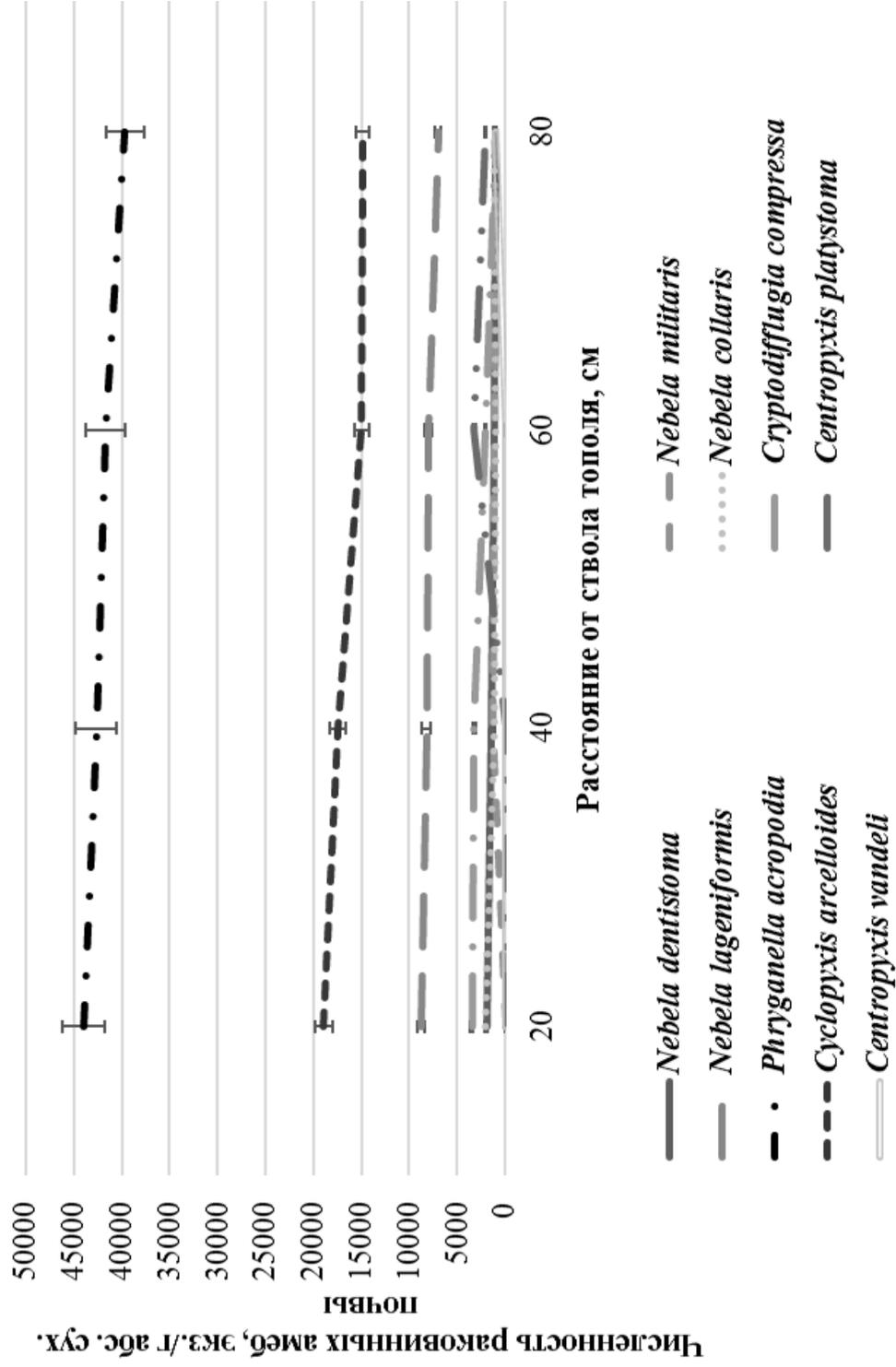


Рисунок 21 – Пространственное распределение численности раковинных амёб в июле в прикорневой зоне тополя

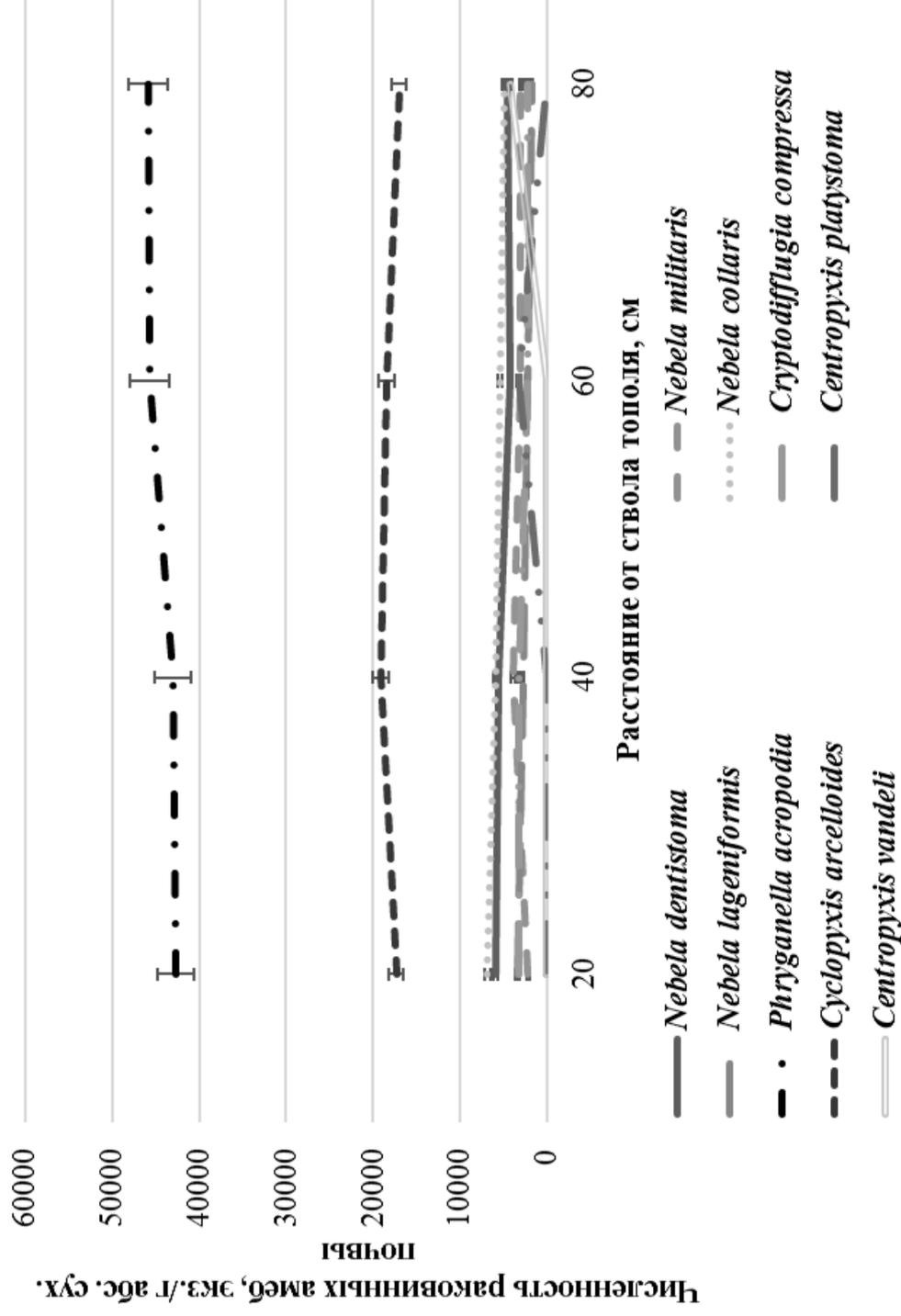


Рисунок 22 – Пространственное распределение численности раковинных амёб в августе в прикорневой области тополя

Повышение влажности и объемов листового опада в качестве благоприятных внешних условий привели к увеличению общей численности амёб и дифференциации их пространственного распределения (рисунок 23). Высокие значения численности различных видов тестацей наблюдались на расстоянии 20, 40 и 80 см от корневой шейки тополя. Обнаружено 7 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Schwabia terricola*. Наблюдалась элиминация вида *Centropyxis vandeli*. Пространственное распределение доминирующего вида *Phryganella acropodia* было аналогично распределению в области березы в сентябрьский период. Максимальное значение зарегистрировано на расстоянии 40 см и составляло 80263 экз./г сухой почвы с последующим снижением численности. Субдоминантными видами являлись *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela collaris*. Вид *Nebelala geniformis* по сравнению с прикорневой областью березы перешел в субдоминантную группу и составил 15 % от общей численности раковинных амёб. Вид *Cyclopyxis arcelloides* изменил пространственное распределение при максимальном значении на расстоянии 80 см от корневой шейки. В августе наблюдалось однородное распределение вида в зависимости от расстояния до корневой шейки тополя. Рецессивные виды были представлены *Cryptodiffugia compressa* и *Schwabia terricola* и составляли не более 6 % от общей численности раковинных амёб.

Необходимо отметить, что пространственное распределение численности раковинных амёб в прикорневой области тополя и березы аналогично. На различном расстоянии от корневой шейки тополя обнаружено 7 видов раковинных амёб: *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Nebela militaris*. Наблюдалась элиминация вида *Centropyxis vandeli*. Пространственное распределение численности доминирующего вида *Phryganella acropodia* аналогично распределению в прикорневой области березы за данный период. Максимальное значение отмечалось на расстоянии 40 см и составляло 80 тыс. экз./г сухой почвы с последующим снижением численности до 71 тыс. экз./г сухой почвы. Субдоминантными видами являлись *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela collaris*.

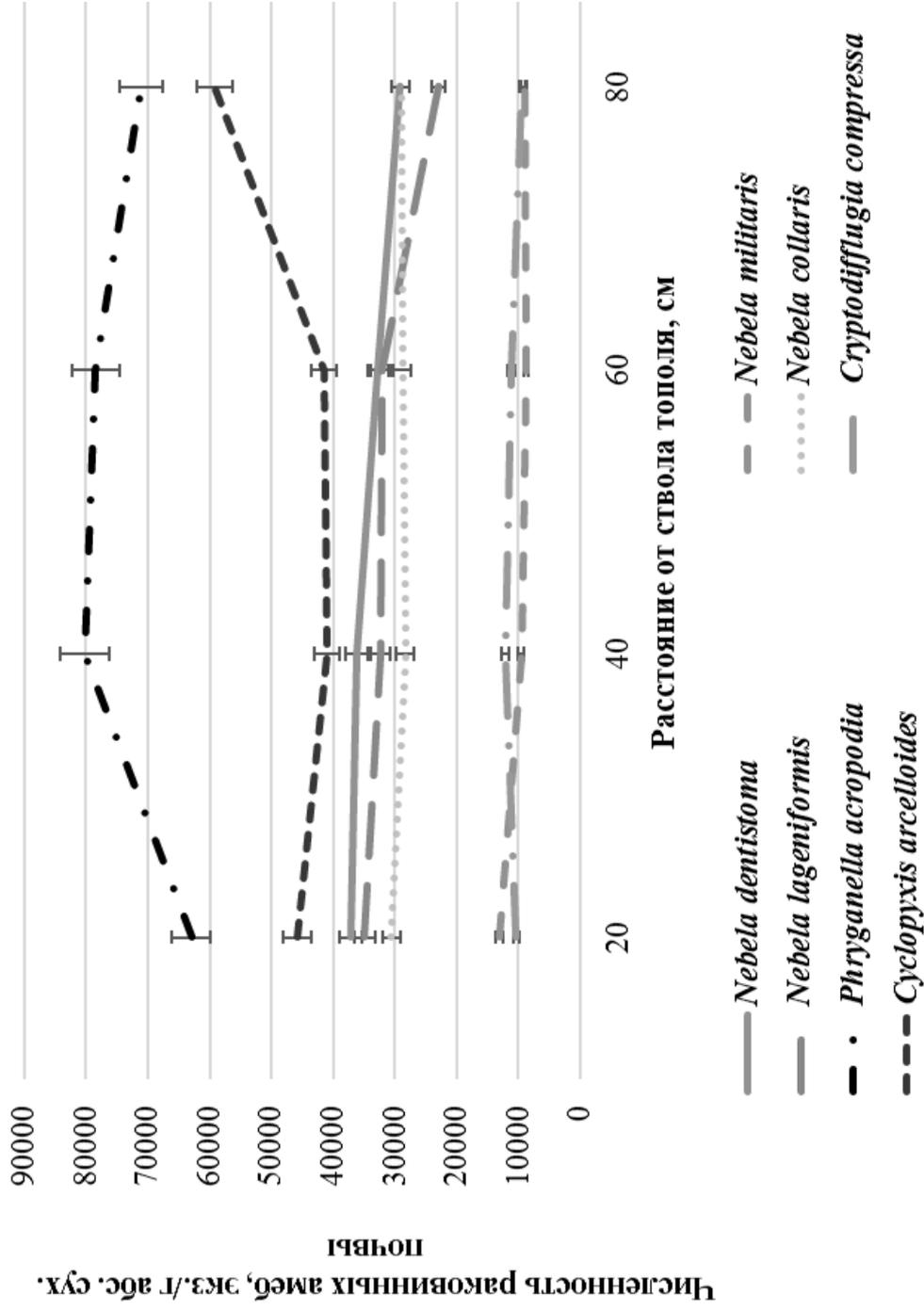


Рисунок 23 – Пространственное распределение численности ракообразных амёб в сентябре в прикорневой зоне тополя

Вид *Nebela lageniformis* по сравнению с прикорневой зоной березы у тополя стал субдоминантным и составил 15 % от общей численности раковинных амеб. Вид *Cyclopyxis arcelloides* изменил пространственное распределение при максимальном значении на расстоянии 80 см от корневой шейки, которое составило 59 тыс. экз./г сухой почвы. Рецессивные виды сохранили свое положение. Ими являлись *Cryptodiffugia compressa* и *Nebela militaris*. Они составили не более 10 % от общей численности раковинных амеб.

Видовое разнообразие тестацей в прикорневой области березы и тополя представлено в таблице 9.

Таблица 9 – Видовое разнообразие тестацей в прикорневой области березы и тополя

Месяц	Береза				Тополь			
	Расстояние от ствола дерева							
	20 см	40 см	60 см	80 см	20 см	40 см	60 см	80 см
Май	7	6	6	6	7	7	7	10
Июнь	7	7	7	7	7	8	7	6
Июль	8	7	6	7	6	7	8	8
Август	7	8	7	7	7	7	8	7
Сентябрь	8	8	8	8	7	7	7	6
Среднее количество видов	7	7	6	7	6	7	7	7

Из анализа полученных данных следует, что в среднем тестацей представлены 6–7 видами. Максимальное количество видов зафиксировано в мае на расстоянии 80 см от ствола тополя. У березы наблюдалось однородное распределение видов раковинных амеб в зависимости от расстояния до ствола дерева.

Следует отметить, что в хвойном лесу наблюдается преобладание численности раковинных амеб по сравнению с лиственным. В берёзовом лесу разложение подстилки происходит относительно быстро, не обеспечивая больших запасов органики, что не способствует развитию богатой фауны тестацей. Хвойный лес характеризуется хорошо развитым моховым покровом, травяной растительно-

стью, высокой степенью разложения опада, мощностью подстилки, создающими наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности раковинных амёб. Аналогичные данные, полученные при исследовании восстановления антропогенно-нарушенных почв, приводятся в работах У.А. Булатовой (2011).

Таким образом, согласно полученным данным в прикорневой зоне берёзы доминантное положение занимал вид *Phryganella acropodia*. К субдоминантному виду, который встречался на протяжении всего периода исследования, можно отнести *Cyclopyxis arcelloides*. Вид *Cryptodifflugia compressa* наблюдался как субдоминантный в июньский период. В сентябре происходил переход видов *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* из рецессивных в субдоминантные.

В прикорневой зоне тополя обнаружено 11 видов раковинных амёб. Пространственное распределение раковинных амёб в прикорневой области тополя аналогично распределению в прикорневой области берёзы. Доминантным видом являлся *Phryganella acropodia* на протяжении всего периода исследования. К субдоминантным видам относился *Cyclopyxis arcelloides* в период с мая по август и только в сентябре к нему присоединялись *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*. Максимальная численность раковинных амёб в период исследования наблюдалась на расстоянии от 20 до 60 см от корневой шейки дерева.

Таким образом, пространственная структура численности и видового состава сообществ раковинных амёб динамична и адаптивно перестраивается в весенне-летний период в зависимости от пищевых ресурсов и конкуренции.

Необходимо заметить, что видовое распределение тестацей в прикорневой области берёзы однородно в пределах 7, 8 видов. Исключение составили майские показатели с невысоким количеством видов – 6 на расстоянии 40, 60 и 80 см от ствола дерева. Вероятно, это связано с повышенной конкуренцией. Наиболее благоприятным месяцем являлся сентябрь с повышенным числом видов, равным 8, независимо от расстояния до ствола берёзы.

Видовое разнообразие раковинных амёб в прикорневой области тополя однородно. Высокая численность видов на расстоянии 80 см от ствола тополя наблюдалась в мае и июле. Невысокое число видов

тестацей, равное 6, отмечалось в июле в 20 см от ствола тополя. Характерно, что высокая численность раковинных амеб в прикорневой области березы и тополя в мае и сентябре не коррелирует с видовым разнообразием.

3 ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ НА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

3.1 Хроническое влияние сеноманских минерализованных растворов на сообщества раковинных амёб

Разливы минерализованных сеноманских растворов приводят к деградации биоценозов на десятках квадратных километров. Степень изменения растительного покрова зависит от глубины проникновения сеноманских вод в почвенный слой. Наиболее чувствительны растения с поверхностным типом корневой системы, многолетние кустарники и деревья. Изменения в плодородии почв нарушают сообщества беспозвоночных животных (Карташев, 2007).

Минерализованные почвы встречаются отдельными пятнами среди основного почвенного типа, образуя с последним комплексы. Они распространены во многих районах: в Казахстане, Средней Азии, Западной Сибири, Среднем и Нижнем Поволжье, на юге Украины. В качественном составе солей по отдельным природным областям существует зависимость, связанная с особенностями климата и геохимическими процессами почвообразования. В лесостепных и степных районах при общем незначительном засолении почв и минерализации грунтовых вод в составе солей преобладают карбонаты и бикарбонаты натрия, сульфаты, обуславливающие содовый и содово-сульфатный типы засоления почв. Засоленные почвы юга Западной Сибири в основном сосредоточены в лесостепной и степной зонах и в значительной степени определяют высокую комплексность почвенного покрова. Сложность обусловлена неравномерным распределением солей в грунтах, слабой дренированностью территории, неодинаковой мощностью и гранулометрическим составом почвенного слоя. Перечисленные особенности способствуют формированию сложного почвенного покрова с преобладанием интразональных засоленных почв – солончаков, солонцов и солодей, которые характеризуются низким плодородием. Наиболее распространенными засоленными почвами в регионе являются солонцы, которые занимают 8,8 млн гектаров. Около 20 % их сосредоточено в Барабинской низменности. Большая часть солонцов находится

в активной стадии солонцового процесса, который идёт на фоне непрекращающегося соленакопления (Семендяева и др., 1984).

Отрицательное влияние солености почв на биологические объекты связано с щелочной реакцией среды, высоким осмотическим давлением, токсическим действием легкорастворимых солей (хлоридов, нитратов, сульфатов, карбонатов натрия и магния), увеличением минерализации органического вещества. В солончаках снижается уровень потенциального плодородия, уменьшается доступность макро- и микроэлементов для растений. Наблюдается снижение степени насыщенности почвы кальцием за счет замещения его натрием и магнием. Доступность кальция подавляется, его дефицит приводит к ослаблению защитной функции при солевом стрессе растений. Токсическое действие натрия увеличивается в присутствии хлоридов, ухудшая поглощение питательных элементов засоленной почвы, прежде всего азота, фосфора, калия (Артамонова, 2010).

Засоленную почву населяют специфические формы простейших, составляющие фауну биоценозов (Николюк, 1956, 1965; Sandon, 1927; Kubiena, 1938). Типичные почвенные инфузории *Colpoda* отличаются стойкостью и большой физиологической пластичностью, встречаются в подвижных песках пустынь (Бродский, Янковская, 1930; Гельцер, 1988). Почвенные протисты живут и размножаются в анаэробных условиях, их жизнедеятельность проходит при кислотности 3,5–9,75 (Kulik-Kuslemska, 1961). При наступлении неблагоприятных условий почвенные простейшие цистируются. Цисты простейших устойчивы к действию солей, высоких температур и антисептиков.

Педобионты используются в качестве индикаторов солевого режима почв. В солончаках наблюдается специфический состав беспозвоночных: галофиты, отдельные виды стафилин, чернотелок. Некоторые группы животных, в большей степени калькофиты – моллюски, диплоподы, мокрицы – являются индикаторами кальция. Раковинные корненожки многочисленны в болотных почвах. Высокая численность раковинных амеб, десятки тысяч в 1 г почвы, отмечена в кислых почвах хвойных лесов. Тестацеи развиваются в слое подстилки. В засоленных почвах раковинные корненожки сосредоточены в горизонте В, где концентрация солей относительно низкая.

На нефтеразработках сложно оценить влияние сеноманских растворов на сообщества тестацей. Сырая нефть, находящаяся в различных соотношениях с пластовой водой, рассматривается как многокомпонентный загрязнитель. Загрязнение пластовыми сеноманскими водами приводит к хлоридно-натриевому засолению. Во многих экспериментальных исследованиях обнаружено повышение устойчивости к солям кальция, натрия, калия и другим соединениям многих видов амёб, инфузорий и жгутиконосцев. Повышение устойчивости к солям у простейших сочетается с повышением устойчивости к действию других агентов: этанолу, температуре, нефти (Хазиев, 1981; Баер, Крылов, 2000).

Основную массу обнаруженных видов тестацей в торфяных почвах Советского месторождения нефти составляли представители семейств *Centropyxidae*, *Euglyphidae*, *Trinematidae* (Смолина, Карташев, 2013). Необходимо отметить, что влияние минерализованных сеноманских растворов на раковинных амёб не исследовалось.

В наших исследованиях изучалось изменение сообществ раковинных амёб при хроническом влиянии сеноманских растворов в зависимости от их концентрации в почве. Исследования проводились в естественных условиях в течение пяти месяцев – с мая по сентябрь, с концентрациями внесения сеноманских растворов 50, 100, 200 г/кг почвы при параллельном контроле. Для исследований выбран смешанный лес. Основными древесными породами в исследуемом лесу были береза, осина, сосна, ель. Подрост представлен березой, осинкой, елью. Исследования проводились на правом берегу Томи на расстоянии 500 м от прибрежной зоны реки.

Отбор почвенных проб осуществлялся ежемесячно в период с 25 апреля по 25 сентября 2016–2017 годов в пяти точках на каждом загрязненном участке и на контрольных участках. Для оценки влияния различных концентраций сеноманских растворов на сообщества раковинных амёб в естественных условиях использовались модельные площадки. Площадки располагались на ровной поверхности, без кочек и ям, подроста и подлеска. Почва представлена светло-серым лесным умеренно длительно промерзающим подтипом. Площадка разделялась на квадраты. Каждый квадрат равномерно загрязнялся одноразовым внесением минерализованных сеноманских растворов с концентрациями 50, 100 и 200 г/кг. В качестве контрольных площадок использовались незагрязненные участки почвы

в пределах выбранной модельной площадки. Масса объединенной пробы составляла 1 кг и разделялась на две части – для анализа раковинных амеб и измерения почвенной влажности. Пробы почв для анализа брали в поверхностном горизонте на глубине 0–10 см.

Для исследования влияния минерализованных растворов на сообщества раковинных амеб использовались минеральные подземные воды апт-альб-сеноманского водоносного комплекса нижнего гидрогеологического этажа Среднесургутского месторождения. Воды относились к классу соленых с величиной минерализации 19,3 г/л и сохранением хлоридного, натриевого состав хлоркальциевого типа, с пластовой температурой от 28 до 35 °С. Водородный показатель варьировал от 5,5 до 7,6 и воды изменялись от слабокислых до слабощелочных. Хлор являлся доминирующим ионом в общем химическом составе и в ряду катионов стоял на первом месте (11347,3–12431,3 г-экв/дм³), натрий – на втором месте (6650,2–7400,3 г-экв/дм³). Ионы кальция (44,0–53,7 г-экв/дм³) превалировали над ионами магния (0,9–12,7 г-экв/дм³). Гидрокарбонат-ионы присутствовали в количестве 1,8–5,4 г-экв/дм³. Воды очень жесткие, диапазон проявлений общей жесткости был неширок и составил 29,1 мг-экв/дм³.

Видовой спектр раковинных амеб в зависимости от концентрации сеноманских растворов неоднороден (таблица 10). Основное количество видов раковинных амеб относилось к 5 морфологическим типам с однокамерным и двухкамерным строением. К акростомному типу относились раковинные амебы с терминально расположенным устьем при осевой симметрии с возможным латеральным сжатием: *Euglypha anodonta*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Euglypha laevis*. У плагиостомного типа эксцентричное расположение раковин на вентральной стороне и полость не разделена на брюшко и козырек: *Chlamydophrys minor*, *Cryptodifflugia compressa*, *Centropyxis vandeli*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Centropyxis aerophila*. К циклостомному типу относились *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cyclopyxis eurystoma*, имеющие сферическую или полусферическую форму с уплощенной центральной поверхностью и центрально расположенным устьем. К криптостомному типу принадлежали раковинные амебы, имеющие щелевидные, эксцентрично расположенные на вентральной подошве псевдостомы, прикры-

тые выступами дорзальной стенки, – *Plagiopyxis glyphostoma* (Мазей, Цыганов, 2006). Видовое разнообразие раковинных амёб при концентрации сеноманских растворов 100 г/кг сокращалось на три однокамерных вида – один вид акростомный и 2 вида плагиостомных. При концентрации минерализованных растворов 200 г/кг элиминировалось пять видов однокамерных амёб – два вида акростомных и 3 вида плагиостомных, наиболее просто устроенных морфологических типов.

Таблица 10 – Виды раковинных амёб при различной концентрации сеноманских растворов

Вид раковинных амёб	Концентрация растворов, г/кг				Особенности строения	
	0	50	100	200	Морфотип	Тип раковины
<i>Euglypha anodonta</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Chlamydophrys minor</i>	+	+	+	+	Плк	Однокамерная
<i>Phryganella acropodia</i>	+	+	+	+	Ц	Однокамерная
<i>Cryptodifflugia compressa</i>	+	+	–	–	Плк	Однокамерная
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	+	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Nebela dentistoma</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela militaris</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela lageniformis</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela collaris</i>	+	+	–	–	Акс	Однокамерная
<i>Centropyxis vandeli</i>	+	+	+	+	Плк	Двухкамерная
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	+	+	+	+	Крк	Двухкамерная
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	+	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	–	Акс	Однокамерная
<i>Trinema lineare</i>	+	+	+	–	Плк	Однокамерная
<i>Trinema complanatum</i>	+	+	–	–	Плк	Однокамерная
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	Плк	Двухкамерная

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком

В серо-лесных почвах в течение весенне-осеннего периода наблюдалось 16 видов раковинных амёб.

Доминирующими по численности являлись *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis*

aerophila. К субдоминантным видам относились *Euglypha anodonta*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*. Малочисленные виды были представлены *Chlamydomphrys minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema complanatum*. При концентрации сеноманских растворов 100 г/кг элиминировались три вида однокамерных амёб: *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela collaris* и *Trinema complanatum*. При концентрации 200 г/кг наблюдалась элиминация пяти видов тестацей: *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela collaris*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*. Все пять видов раковинных амёб относились к однокамерным и характеризовались низкой численностью популяций в контрольных условиях.

Изменение общей численности раковинных амёб при внесении различной концентрации сеноманских растворов в период исследования представлено на рисунке 24.

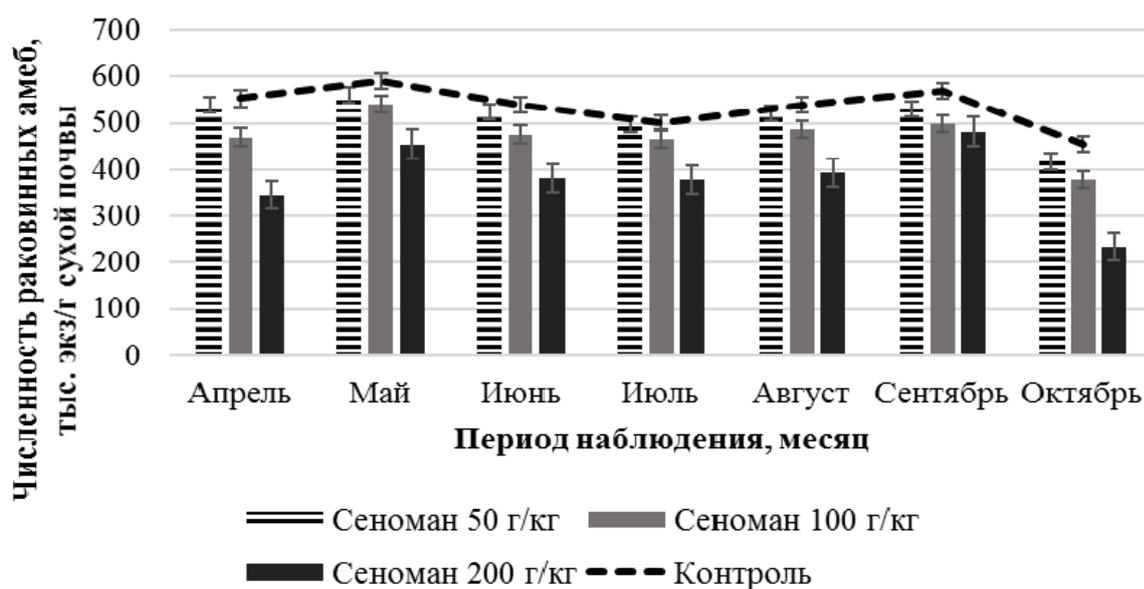


Рисунок 24 – Общая численность раковинных амёб при действии сеноманских растворов

Как видно на рисунке 24, характер сезонной динамики численности раковинных амёб однородный с максимальными значениями в мае и сентябре. Минимальные значения численности наблюдались в пробах с концентрацией сеноманских растворов 200 г/кг. Анализ сезонной динамики численности раковинных амёб при концентрации 100 г/кг и 200 г/кг показал изменение, которое характеризовалось двухвершинным типом в мае и сентябре. Известно, что май и

сентябрь отличаются высокой влажностью, которая регулируют обилие и видовое разнообразие раковинных амёб (Уткина, Мазей, 2015). При высокой влажности сеноманские растворы оказывают менее выраженное влияние на численность раковинных амёб.

Анализ среднестатистических данных, представленных в таблице 11, выявил дифференцированную устойчивость различных видов раковинных амёб к сеноманским растворам при концентрации 50 г/кг. К наиболее устойчивым видам, численность которых не изменилась в течение сезона наблюдений, можно отнести *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Общая численность доминантов составила 86 % от всей численности раковинных амёб. Максимальная численность тестацей наблюдалась в мае у вида *Phryganella acropodia* и составляла 102 тыс. экз./г.

К менее устойчивым отнесены виды, численность которых под влиянием сеноманских растворов снижалась на протяжении лета до осени: *Euglypha anodonta*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*. Максимальная численность наблюдалась в сентябре у вида *Euglypha laevis* и составляла 17 тыс. экз./г.

Неустойчивыми видами раковинных амёб, численность которых снизилась с первых дней добавления сеноманских растворов и сохранялась в течение периода наблюдений, оказались *Chlamydothryx minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema complanatum*.

При концентрации сеноманских растворов 100 г/кг отмечалось снижение численности раковинных амёб (таблица 12). Снижение численности в два и три раза было характерно для вида *Trinema complanatum*. Снижение численности тестацей при хроническом действии сеноманских растворов происходило в летне-осенний период.

Виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila* сохраняли доминантное положение при действии сеноманских растворов. Снижение численности популяций разных видов начиналось с первых месяцев загрязнения сеноманскими растворами и сохранялось в течение периода наблюдений.

Таблица 11 – Численность раковинных амёб при концентрации сеноманских растворов 50 г/кг

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Число камер	Концентрация сеноманского раствора 50 г/кг				
			Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы (К/О)				
			Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Euglypha anodonta</i>	Акс	1	13±1 12±1	12±1 11±0,5	12±1 12±1	13±0,5 14±1	12±0,4 13±1
<i>Chlamydomphrys minor</i>	Плк	1	8±1 7±0,4	6±0,4 5±0,1	6±1 5±0,1	6±0,1 5±0,02	6±0,2 6±0,5
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	101±3 102±1	98±0,3 97±0,4	92±1 91±2	98±1 94±0,3	107±4 99±1
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	1±0,1 0,1±0,02	1±0,03 1±0,1	1±0,1 0,4±0,05	1±0,1 0,4±0,04	1±0,1 0,3±0,01
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	78±1 76±1	79±8 73±3	72±0,4 70±2	73±2 72±1	82±2 73±2
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	70±1 74±3	68±0,02 72±2	68±1 64±2	66±2 68±0,4	73±1 71±3
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	10±0,3 9±0,4	8±1 8±1	7±0,3 7±1	7±0,1 7±0,5	7±0,1 7±0,2
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	7±1 6±0,4	5±0,1 4±0,1	4±0,2 3±0,1	5±0,2 5±0,2	5±0,2 3±0,4

Окончание таблицы 11

Виды раковинных амеб	Морфотип раковинки	Число камер	Концентрация сеноманского раствора 50 г/кг				
			Численность раковинных амеб в тыс. экз./г сухой почвы (К/О)				
			Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$8 \pm 0,1$ $8 \pm 0,05$	$4 \pm 0,01$ $5 \pm 0,2$	$4 \pm 0,2$ $4 \pm 0,1$	$7 \pm 0,1$ $5 \pm 0,2$	$5 \pm 0,1$ $5 \pm 0,1$
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	70 ± 1 62 ± 2	60 ± 1 61 ± 2	51 ± 1 53 ± 1	59 ± 1 58 ± 2	60 ± 1 55 ± 2
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	72 ± 2 64 ± 1	66 ± 1 $65 \pm 0,5$	64 ± 1 65 ± 3	65 ± 2 $63 \pm 0,1$	72 ± 1 62 ± 1
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	53 ± 3 51 ± 1	49 ± 2 47 ± 2	43 ± 1 $43 \pm 0,3$	50 ± 2 45 ± 1	51 ± 2 42 ± 4
<i>Euglypha laevis</i>	Акс	1	19 ± 1 15 ± 2	$16 \pm 0,1$ 14 ± 1	$15 \pm 0,2$ 14 ± 1	20 ± 1 14 ± 2	22 ± 1 17 ± 1
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	11 ± 1 $10 \pm 0,2$	$16 \pm 0,1$ $7 \pm 0,3$	$15 \pm 0,2$ $8 \pm 0,2$	20 ± 1 $1 \pm 0,5$	22 ± 1 $7 \pm 0,3$
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$9 \pm 0,5$ $6 \pm 0,1$	$6 \pm 0,1$ $5 \pm 0,1$	4 ± 1 4 ± 1	$9 \pm 0,2$ $5 \pm 0,1$	$4 \pm 0,2$ $4 \pm 0,4$
<i>Centropyxis aerophila</i>	Плк	2	59 ± 1 57 ± 2	53 ± 2 52 ± 2	49 ± 1 51 ± 1	$50 \pm 0,4$ 50 ± 4	52 ± 2 44 ± 2

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – крипто-
стомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Таблица 12 – Численность раковинных амёб при концентрации сеноманских растворов 100 г/кг

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Число камер	Концентрация сеноманского раствора 100 г/кг				
			Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы (К/О)				
			Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Euglypha anodonta</i>	Акс	1	13 ± 1 12 ± 2	12 ± 1 8 ± 1	12 ± 1 $10 \pm 0,1$	$13 \pm 0,5$ 12 ± 1	$12 \pm 0,4$ 11 ± 1
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	8 ± 1 $7 \pm 0,03$	$6 \pm 0,4$ $4 \pm 0,5$	6 ± 1 $5 \pm 0,5$	$6 \pm 0,1$ $5 \pm 0,2$	$6 \pm 0,2$ $5 \pm 0,4$
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	101 ± 3 97 ± 2	$98 \pm 0,3$ 94 ± 2	92 ± 1 89 ± 2	98 ± 1 89 ± 3	107 ± 4 98 ± 2
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,03$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	78 ± 1 74 ± 2	79 ± 8 $69 \pm 0,1$	$72 \pm 0,4$ $68 \pm 0,5$	73 ± 2 $67 \pm 0,3$	82 ± 2 72 ± 3
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	70 ± 1 61 ± 1	$68 \pm 0,02$ 68 ± 3	68 ± 1 64 ± 1	66 ± 2 65 ± 2	73 ± 1 70 ± 6
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	$10 \pm 0,3$ $8 \pm 0,4$	8 ± 1 $7 \pm 0,3$	$7 \pm 0,3$ $6 \pm 0,1$	$7 \pm 0,1$ $6 \pm 0,4$	$7 \pm 0,1$ $5 \pm 0,2$
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	7 ± 1 $6 \pm 0,1$	$5 \pm 0,1$ $4 \pm 0,1$	$4 \pm 0,2$ $3 \pm 0,03$	$5 \pm 0,2$ $4 \pm 0,4$	$5 \pm 0,2$ $4 \pm 0,4$

Окончание таблицы 12

Виды раковинных амеб	Морфотип раковинки	Число камер	Концентрация сеноманского раствора 100 г/кг				
			Численность раковинных амеб в тыс. экз./г сухой почвы (К/О)				
			Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$8 \pm 0,1$ $5 \pm 0,3$	$4 \pm 0,01$ 0	$4 \pm 0,2$ 0	$7 \pm 0,1$ 0	$5 \pm 0,1$ 0
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	70 ± 1 61 ± 1	60 ± 1 59 ± 2	51 ± 1 48 ± 1	59 ± 1 54 ± 1	60 ± 1 56 ± 2
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	72 ± 2 64 ± 2	66 ± 1 64 ± 6	64 ± 1 $59 \pm 0,5$	65 ± 2 61 ± 1	72 ± 1 61 ± 1
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	53 ± 3 48 ± 2	49 ± 2 41 ± 1	43 ± 1 36 ± 1	50 ± 2 41 ± 1	51 ± 2 41 ± 3
<i>Euglypha laevis</i>	Акс	1	19 ± 1 18 ± 3	$16 \pm 0,1$ $12 \pm 0,2$	$15 \pm 0,2$ $10 \pm 0,1$	20 ± 1 13 ± 1	22 ± 1 10 ± 1
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	11 ± 1 $6 \pm 0,2$	$16 \pm 0,1$ 6 ± 1	$15 \pm 0,2$ $7 \pm 0,2$	20 ± 1 $6 \pm 0,2$	22 ± 1 $5 \pm 0,2$
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$9 \pm 0,5$ $5 \pm 0,5$	$6 \pm 0,1$ $4 \pm 0,3$	4 ± 1 $4 \pm 0,2$	$9 \pm 0,2$ 0	$4 \pm 0,2$ 0
<i>Centropyxis aeorphila</i>	Плк	2	59 ± 1 54 ± 2	53 ± 2 50 ± 1	49 ± 1 49 ± 2	$50 \pm 0,4$ 50 ± 1	52 ± 2 45 ± 2

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Обнаружена элиминация 3 видов однокамерных тестацей акростомного и плагиостомного типов, неустойчивых к минерализации почвы. В августе элиминировался *Trireme complanatum*, в июне – *Nebel acollaris*, в мае – *Cryptodifflugia compressa*.

При увеличении концентрации сеноманских растворов до 200 г/кг наблюдалось снижение численности раковинных амеб на 10 %, 50 % и элиминация неустойчивых видов (таблица 13). Элиминировалось пять видов однокамерных тестацей: в мае *Trireme complanatum*, *Nebela collaris*, *Cryptodifflugia compressa*, *Trinema lineare*, в июне *Euglypha anodonta*. Доминантные виды сохранили положение в структуре сообществ, их численность составила 92 % от общей численности раковинных амеб.

На основании проведенных исследований хронического влияния сеноманских растворов на сообщества раковинных амеб в естественных условиях можно считать, что видовой состав сообществ тестацей снижается в весенне-осенний период. Типичными структурообразующими видами являются *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila* с акростомным, плагиостомным, криптостомным и циклостомным типом строения раковинки.

Минимальное снижение численности раковинных амеб наблюдается в мае при концентрации внесения сеноманских растворов 50 г/кг. Доминантными видами являются *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*, относящиеся к акростомному, плагиостомному, криптостомному и циклостомному морфотипу.

Субдоминантные виды представлены *Euglypha anodonta*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*, относящимися к акростомному и плагиостомному морфотипу.

Выявлены неустойчивые к солевым загрязнениям виды тестацей: *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela collaris*.

Установлено сокращение видового разнообразия сообществ раковинных амеб: при концентрации сеноманских растворов 100 г/кг в пределах трех, при 200 г/кг – пяти видов акростомных и плагиостомных морфотипов однокамерных тестацей.

Таблица 13 – Численность раковинных амёб при концентрации сеноманских растворов 200 г/кг

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Число камер	Концентрация сеноманского раствора 200 г/кг					
			Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы (К/О)					
			Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	
<i>Euglypha anodonta</i>	Акс	1	13 ± 1 7 ± 1	12 ± 1 6 ± 1	12 ± 1 $5 \pm 0,1$	$13 \pm 0,5$ $7 \pm 0,3$	$12 \pm 0,4$ 4 ± 1	
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	8 ± 1 4 ± 1	$6 \pm 0,4$ $4 \pm 0,4$	6 ± 1 $4 \pm 0,2$	$6 \pm 0,1$ $4 \pm 0,3$	$6 \pm 0,2$ $4 \pm 0,1$	
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	101 ± 3 93 ± 6	$98 \pm 0,3$ 87 ± 3	92 ± 1 86 ± 3	98 ± 1 $85 \pm 0,2$	107 ± 4 84 ± 3	
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,03$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	78 ± 1 66 ± 2	79 ± 8 55 ± 2	$72 \pm 0,4$ 52 ± 2	73 ± 2 51 ± 1	82 ± 2 52 ± 2	
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	70 ± 1 63 ± 2	$68 \pm 0,02$ $54 \pm 0,2$	68 ± 1 54 ± 2	66 ± 2 58 ± 4	73 ± 1 62 ± 1	
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	$10 \pm 0,3$ $5 \pm 0,3$	8 ± 1 $4 \pm 0,4$	$7 \pm 0,3$ $4 \pm 0,2$	$7 \pm 0,1$ $4 \pm 0,2$	$7 \pm 0,1$ $4 \pm 0,4$	
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	7 ± 1 $4 \pm 0,1$	$5 \pm 0,1$ $4 \pm 0,4$	$4 \pm 0,2$ $4 \pm 0,5$	$5 \pm 0,2$ $4 \pm 0,1$	$5 \pm 0,2$ $4 \pm 0,3$	
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$8 \pm 0,1$ 0	$4 \pm 0,01$ 0	$4 \pm 0,2$ 0	$7 \pm 0,1$ 0	$5 \pm 0,1$ 0	

Окончание таблицы 13

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Число камер	Концентрация сеноманского раствора 200 г/кг				
			Численность раковинных амёб в тыс. экз./г сухой почвы (К/О)				
			Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	70 ± 1 46 ± 3	60 ± 1 48 ± 3	51 ± 1 $42 \pm 0,4$	59 ± 1 47 ± 1	60 ± 1 $39 \pm 0,1$
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	72 ± 2 58 ± 2	66 ± 1 55 ± 4	64 ± 1 50 ± 1	65 ± 2 $53 \pm 0,2$	72 ± 1 52 ± 2
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	53 ± 3 40 ± 1	49 ± 2 37 ± 6	43 ± 1 30 ± 2	50 ± 2 34 ± 4	51 ± 2 32 ± 3
<i>Euglypha laevis</i>	Акс	1	19 ± 1 9 ± 1	$16 \pm 0,1$ 0	$15 \pm 0,2$ 0	20 ± 1 0	22 ± 1 0
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	11 ± 1 0	$16 \pm 0,1$ 0	$15 \pm 0,2$ 0	20 ± 1 0	22 ± 1 0
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$9 \pm 0,5$ 0	$6 \pm 0,1$ 0	4 ± 1 0	$9 \pm 0,2$ 0	$4 \pm 0,2$ 0
<i>Centropyxis aerophila</i>	Плк	2	59 ± 1 $44 \pm 0,4$	53 ± 2 $40 \pm 0,3$	49 ± 1 $39 \pm 0,5$	$50 \pm 0,4$ 42 ± 1	52 ± 2 43 ± 5

Примечание: Акс – акростомный сжагый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Показано, что устойчивость амёб и их выживаемость существенно зависят от морфологических особенностей: наличия двойной камеры в строении раковин и морфотипа. Виды двухкамерных амёб *Cyclopyxis arcelloides*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila* характеризуются повышенной относительно однокамерных тестацей выживаемостью и способностью к более быстрому восстановлению первоначальной численности.

3.2 Влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб суходольного луга

Исследования проводились в подтаежной зоне Западной Сибири – Томском районе Томской области. Для оценки влияния различных концентраций нефти на раковинных амёб в естественном биоценозе были заложены модельные площадки по 1 м² с дозированным одноразовым внесением нефти (10, 20, 50, 100, 200 г/кг почвы). Каждый вариант опыта повторялся трехкратно. Исследовалось 18 модельных площадок: 15 с загрязнением нефтью и 3 контрольных. В качестве контрольных площадок использовались незагрязнённые участки.

Отбор проб осуществляли еженедельно с июня по сентябрь в пяти точках на каждом участке суходольного и на участках влажного луга. Пробы брали в поверхностном горизонте почвы на глубине 0–10 см случайным образом. Для оценки численности раковинных амёб до внесения поллютанта пробы были взяты 15 и 20 июня. Нефть вносили 25 июня на участки суходольного и влажного луга.

С целью унификации статистических результатов численности амёб по каждому роду для последующего анализа проводилась процедура процентного нормирования по формуле $O - K/K \cdot 100 \%$, где O – численность вида тестацей при действии нефти; K – численность вида тестацей на контрольных площадках. Сезонная динамика численности амёб представлена на рисунке 25.

Обнаружено, что в течение летне-осеннего периода происходили изменения структуры сообщества раковинных амёб суходольного луга. Сообщества в зависимости от численности популяций

расслаивалось по родам. Вероятно, наблюдаемая дифференциация зависит от ресурсов питания.

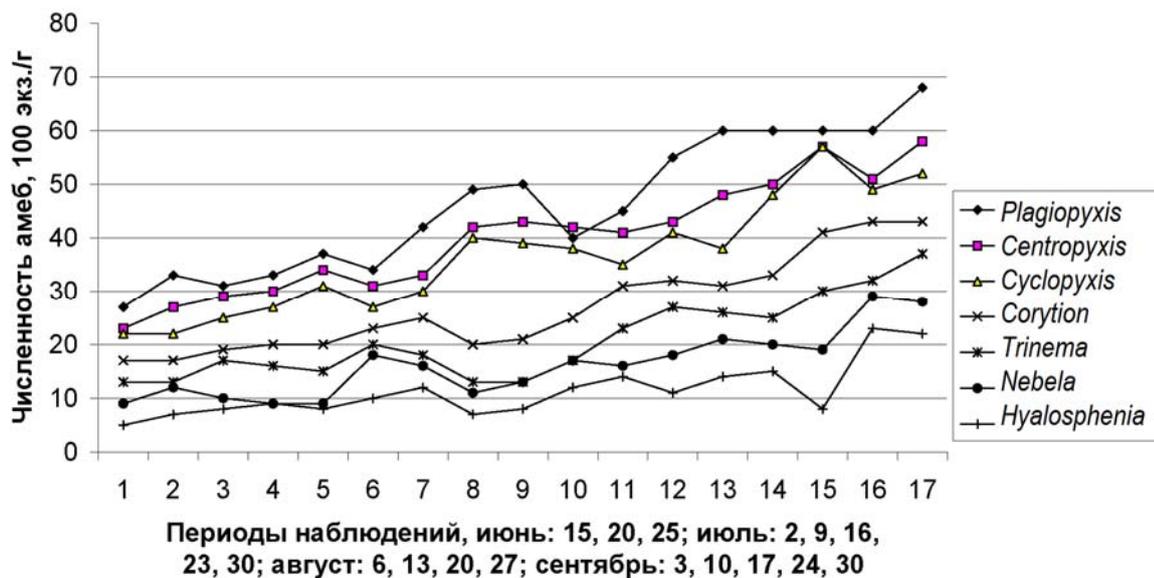


Рисунок 25 – Сезонная динамика численности раковинных амёб в почвах суходольного луга

Расслоение было наиболее выражено в осенний период. Двухкамерные амёбы *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* доминировали над численностью однокамерных. Сезонная динамика носила явно выраженный колебательный характер. Колебания численности двухкамерных и однокамерных амёб находились в противофазе, что указывает на конкурентные трофические взаимоотношения между двумя группами простейших в сообществе.

Анализ среднестатистических данных сезонной динамики численности раковинных амёб сообществ влажного луга (рисунок 26) выявил повышение численности исследуемых родов в осенний период. Наблюдалось расслоение численности сообществ по родам. Численность родов двухкамерных амёб доминировала над численностью родов однокамерных амёб в течение всего периода наблюдения. У однокамерных амёб наблюдалось изменение доминантности родов в условиях влажного луга по отношению к условиям сухого луга. Численность рода *Hyalosphenia* доминировала в сезонных показателях влажного луга, структура родов двухкамерных амёб оставалась без изменений. Сезонные колебания были не выражены, динамика носила монотонный характер относительно сезонной динамики численности сообществ суходольного луга. Следовательно, биотопические условия среды, в частности влажность,

оказывают существенное влияние на колебания численности, структуру сообществ и изменяют соотношения доминантных и рецессивных групп.

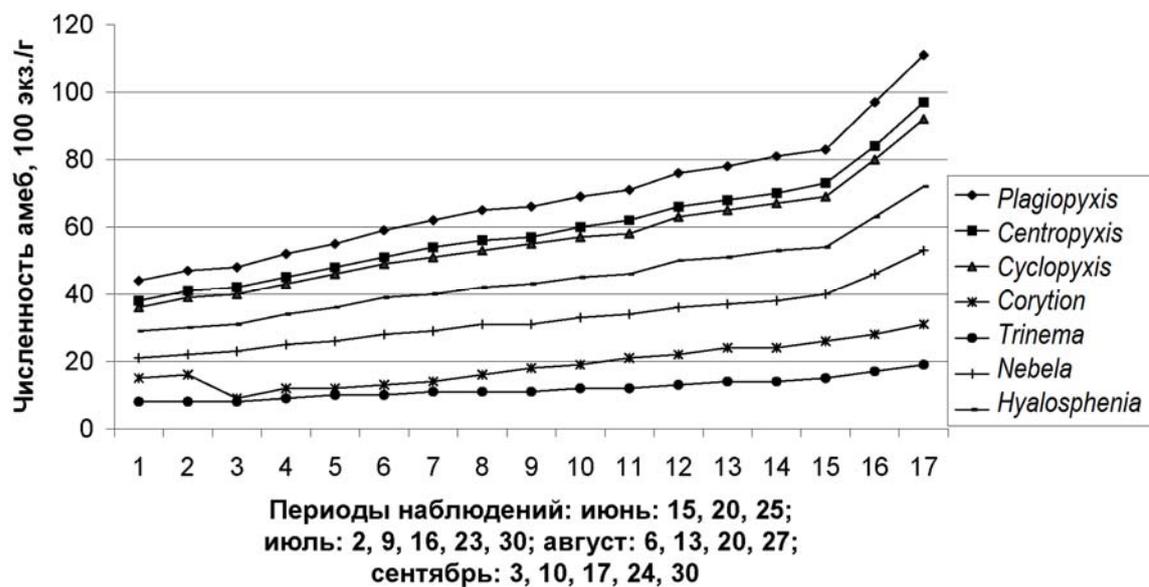


Рисунок 26 – Сезонная динамика сообществ раковинных амёб в почвах влажного луга

Среднестатистические изменения общей численности тестацей в почвах суходольного луга представлены на рисунках 27 и 28. Анализ полученных результатов свидетельствует о снижении общей численности амёб в зависимости от концентрации внесённой нефти. Наиболее выраженные изменения наблюдались в диапазоне концентраций 50–200 г/кг. В первую неделю после внесения нефти происходила элиминация неустойчивых тестацей, что, вероятно, связано с адаптивной реакцией сообщества амёб на негативный фактор. Снижение численности к 48-м суткам нефтезагрязнений происходило на фоне сезонного подъёма количества особей на контрольном участке и определялось адаптивными перестройками в структуре сообществ. Необходимо отметить, что после переходного периода 41–48 суток происходило частичное восстановление сезонной динамики численности раковинных амёб на более низком уровне.

Рассматривая восстановительный период летне-осеннего сезона следующего года (см. рисунок 28), необходимо отметить хорошую синхронизацию сезонных динамик общей численности амёб на опытных и контрольных участках.

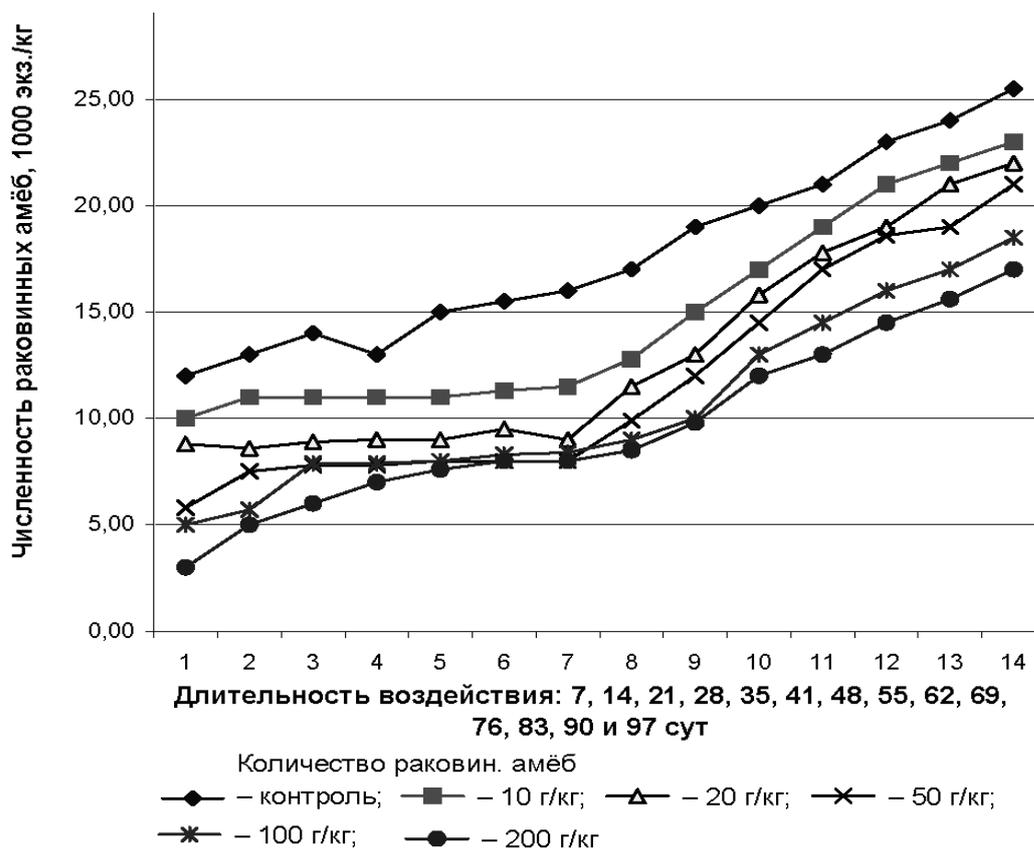


Рисунок 27 – Динамика общей численности раковинных амёб при нефтезагрязнениях в почвах суходольного луга

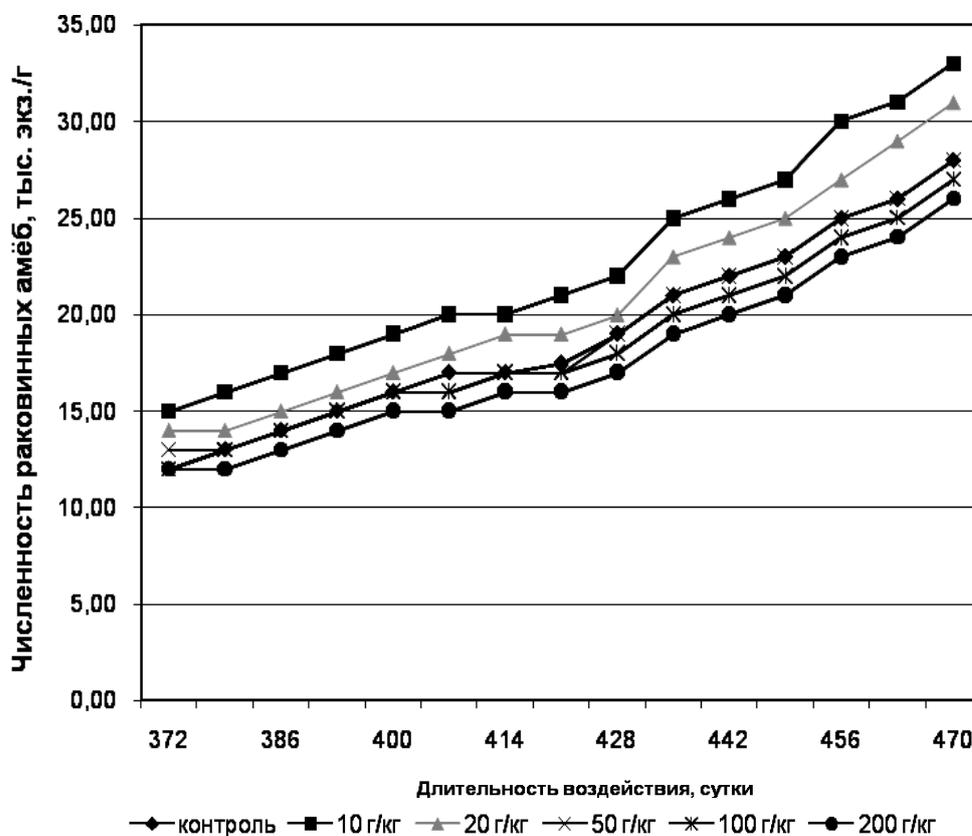


Рисунок 28 – Динамика восстановления общей численности раковинных амёб на нефтезагрязненных участках суходольного луга

Общая численность амёб на нефтезагрязнённых участках с первоначальной концентрацией нефти 10 г/кг и 20 г/кг превосходила контрольный уровень, что свидетельствует о повышенной микробиологической активности на нефтезагрязнённых участках.

При уровне первоначальной концентрации нефти 50 г/кг количество тестацей не отличалось от контрольных значений численности. Снижение динамической численности тестацей было характерно при концентрации нефти 100 г/кг и 200 г/кг на опытных участках. По данным Ильина и Калачниковой (1982), в зоне средней тайги через год после закладки опыта осталось 35 % от внесенного углерода нефти, в южной тайге через 3 мес – 32 %, через 15 мес – 24 %. Причем снижение происходило не за счет собственно процесса деградации, рассеивания или механического переноса нефти в сопряженные элементы ландшафта.

При сравнительном анализе контрольного участка и участков с нефтью концентрацией 10 г/кг и 20 г/кг через год после загрязнения наблюдалось повышение численности раковинных амёб по сравнению с контролем. Увеличение численности раковинных амёб в восстановительный период объясняется стимулирующим воздействием нефти в низких концентрациях на размножение углеводородоокисляющих микроорганизмов. Нефть является энергетическим субстратом для большой группы органотрофных микроорганизмов, служащих источником пищи для почвенных беспозвоночных (Исмаилов, 1988). Остаточная концентрация нефти на опытных участках суходольного луга представлена в таблице 14 и позволяет выявить динамику снижения количества нефти в зависимости от периода последствия.

Таблица 14 – Остаточная концентрация нефти на экспериментальных участках в почвах суходольного луга

Вносимая концентрация, кг/м ²	Остаточная концентрация нефти, г/кг			
	5-й день	30-й день	60-й день	90-й день
1	4,27±1,1	0,87±0,2	0,62±0,2	0,38±0,1
2,5	10,78±3,0	5,1±1,27	3,72±0,9	2,33±0,6
5	19,4±4,1	10,65±3,0	7,76±2,1	4,87±1,2
10	31,64±8,0	20,4±5,1	12,89±4,0	10,17±2,0
15	51,68±1,0	38,41±9,0	26,69±6,0	14,98±4,0

Из данных таблицы 15 видно увеличение видового разнообразия раковинных амёб на 60-е сутки действия нефти по сравнению с 7-ми сутками. При концентрации нефти 50 г/кг на 7-е сут сообщество раковинных амёб представлено 12 видами, на 60-е сут – 23 видами. При концентрации 100 г/кг на 7-е сут наблюдается 10 видов, на 60-е сут – 17 видов; при концентрации 200 г/кг – 8 и 12 видов соответственно. Такая зависимость обусловлена снижением остаточной концентрации нефтезагрязнений. При концентрации нефти 10 г/кг и 20 г/кг количество видов составляло 23, что соответствует количеству видов в контроле.

Таблица 15 – Видовой состав раковинных амёб в почвах суходольного луга при нефтезагрязнениях

Вид раковинных амёб	Первоначальная концентрация нефти, г/кг											
	7-е сут						60-е сут					
	0	10	20	50	100	200	0	10	20	50	100	200
<i>Arcella catinus</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. elongata</i>	+	+	+	+			+	+	+	+	+	
<i>Cyclopyxis eurystoma v. parvula</i>	+	+	+	+			+	+	+	+		
<i>C. kahli</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plagiopyxis penardi</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>P. declivis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heleopera petricola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. sylvatica</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Hyalosphenia elegans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. papilio</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. tubulosa</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. compressa</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>E. ciliata</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>Assulina muscorum</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Trinema lineare v. minuscula</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	+
<i>T. lineare</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>T. penardi</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	+
<i>T. complanatum</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>Corytodybium</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>C. orbicularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Анализируя данные, представленные в таблице 15, можно отметить, что в загрязненной почве на 7-е и 60-е сутки преобладали раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*. Следовательно, раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* наиболее устойчивы, раковинные амёбы родов *Corytion*, *Trinema*, *Arcella* менее устойчивы к нефтезагрязнениям. Устойчивость трех основных родов (*Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*), вероятно, обусловлена строением раковинки, а именно наличием второй камеры, которая используется при повышении загрязнённости внешней среды.

Динамика изменения численности устойчивых к влиянию нефти амёб представлена на рисунке 29 и свидетельствует о развитии трёх этапов адаптации: резистентности на 7-е, 14-е сут, депрессии на 28-е, 62-е сут и восстановлении численности на 97–470-е сут нефтезагрязнений. Следовательно, селекция устойчивых к нефти популяций при исследуемом уровне загрязнённости происходит в течение 60–70 сут за период генерации 10–20 поколений.



Рисунок 29 – Численность двухкамерных раковинных амёб на участках суходольного луга, загрязненных нефтью с концентрацией 20 г/кг

Необходимо отметить колебательный характер адаптивной популяционной изменчивости анализируемых групп тестацей. Повышение концентрации нефти до 100 г/кг (рисунок 30) приводило к доминированию депрессионной фазы в течение первых 76 сут с последующим восстановительным этапом. Амплитуда колебаний численности значительно увеличивалась, была разнонаправленной в первые недели после внесения нефти, что характеризует напряжённость популяционных перестроечных процессов представителей различных родов амёб. Отмечается и десинхронизация сезонной динамики численности, которая стабилизируется в начальный период восстановительного процесса.

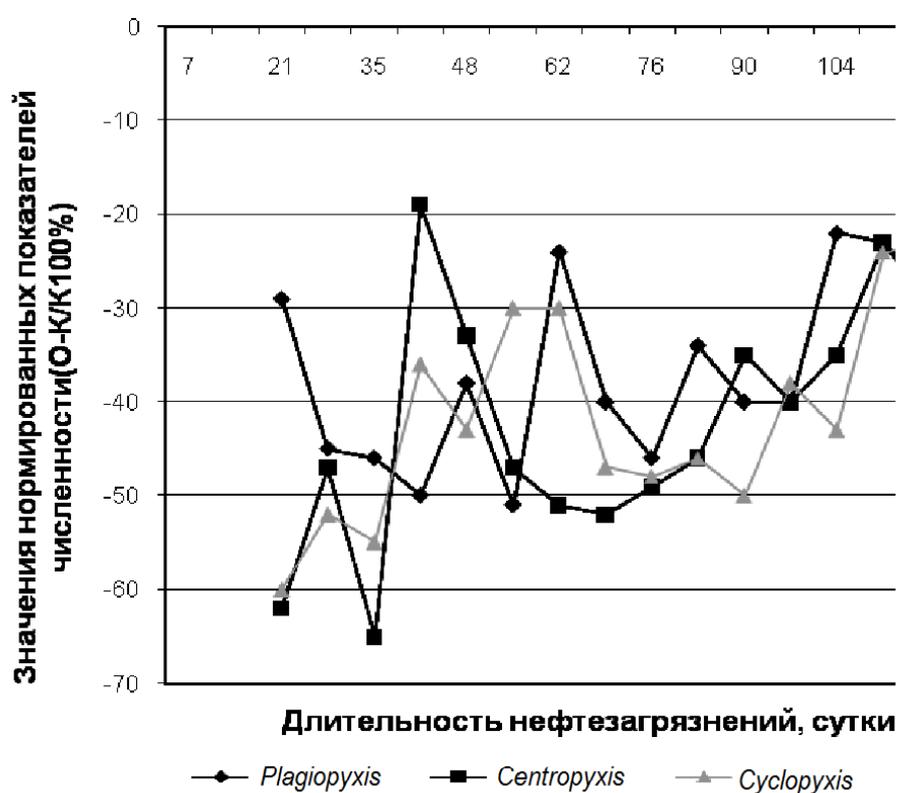


Рисунок 30 – Изменение показателей численности двухкамерных раковинных амёб суходольного луга при нефтезагрязнениях с концентрацией 100 г/кг

Влияние нефти с концентрацией 200 г/кг (рисунок 31) приводило к значительному снижению численности исследуемых представителей раковинных амёб в первые 28 суток последствия. Депрессивный этап сменялся повышением численности тестацей, отличался колебательным характером с выходом на стабилизированный уровень через 97 суток.

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



Рисунок 31 – Изменение показателей численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг на участках суходольного луга

Рассматривая адаптивные реакции сообществ однокамерных раковинных амёб, необходимо отметить развитие депрессивной стадии с первых суток нефтезагрязнений. Результаты влияния нефти с концентрацией 20 г/кг на представителей родов однокамерных раковинных амёб приведены на рисунке 32 и позволяют заметить значительное снижение численности в первые 14 дней действия нефти. Переход на высокоамплитудный колебательный характер адаптации сообществ амёб характерен для всего периода наблюдений и существенно отличается от динамики численности популяций двухкамерных тестацей при аналогичной концентрации.

Внесение в почву нефти с концентрацией 100 г/кг (рисунок 33) приводило к углублению депрессивной стадии в течение первых 21 суток у исследуемых представителей однокамерных амёб.

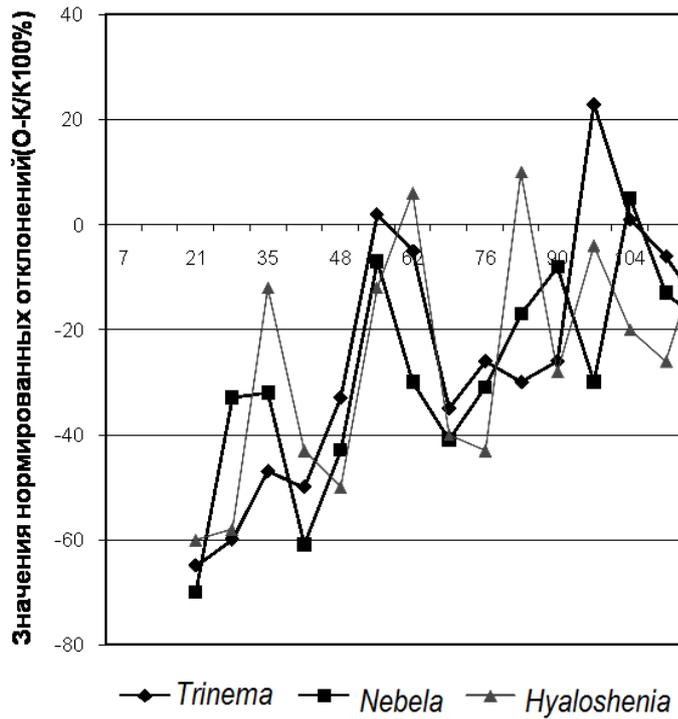


Рисунок 32 – Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 20 г/кг в почвах суходольного луга

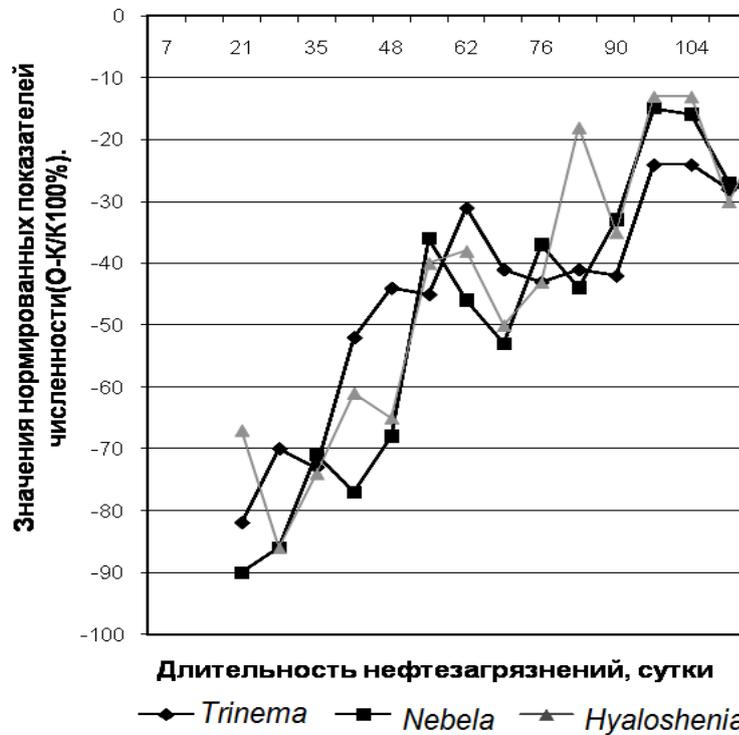


Рисунок 33 – Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 100 г/кг в почвах суходольного луга

Восстановление численности амёб происходило в колебательном асинхронном режиме и частично компенсировалось к 97–104-м суткам последействия. Синхронизация колебаний численности различных родов тестацей наблюдалась в 90–104-е сутки восстановительного периода адаптации.

Аналогичное снижение численности однокамерных раковинных амёб и асинхронный колебательный процесс адаптации наблюдались при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг (рисунок 34). Восстановление численности тестацей происходило замедленными темпами и оставалось на относительно низком уровне к 104-м суткам последействия. Следовательно, устойчивость сообществ однокамерных раковинных амёб к нефтезагрязнениям ниже, чем сообществ двухкамерных амёб. Это выражается в отсутствии стадии резистентности при небольших концентрациях нефти, в более длительной по времени депрессионной стадии, колебательном, асинхронном характере перестроечных процессов и замедленных темпах восстановления численности.



Рисунок 34 – Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг в почвах суходольного луга

Таким образом, хроническое влияние нефти приводит к дифференцированию сообществ амёб по степени их устойчивости и характеру временных адаптаций: первая группа вымирает, вторая устойчивая, приспосабливается к условиям нефтезагрязнений и третья менее устойчивая. В основе устойчивости к нефтезагрязнениям лежат морфологические особенности в строении раковин тестацей, позволяющие им выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды.

Анализ среднестатистических изменений показателей численности тестацей в летне-осенний период следующего года выявил дифференцированные особенности восстановительного этапа амёб (рисунки 35, 36) при начальной концентрации нефти 20 г/кг. Для двухкамерных раковинных амёб был характерен высокий уровень численности в начале лета с последующим снижением и превышением контрольных показателей в осенний период. Вероятно, в питание амёб исследуемых родов входят нефтебактерии и другие органотрофные микроорганизмы, развитие которых связано с нефтезагрязнениями.



Рисунок 35 – Изменение численности двухкамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях с концентрацией 20 г/кг в почвах суходольного луга

Снижение конкуренции со стороны других видов тестацей в связи с уменьшением их численности способствует расширению экологической ниши. Конкуренция за пищевые ресурсы достаточно хорошо прослеживалась при анализе восстановительной динамики численности двух групп тестацей.



Рисунок 36 – Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 20 г/кг в почвах суходольного луга

Менее устойчивые к влиянию нефти однокамерные амёбы находятся на низком уровне численности в начале лета, активно размножаются в середине лета и в осенний период их количество вновь снижается (см. рисунок 36). Диаметральное противоположный характер восстановительного процесса наблюдается у двухкамерных раковинных амёб: высокий уровень численности в начале лета, снижение с последующим повышением.

Восстановление численности однокамерных раковинных амёб при внесении нефти 200 г/кг (рисунок 37) через год происходило замедленными темпами в колебательном режиме и их количество не достигало контрольных значений к концу 470-х сут последствия.

В пределах группы наблюдалась дифференциация по степени устойчивости к нефтезагрязнениям. В большей степени депрессивное состояние численности амёб было характерно для *Nebela* и *Hyalosphenia*. Необходимо отметить, что в депрессивный период

колебания численности различных родов амёб десинхронизировались, в восстановительный период происходила их синхронизация.



Рисунок 37 – Изменение численности однокамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг в почвах суходольного луга

Восстановительный период у представителей родов двухкамерных амёб при внесении нефти 200 г/кг характеризовался значительным повышением численности в начальный летний период (рисунок 38) и постепенным снижением в течение летнего сезона. Представители двухкамерных амёб адаптировались к высоким концентрациям нефти, расширили свою кормовую базу и увеличили численность в восстановительный период. Необходимо отметить синхронизацию колебательных процессов численности амёб. Следовательно, двухкамерные тестациды доминируют в сообществах амёб при нефтезагрязнениях суходольного луга, эффективно используют изменённый пищевой субстрат и вступают в новые конкурентные отношения.

В качестве иллюстрации расслоения сообществ раковинных амёб как структурного механизма их адаптации рассмотрим изменение численности при различных загрязнениях нефтью представителей тестацид *Plagiopyxis* и *Hyalosphenia* в восстановительный период (рисунок 39). На представленных зависимостях можно вы-

делить этапы структурной адаптации сообществ, обусловленные начальной концентрацией нефтезагрязнений.



Рисунок 38 – Изменение численности двухкамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг в почвах суходольного луга

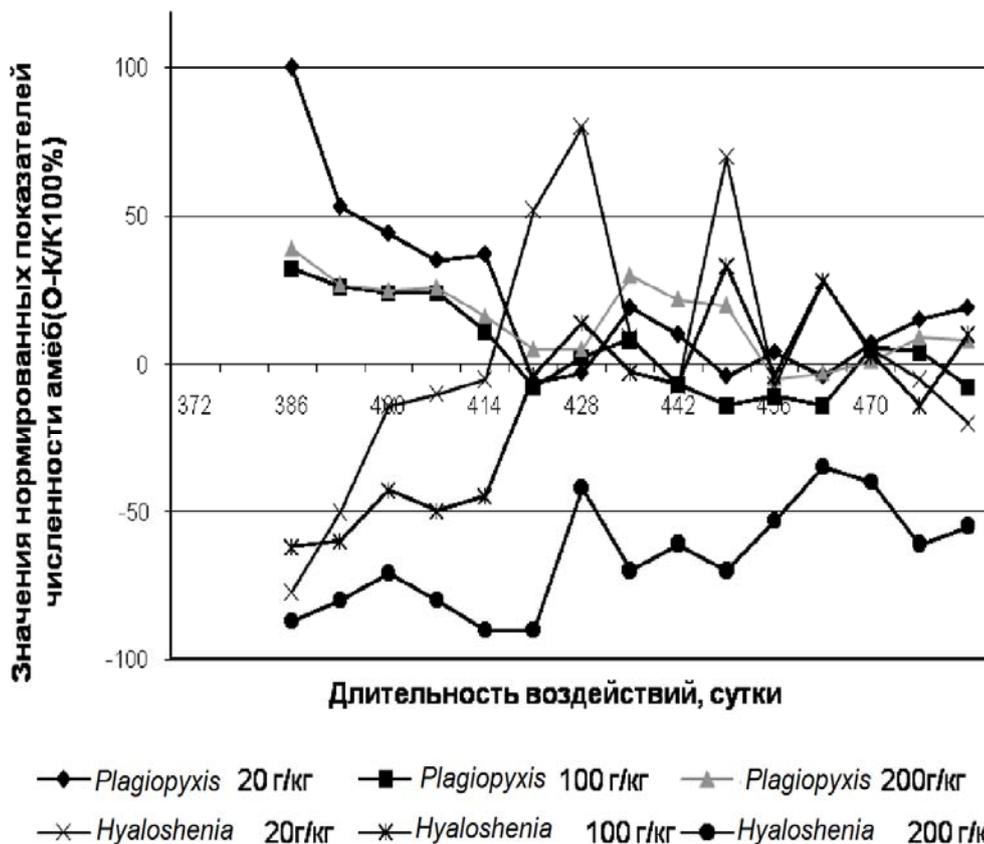


Рисунок 39 – Изменение численности раковинных амёб родов *Plagiopyxis* и *Hyaloshenia* при различных концентрациях нефти в восстановительный период на участках суходольного луга

Первый этап – общая экологическая ниша с ресурсом питания и сезонным смещением пиков численности при концентрации нефти 20 г/кг.

Второй этап – смещение экологических ниш по времени, пики численности двух групп разнонаправлены с явно выраженной отрицательной корреляционной зависимостью при концентрации нефти 100 г/кг.

Третий этап – разделение по уровням численности на доминантные и рецессивные виды при концентрации нефти 200 г/кг.

Таким образом, на основании проведенных исследований показаны основные периоды адаптации сообществ раковинных амёб к нефтезагрязнениям. Вначале происходит снижение численности, увеличение амплитуды и частоты ее колебаний. Второй период – вымирание, цистирование видов простейших, временные смещения и десинхронизация колебаний численности амёб. Третий период – частичное восстановление численности тестацей, появление антикорреляционных зависимостей колебательных процессов в динамике численности групп сообществ. Четвёртый период – структурный, восстановление численности, дифференциация на доминантные, субдоминантные, рецессивные и эпизодические типы. Пятый период – повышение численности выживших видов, установление их новой структурной иерархии и синхронизация колебаний сезонной численности составляющих сообществ раковинных амёб. Необходимо отметить, что каждый из периодов адаптации сообществ тестацей обратим и при снижении интенсивности действующих факторов амёбы способны к восстановлению.

3.3 Влияние нефтезагрязнений на раковинных амёб влажного луга

Динамика изменений численности двухкамерных раковинных амёб в почвах влажного луга при действии нефти с концентрацией 20 г/кг представлена на рисунке 40 и свидетельствует о значительном снижении их количества через 21 сут после загрязнения. Последующее повышение численности простейших происходило в колебательном режиме и осталось на более низком уровне по отношению к контрольной группе. Необходимо отметить отсутствие пе-

риода резистентности, характерного для амёб суходольного луга при аналогичном уровне нефтезагрязнений, что указывает на более выраженный негативный эффект влияния нефти в условиях повышенной влажности.

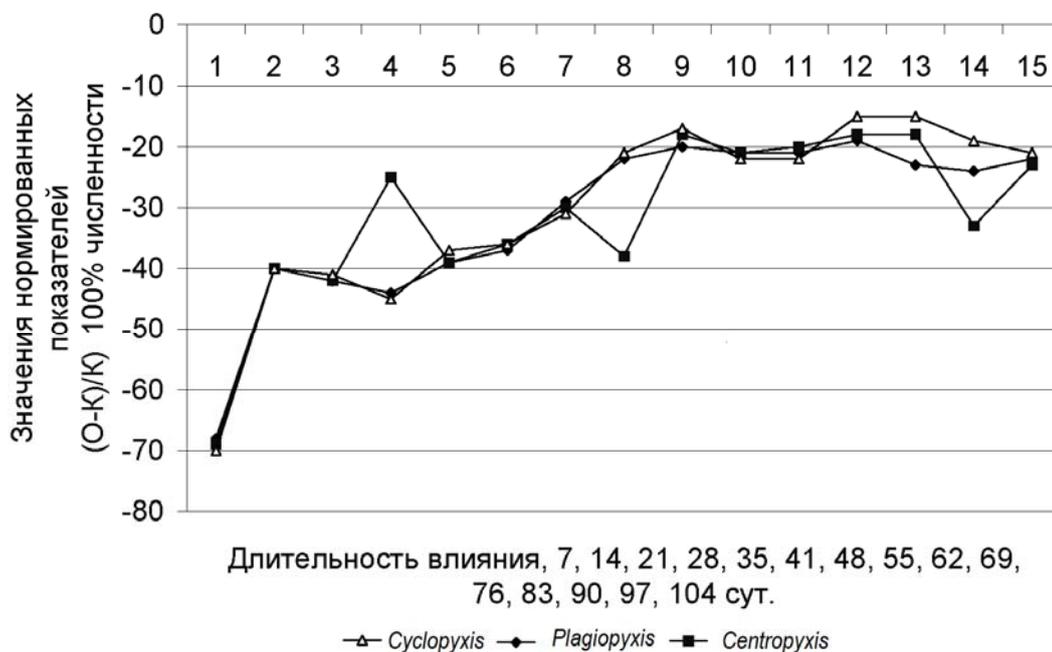


Рисунок 40 – Изменение численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 20 г/кг в почвах влажного луга

Повышение уровня нефтезагрязнений почв влажного луга до 200 г/кг (рисунок 41) привело к более выраженной депрессивной стадии, состоящей в снижении численности амёб, нивелировании колебательных процессов и минимизации расслоения сезонной динамики. Влияние нефти в условиях повышенной влажности и плёночное поверхностное растекание снижает в почве концентрацию кислорода.

Снижение концентрации кислорода является доминирующим фактором уменьшения численности аэробов и несущественно зависит от исходной концентрации нефти, достаточной для образования тонкой нефтяной плёнки. Токсическое последствие первичных нефтезагрязнений отходит на второй план и не проявляется в дифференцированной изменчивости численности тестацей в зависимости от их морфологических особенностей, что характерно для аналогичных загрязнений почв суходольного луга.

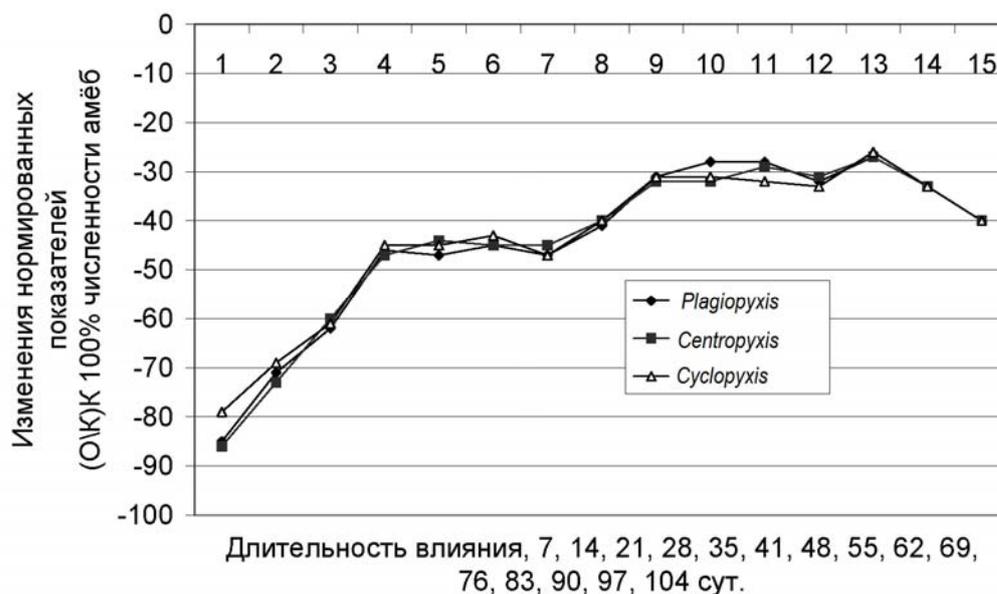


Рисунок 41 – Изменение численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг в почвах влажного луга

Анализ среднестатистических данных изменения численности однокамерных раковинных амёб при концентрации нефтезагрязнений 20 г/кг показал более выраженный депрессивный период в первые 7 сут и колебательный характер относительного восстановления численности (рисунок 42). Восстановление численности амёб начинается с 14-х сут последействия и не достигает контрольного уровня в течение всего периода наблюдений, как и у двухкамерных амёб.

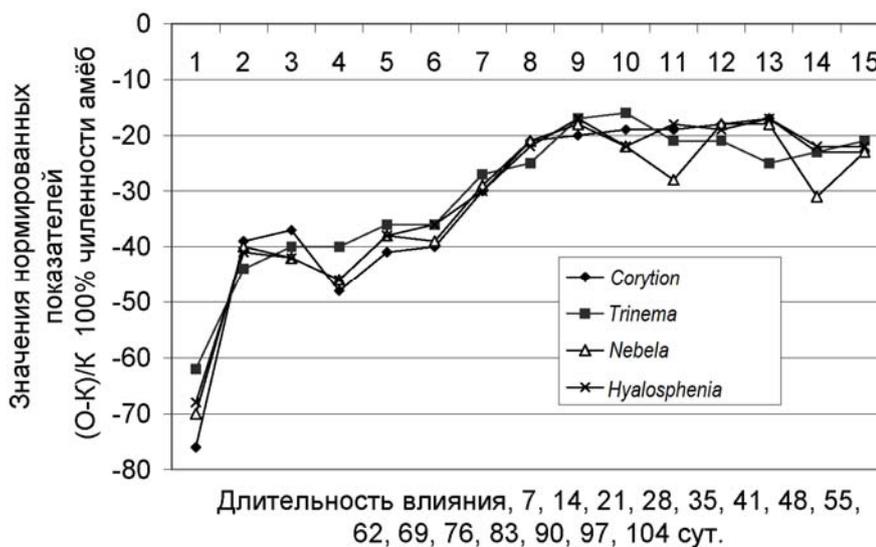


Рисунок 42 – Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 20 г/кг в почвах влажного луга

Увеличение концентрации нефти до 200 г/кг приводило к снижению численности тестацей на 90 %, замедленной динамике восстановления численности и не выраженным колебательным процессам (рисунок 43). Необходимо отметить более отрицательное действие нефтезагрязнений на представителей рода *Nebela*.

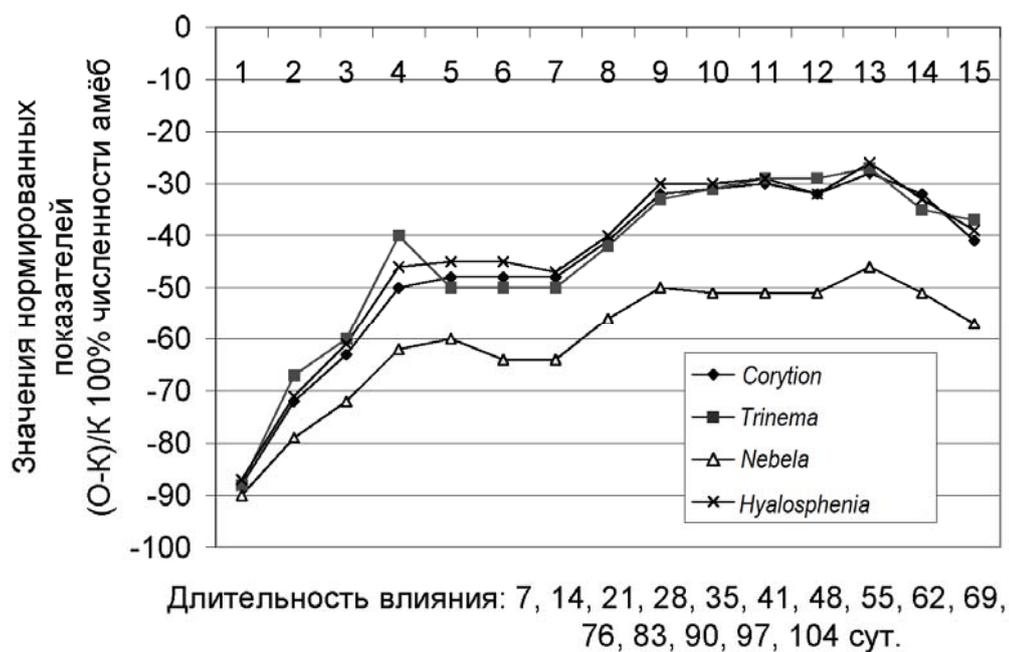


Рисунок 43 – Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг в почвах влажного луга

При адаптации к нефти в сообществах раковинных амёб влажного луга практически отсутствует стадия резистентности. В течение первой недели действия нефти стадия резистентности сменяется депрессивной стадией глубокого снижения численности тестацей, вымирания неустойчивых видов и перестройки структуры сообществ.

Представленные на рисунке 44 данные по изменению численности тестацей в восстановительный период через год в почвах влажного луга демонстрируют превышение уровня численности относительно контрольных групп на 8–12 %. Наблюдается десинхронизированный колебательный характер изменения численности раковинных амёб, свойственный для перестроечных адаптивных процессов в сообществах. Амплитуда колебаний численности однокамерных раковинных амёб превышала амплитуду колебаний

численности двухкамерных амёб в первой половине восстановительного периода.

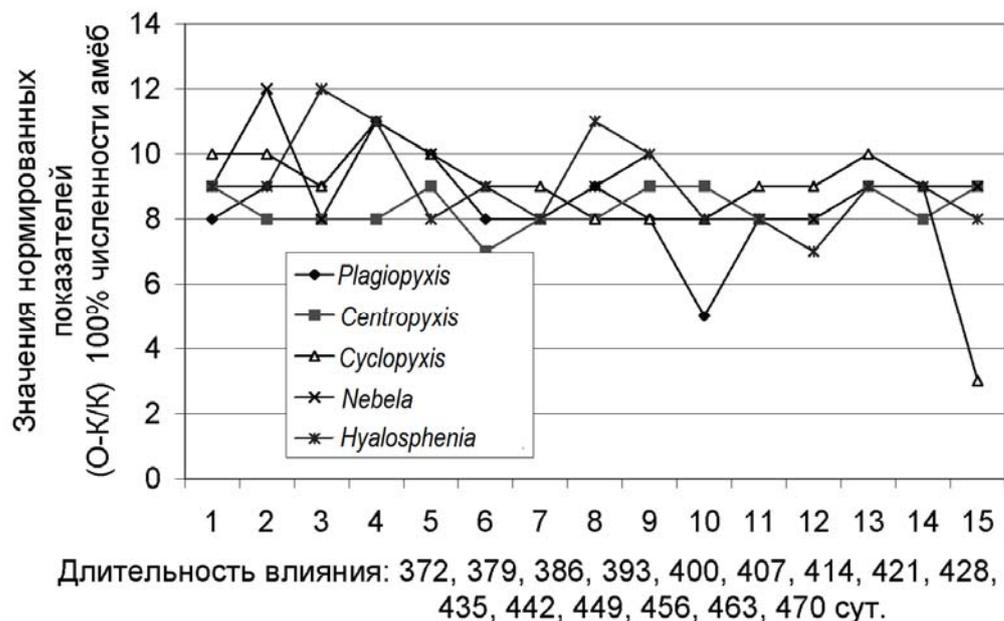
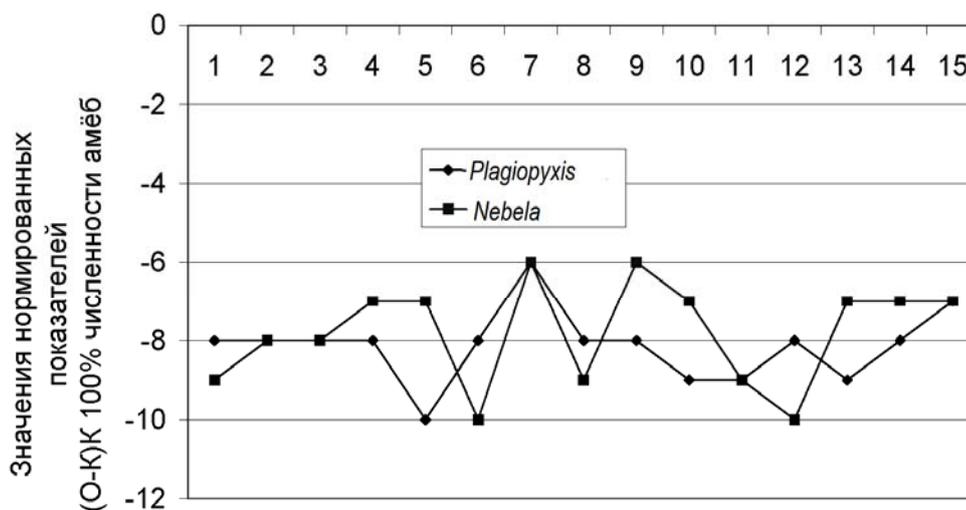


Рисунок 44 – Изменение численности раковинных амёб двухкамерных *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* и однокамерных *Nebela*, *Hyalosphenia* в восстановительный период при нефтезагрязнениях с концентрацией 20 г/кг в почвах влажного луга

Морфологические особенности в строении раковин тестацей не отражались на их адаптации в условиях повышенной влажности. Не наблюдались характерные сезонные изменения численности амёб, ее динамика в большей степени зависела от эффективности питания и концентрации растворённого кислорода. Аналогичный характер динамики численности отмечался и при увеличении вносимой дозы нефти до 200 г/кг (рисунок 45). Следовательно, низкий уровень численности тестацей, не зависящий от их морфологических особенностей, объясняется недостаточным количеством растворённого кислорода и ограниченностью кормовой базы.

Таким образом, проведённые исследования по влиянию различных концентраций нефтезагрязнений влажного луга на численность раковинных амёб выявили дифференцированную устойчивость различных видов тестацей. Для выживших видов амёб характерно недифференцированное снижение численности, обусловленное в большей степени уменьшением концентрации кислорода в почве.



Длительность воздействий: 372, 379, 386, 393, 400, 407, 414, 421, 428, 435, 442, 449, 456, 463, 470 сут.

Рисунок 45 – Изменение численности раковинных амёб двукамерных *Plagiopyxis* и однокамерных *Nebela* в восстановительный период при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг в почвах влажного луга

Анаэробные условия негативно отражаются на развитии различных групп микроорганизмов, что приводит к относительно невысокому уровню численности раковинных амёб в восстановительном периоде.

3.4 Влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб в производственных условиях

Влияние нефти на сообщества раковинных амёб в производственных условиях исследовалось на одном из старейших в Томской области Советском месторождении, где были взяты пробы на нефтезагрязненных более двадцати лет участках. Изменение численности почвенных простейших в зависимости от остаточной концентрации нефти в заболоченных участках торфяных почв на Советском месторождении представлено в таблице 16.

Анализ данных таблицы 16 позволил выявить численность раковинных амёб и видовое разнообразие адаптированных к нефтезагрязнениям тестацей в верхнем слое почвы глубиной 10 см. Так, при концентрации нефтепродуктов 174 г/кг в почвенном слое количество раковинных амёб составляет 625 ± 90 экз./г. Снижение концентрации нефтепродуктов до $15,4 \pm 6$ г/кг приводит к значительному

повышению численности раковинных амёб – до 3750 ± 175 экз. При концентрации нефтепродуктов 5 г/кг количество раковинных амёб составляет 6325 ± 150 экз.

Таблица 16 – Изменение численности раковинных амёб в зависимости от остаточной концентрации нефти в почве

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

На обследованных участках выявлено 20 видов и вариантов раковинных амёб, относящихся к 13 родам и 7 семействам (таблица 17).

Основную массу обнаруженных видов тестацей, в течение двадцати лет адаптирующихся к нефтезагрязнённым торфяным почвам, составляют представители семейств *Centropyxidae*, *Euglyphidae* и *Trinematidae*. Раковинки этих видов относятся к 5 морфологическим типам, что свидетельствует об их значительном разнообразии. Больше 80 % составляют акростомные (Акс) и плагиостомные (Плк) формы.

Данные, представленные в таблице 17, показывают увеличение видового разнообразия раковинных амёб с уменьшением концентрации нефтепродуктов. Так, при концентрации нефти 174 г/кг в почвенном слое раковинные амёбы представлены всего двумя наиболее распространёнными и устойчивыми к загрязнению видами: *Heleopera petricola* и *Centropyxis orbicularis*. Снижение концентрации нефтепродуктов в результате рекультивационных работ ($17,4 \pm 6$ г/кг) приводит к увеличению видового разнообразия. К ранее перечисленным видам добавляются *Arcella discoides*, *Assulina muscorum*, *Cyclopyxis eurystoma* и *Euglypha laevis*. При концентрации нефтепродуктов 5 г/кг число видов увеличивается до десяти и включает *Amphitrema*, *Arcella discoides*, *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Centropyxis orbicularis*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Heleopera petricola*, *Trigonopyxis arcula*, *Euglypha laevis*, *Trinema*

lineare. Рост общего количества раковинных амёб сопровождается увеличением видового разнообразия, характерного для обитателей исследованного типа почв.

Таблица 17 – Встречаемость видов раковинных амёб на заболоченных участках торфяных почв Советского нефтяного месторождения

Вид раковинных амёб	Остаточная концентрация нефти, г/кг					Морфотипы
	0	5	15	28	174	
<i>Arcella discoides</i>	+	+	+			Уд
<i>A. vulgaris</i>	+					Уд
<i>A. artocrea</i>	+					Уд
<i>Centropyxis orbicularis</i>	+	+	+	+	+	Плк
<i>C. elongata</i>	+					Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	+	+	+	+		Ц
<i>Trigonopyxis arcula</i>	+	+				Ц
<i>Heleopera petricola</i>	+	+	+	+	+	Акс
<i>Nebela dentistoma</i>	+					Акс
<i>Assulina muscorum</i>	+	+	+			Акс
<i>A. seminulum</i>	+					Акс
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+		Акс
<i>Placocista spinosa</i>	+					Акс
<i>P. lens</i>	+					Акс
<i>Corythion orbicularis</i>	+	+				Плк
<i>C. delamarei</i>	+					Плк
<i>Amphitrema flatum</i>	+	+				Ам
<i>Trinema lineare v. minuskula</i>	+	+				Плк
<i>T. penardi</i>	+					Плк
<i>Phryganella hemisphaerica</i>	+					Ц
<i>Примечание:</i> Уд – уплощенно-дисковидный морфотип; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центростомный; Акс – акростомный сжатый; Ам – амфистомный						

На контрольном участке численность раковинных амёб составила 12000 ± 200 экз. при максимальном количестве видов. Необходимо отметить, что снижение концентрации нефтепродуктов в почве сопровождается появлением представителей класса нематод и инфузорий.

Следовательно, хроническое нефтезагрязнение почв приводит к системным изменениям в сообществах раковинных амёб, обусловленным концентрацией и длительностью влияния нефти. В зависимости от длительности действия нефти рассматриваются четыре основные стадии развития адаптации сообществ тестацей.

1. Стадия резистентности в течение первых шести суток, когда сохраняется исходный уровень численности амёб.

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

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

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

3.5 Влияние бензина на сообщества раковинных амёб

Негативное экологическое влияние бензина на сообщества беспозвоночных заключается в его химической токсичности. Ароматические углеводороды, находясь в почвах, оказывают наркотическое и токсическое влияние на живые организмы. Несмотря на относительно короткий период острого токсического влияния и высокую летучесть ароматических углеводородов (Солнцева, 1982), бензин и дизельное топливо значительно снижают численность беспозвоночных. Ароматические углеводороды через покровы попадают в организм животных и вызывают отравление (Карташев, Смолина, 2011; Денисова, 2014).

Изменение сообществ раковинных амёб при действии бензина в почве изучалось в естественных условиях. Исследования проводились в период 2016, 2017 гг. в окрестностях Томска в течение пяти месяцев с мая по сентябрь с концентрациями внесения бензина 50, 100, 200 г/кг почвы при параллельном контроле. Бензин представлял смесь углеводородов, состоящую в основном из предельных (25–61 %), непредельных (13–45 %), нафтеновых (9–71 %), ароматических (4–16 %) углеводородов. В состав бензина входили приме-

си серо-, азотсодержащих соединений. Для исследования был выбран смешанный лес. Основными древесными породами являлись береза, осина, сосна, ель. Подрост был представлен березой, осиной, елью. Исследования проводились на правом берегу Томи на расстоянии 500 м от прибрежной зоны.

Отбор почвенных проб осуществлялся ежемесячно в пяти точках на каждом загрязненном участке и в контрольных участках. Для оценки влияния различных концентраций бензина на сообщества раковинных амёб в естественных условиях были заложены модельные площадки размером 1×1,5 м. Площадки располагались на ровной поверхности, без кочек и ям, без подроста и подлеска. Почва представлена светло-серым лесным умеренно промерзающим подтипом. Площадка разделялась на квадраты. Каждый квадрат равномерно загрязнялся одноразовым внесением бензина с концентрациями 50, 100 и 200 г/кг. В качестве контрольных площадок использовались незагрязненные участки почвы в пределах выбранной модельной площадки. Пробы отбирались из нескольких слоев почвы методом конверта. Масса объединенной пробы составляла 1 кг и делилась на две части: для анализа раковинных амёб и для измерения почвенной влажности. Пробы почв для анализа брали в поверхностном горизонте на глубине 0–10 см.

Видовой спектр раковинных амёб в зависимости от концентрации бензина неоднороден. Основное количество видов раковинных амёб в естественных условиях принадлежало семействам *Centropyxidae* и *Hyalospheniidae* – до четырех видов, остальные семейства были представлены одним или двумя видами. Раковины обнаруженных видов амёб относились к 5 морфологическим типам с однокамерным и двухкамерным строением. Изменение видового состава раковинных амёб при внесении бензина различной концентрации представлено в таблице 18.

В серо-лесных почвах в течение весенне-осеннего периода наблюдалось 16 видов раковинных амёб: *Euglypha anodonta*, *Chlamydophrys minor*, *Phryganella acropodial*, *Cryptodiffugia compressa*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Centropyxis aerophila*, которые относились к 9 родам. Доминирующими по численности являлись виды

Phryganella acropodia, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. К субдоминантам относились *Euglypha anodonta*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*. Малочисленные виды были представлены *Chlamydomphrys minor*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema complanatum*.

Таблица 18 – Видовой состав раковинных амёб при различных концентрациях бензина

Вид раковинных амёб	Концентрация бензина, г/кг				Особенности строения	
	0	50	100	200	Морфотип	Раковинка
<i>Euglypha anodonta</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Chlamydomphrys minor</i>	+	+	+	–	Плк	Однокамерная
<i>Phryganella acropodia</i>	+	+	+	+	Ц	Однокамерная
<i>Cryptodifflugia compressa</i>	+	+	–	–	Плк	Однокамерная
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	+	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Nebela dentistoma</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela militaris</i>	+	+	+	–	Акс	Однокамерная
<i>Nebela lageniformis</i>	+	+	+	–	Акс	Однокамерная
<i>Nebela collaris</i>	+	+	–	–	Акс	Однокамерная
<i>Centropyxis vandeli</i>	+	+	+	+	Плк	Двухкамерная
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	+	+	+	+	Крк	Двухкамерная
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	+	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Trinema lineare</i>	+	+	+	–	Плк	Однокамерная
<i>Trinema complanatum</i>	+	+	–	–	Плк	Однокамерная
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	Плк	Двухкамерная

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – циклостомный; Крк – криптостомный с козырьком

Анализ состава раковинных амёб при длительном действии бензина выявил снижение количества видов при концентрациях бензина 100 г/кг и 200 г/кг. При концентрации бензина 100 г/кг элиминировались 3 вида: *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela collaris*, *Trinema complanatum*. При концентрации 200 г/кг наблюдалась элиминация семи видов тестацей: *Chlamydophrys minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*. Все элиминирующие виды раковинных амёб относились к однокамерным и характеризовались низкой численностью популяций в контрольных условиях.

Общая численность раковинных амёб при различной концентрации бензина в период исследования представлена на рисунке 46.

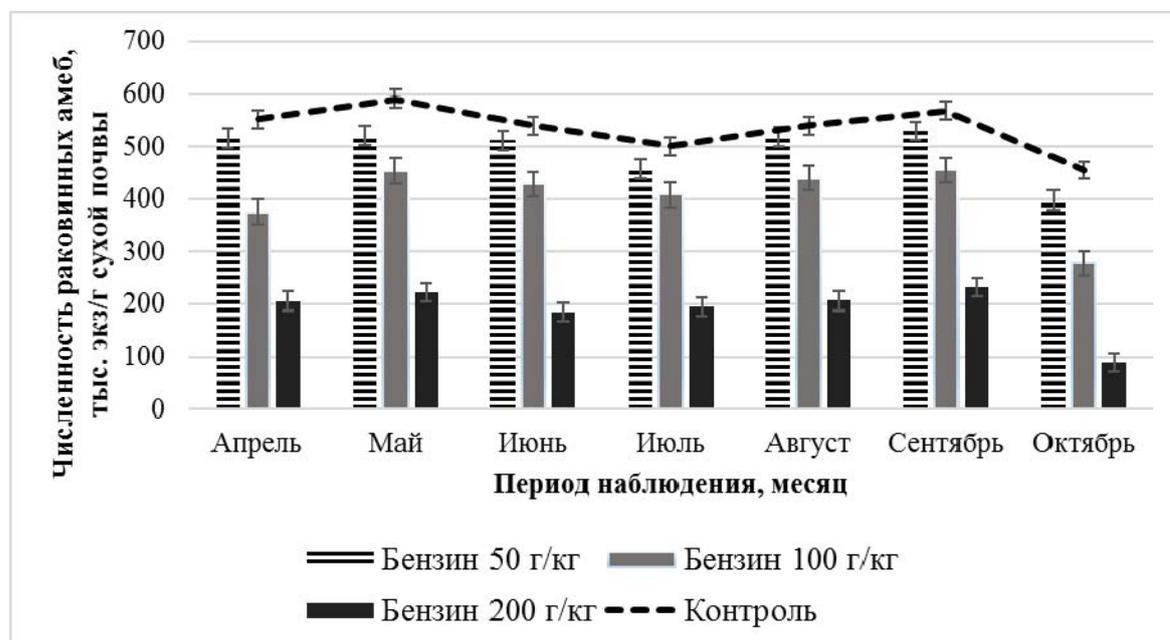


Рисунок 46 – Общая численность раковинных амёб при действии бензина

Исходя из данных на рисунке, можно сделать вывод об однородном характере сезонной динамики численности раковинных амёб без изменений сезонного тренда при бензиновом загрязнении. Наблюдалась трансформация фауны почвенных раковинных амёб под действием бензина. Внесение бензина на поверхность почвы привело к снижению общей численности раковинных амёб. Плотность их популяций изменялась с 90 до 600 тыс. экз./г почвы. Максимальное значение численности было в контрольных участках, но не превышало 600 тыс. экз./г. Минимальные значения численности

раковинных амёб в пределах 90 тыс. экз./г наблюдались в пробах с концентрацией бензина 200 г/кг за весь период исследования.

Анализ среднестатистических данных, представленных в таблице 19, показал дифференцированную устойчивость различных видов раковинных амёб к бензину с концентрацией 50 г/кг. К наиболее устойчивым видам, численность которых не изменялась, относились *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Максимальная численность тестацей наблюдалась в мае у вида *Phryganella acropodia* и составляла 100 тыс. экз./г. К менее устойчивым относились виды, численность которых под влиянием бензина снижалась в конце лета и в начале осени: *Cyclopyxis eurystoma*, *Euglypha laevis*, *Centropyxis aerophila*.

К вымирающим видам раковинных амёб, численность которых снизилась с первых дней добавления бензина, относились *Chlamydothryx minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema complanatum*.

При концентрации бензина 100 г/кг наблюдалось снижение численности раковинных амёб (таблица 20). Наиболее заметное снижение численности – в два и три раза – характерно для видов *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*. Снижение численности тестацей при хроническом действии бензина наблюдалось в весенний и осенний периоды и привело к элиминации трех видов. Виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila* являлись доминантными. Наибольшее значение численности наблюдалось в мае у вида *Phryganella acropodial* – 87 тыс. экз./г.

Снижение численности представителей различных видов тестацей было характерно с первых месяцев загрязнения бензином и сохранялось в течение периода наблюдений. Произошла элиминация трех видов однокамерных тестацей, неустойчивых к загрязнению. С апреля элиминировались *Cryptodiffugia compressa*, в июле – *Nebela collaris*, в сентябре – *Trinema lineare* плагиостомного и акростомного морфотипов.

Таблица 19 – Численность раковинных амёб при концентрации бензина 50 г/кг

Вид раковинных амёб	Мор-фотип	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)											
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь					
<i>Euglypha anodonta</i>	АкС	1	$12 \pm 0,3$ 12 ± 1	13 ± 1 $12 \pm 0,5$	12 ± 1 $12 \pm 0,1$	12 ± 1 $11 \pm 0,2$	$13 \pm 0,5$ $13 \pm 0,4$	$12 \pm 0,4$ $11 \pm 0,1$	9 ± 1 7 ± 1					
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	8 ± 1 7 ± 1	$8 \pm 0,1$ $7 \pm 0,1$	$6 \pm 0,4$ $8 \pm 0,2$	6 ± 1 $8 \pm 0,2$	$6 \pm 0,1$ $7 \pm 0,4$	$6 \pm 0,2$ $7 \pm 0,1$	$5 \pm 0,1$ $4 \pm 0,5$					
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	101 ± 2 98 ± 1	101 ± 3 $100 \pm 0,5$	$98 \pm 0,3$ 98 ± 1	92 ± 1 97 ± 1	98 ± 1 97 ± 1	107 ± 4 96 ± 1	87 ± 1 81 ± 1					
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$1 \pm 0,1$ $0,1 \pm 0,03$	$1 \pm 0,1$ $0,5 \pm 0,1$	$1 \pm 0,03$ $0,4 \pm 0,1$	$1 \pm 0,1$ $0,5 \pm 0,1$	$1 \pm 0,1$ $1 \pm 0,1$	$1 \pm 0,1$ $0,5 \pm 0,2$	$0,3 \pm 0,1$ $0,1 \pm 0,3$					
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	77 ± 2 72 ± 1	78 ± 1 $75 \pm 0,1$	79 ± 8 81 ± 1	$72 \pm 0,4$ 80 ± 1	73 ± 2 82 ± 1	82 ± 2 69 ± 1	69 ± 2 65 ± 2					
<i>Nebela dentistoma</i>	АкС	1	$61 \pm 0,3$ 60 ± 1	70 ± 1 61 ± 1	$68 \pm 0,02$ 61 ± 1	68 ± 1 $61 \pm 0,2$	66 ± 2 $64 \pm 0,5$	73 ± 1 60 ± 1	$54 \pm 0,2$ 50 ± 2					
<i>Nebela militaris</i>	АкС	1	$5 \pm 0,1$ $5 \pm 0,4$	$10 \pm 0,3$ 9 ± 1	8 ± 1 $9 \pm 0,2$	$7 \pm 0,3$ 10 ± 1	$7 \pm 0,1$ 10 ± 1	$7 \pm 0,1$ 5 ± 1	$5 \pm 0,1$ $5 \pm 0,1$					
<i>Nebela lageniformis</i>	АкС	1	$5 \pm 0,2$ $5 \pm 0,05$	7 ± 1 $6 \pm 0,1$	$5 \pm 0,1$ $6 \pm 0,3$	$4 \pm 0,2$ $6 \pm 0,3$	$5 \pm 0,2$ $4 \pm 0,4$	$5 \pm 0,2$ $4 \pm 0,2$	$4 \pm 0,2$ $4 \pm 0,1$					
<i>Nebela collaris</i>	АкС	1	$7 \pm 0,4$ $5 \pm 0,5$	$8 \pm 0,1$ $7 \pm 0,1$	$4 \pm 0,015$ $7 \pm 0,02$	$4 \pm 0,2$ $6 \pm 0,2$	$7 \pm 0,1$ $7 \pm 0,2$	$5 \pm 0,1$ $5 \pm 0,1$	$3 \pm 0,1$ $3 \pm 0,2$					

Окончание таблицы 19

Вид раковинных амёб	Морфотип	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)											
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь					
<i>Centropyxis vandelii</i>	Плк	2	65 ± 1 60 ± 1	70 ± 1 $68 \pm 0,5$	60 ± 1 $66 \pm 0,3$	51 ± 1 64 ± 1	59 ± 1 57 ± 1	60 ± 1 70 ± 1	$45 \pm 0,5$ 64 ± 1					
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	68 ± 1 60 ± 2	72 ± 2 70 ± 1	66 ± 1 $70 \pm 0,4$	64 ± 2 $71 \pm 0,5$	65 ± 2 72 ± 1	72 ± 1 70 ± 3	51 ± 2 50 ± 1					
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	47 ± 1 $46 \pm 0,3$	53 ± 3 51 ± 1	49 ± 2 51 ± 1	43 ± 1 49 ± 1	50 ± 2 50 ± 1	51 ± 2 45 ± 1	31 ± 1 30 ± 1					
<i>Euglypha laevis</i>	Акс	1	18 ± 1 15 ± 1	19 ± 1 21 ± 1	$16 \pm 0,1$ 20 ± 2	$15 \pm 0,2$ $16 \pm 0,4$	20 ± 1 19 ± 1	22 ± 2 20 ± 1	17 ± 1 $16 \pm 0,2$					
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	10 ± 1 $9 \pm 0,3$	11 ± 1 $10 \pm 0,1$	$16 \pm 0,1$ 9 ± 1	$15 \pm 0,2$ 10 ± 1	20 ± 1 $9 \pm 0,03$	22 ± 1 $8 \pm 0,2$	$6 \pm 0,2$ 5 ± 1					
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$7 \pm 0,1$ $8 \pm 0,01$	$9 \pm 0,5$ $9 \pm 0,1$	$6 \pm 0,1$ $8 \pm 0,1$	4 ± 1 $7 \pm 0,1$	$9 \pm 0,2$ $7 \pm 0,02$	$4 \pm 0,2$ $7 \pm 0,1$	$6 \pm 0,1$ $6 \pm 0,1$					
<i>Centropyxis aeorophila</i>	Плк	2	53 ± 2 52 ± 1	59 ± 1 59 ± 1	53 ± 2 60 ± 2	49 ± 1 60 ± 1	$50 \pm 0,4$ $61 \pm 0,2$	52 ± 2 62 ± 1	61 ± 1 56 ± 1					

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Таблица 20 – Численность раковинных амёб при концентрации бензина 100 г/кг

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Количество камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)						
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Euglypha anodonta</i>	АкС	1	$\frac{12 \pm 0,3}{8 \pm 0,2}$	$\frac{13 \pm 1}{9 \pm 0,1}$	$\frac{12 \pm 0,1}{9 \pm 0,1}$	$\frac{12 \pm 1}{8 \pm 1}$	$\frac{13 \pm 0,5}{9 \pm 0,4}$	$\frac{12 \pm 0,4}{9 \pm 0,4}$	$\frac{9 \pm 1}{5 \pm 0,3}$
<i>Chlamydomorphus minor</i>	Плк	1	$\frac{8 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 1}{4 \pm 0,3}$	$\frac{6 \pm 0,4}{4 \pm 0,1}$	$\frac{6 \pm 1}{4 \pm 0,3}$	$\frac{6 \pm 0,1}{4 \pm 0,3}$	$\frac{6 \pm 0,2}{3 \pm 0,3}$	$\frac{5 \pm 0,1}{2 \pm 0,2}$
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{101 \pm 2}{83 \pm 1}$	$\frac{101 \pm 3}{87 \pm 0,4}$	$\frac{98 \pm 0,3}{86 \pm 1}$	$\frac{92 \pm 1}{81 \pm 0,3}$	$\frac{98 \pm 1}{80 \pm 1}$	$\frac{107 \pm 4}{72 \pm 7}$	$\frac{87 \pm 1}{67 \pm 2}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{0,1 \pm 0,1}{0}$	$\frac{1 \pm 0,1}{0}$	$\frac{1 \pm 0,03}{0}$	$\frac{1 \pm 0,1}{0}$	$\frac{1 \pm 0,1}{0}$	$\frac{1 \pm 0,1}{0}$	$\frac{0,3 \pm 0,1}{0}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{77 \pm 2}{64 \pm 3}$	$\frac{78 \pm 1}{69 \pm 1}$	$\frac{79 \pm 8}{69 \pm 2}$	$\frac{72 \pm 0,4}{68 \pm 1}$	$\frac{73 \pm 2}{71 \pm 1}$	$\frac{82 \pm 2}{68 \pm 1}$	$\frac{69 \pm 2}{52 \pm 0,1}$
<i>Nebela dentistoma</i>	АкС	1	$\frac{61 \pm 0,3}{42 \pm 3}$	$\frac{70 \pm 1}{49 \pm 1}$	$\frac{68 \pm 0,02}{51 \pm 0,3}$	$\frac{68 \pm 1}{51 \pm 1}$	$\frac{66 \pm 2}{50 \pm 1}$	$\frac{73 \pm 1}{48 \pm 2}$	$\frac{54 \pm 0,2}{40 \pm 2}$
<i>Nebela militaris</i>	АкС	1	$\frac{5 \pm 0,1}{5 \pm 0,2}$	$\frac{10 \pm 0,3}{6 \pm 0,2}$	$\frac{8 \pm 1}{7 \pm 0,1}$	$\frac{7 \pm 0,3}{6 \pm 0,5}$	$\frac{7 \pm 0,1}{3 \pm 0,2}$	$\frac{7 \pm 0,1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{5 \pm 0,1}{1 \pm 0,2}$
<i>Nebela lageniformis</i>	АкС	1	$\frac{5 \pm 0,2}{3 \pm 0,04}$	$\frac{7 \pm 1}{3 \pm 0,2}$	$\frac{5 \pm 0,1}{3 \pm 0,3}$	$\frac{4 \pm 0,2}{2 \pm 0,3}$	$\frac{5 \pm 0,2}{2 \pm 0,3}$	$\frac{5 \pm 0,2}{1 \pm 0,3}$	$\frac{4 \pm 0,2}{1 \pm 0,2}$
<i>Nebela collaris</i>	АкС	1	$\frac{7 \pm 0,4}{0}$	$\frac{8 \pm 0,1}{1 \pm 0,1}$	$\frac{4 \pm 0,01}{0}$	$\frac{4 \pm 0,2}{0}$	$\frac{7 \pm 0,1}{0}$	$\frac{5 \pm 0,1}{0}$	$\frac{3 \pm 0,1}{0}$

Окончание таблицы 20

Виды раковинных амёб	Морфотип раковинки	Количество камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)							
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	65 ± 1 $51 \pm 0,3$	70 ± 1 53 ± 1	60 ± 1 $51 \pm 0,3$	51 ± 1 50 ± 2	59 ± 1 52 ± 1	60 ± 1 52 ± 1	$45 \pm 0,5$ 42 ± 1	
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	68 ± 1 59 ± 1	72 ± 2 61 ± 1	66 ± 1 63 ± 2	64 ± 1 56 ± 6	65 ± 2 60 ± 1	72 ± 1 61 ± 2	51 ± 2 40 ± 2	
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	47 ± 1 34 ± 1	53 ± 3 44 ± 3	49 ± 2 42 ± 1	43 ± 1 39 ± 1	50 ± 2 42 ± 1	51 ± 2 40 ± 1	31 ± 1 $32 \pm 0,4$	
<i>Euglypha laevis</i>	Акс	1	18 ± 1 $14 \pm 0,1$	19 ± 1 15 ± 1	$16 \pm 0,1$ $16 \pm 0,1$	$15 \pm 0,2$ $16 \pm 0,01$	20 ± 1 16 ± 1	22 ± 1 $13 \pm 0,5$	17 ± 1 9 ± 1	
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	10 ± 1 0	11 ± 1 $6 \pm 0,3$	$16 \pm 0,1$ $6 \pm 0,1$	$15 \pm 0,2$ $6 \pm 0,02$	20 ± 1 $6 \pm 0,1$	22 ± 1 0	$6 \pm 0,2$ 0	
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$7 \pm 0,1$ $2 \pm 0,5$	$9 \pm 0,5$ $3 \pm 0,1$	$6 \pm 0,1$ 4 ± 1	4 ± 1 $3 \pm 0,1$	$9 \pm 0,2$ $3 \pm 0,3$	$4 \pm 0,2$ $2 \pm 0,4$	$6 \pm 0,1$ $1 \pm 0,05$	
<i>Centropyxis aerophila</i>	Плк	2	53 ± 2 43 ± 1	59 ± 1 44 ± 2	53 ± 2 44 ± 2	49 ± 1 42 ± 3	$50 \pm 0,4$ 42 ± 1	52 ± 2 47 ± 1	61 ± 1 32 ± 2	

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

При увеличении концентрации бензина до 200 г/кг наблюдалось снижение численности раковинных амёб от 50 до 70 % и элиминация неустойчивых видов (таблица 21). Виды однокамерных раковинных амёб плагиостомного и акростомного морфотипов *Nebela collaris*, *Cryptodiffugia compressa*, *Trireme complanatum*, *Trinema lineare* элиминировались. Вид *Nebela lageniformis* наблюдался только в летний период исследования. В сентябре элиминировал вид *Chlamydomphrys minor*.

Доминантные виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila* сохраняли относительно высокую численность на протяжении всего периода исследований. Наибольшее значение численности наблюдалось в мае у вида *Phryganella acropodia*.

Следовательно, длительное влияние бензина приводило к сокращению видового разнообразия и численности сообществ раковинных амёб. При концентрации бензина 100 г/кг элиминировались 3 вида амёб, при концентрации 200 г/кг – 7 видов.

Типичными структурообразующими видами сообществ являлись *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila* с акростомным, плагиостомным, криптостомным и циклостомным типом строения раковинки.

На основании проведенных исследований можно считать, что выживаемость почвенных раковинных амёб при действии бензина существенно зависит от морфологических особенностей – наличия двойной камеры в строении раковин и морфотипа. Виды двухкамерных амёб характеризовались повышенной относительно однокамерных тестацей выживаемостью и способностью к более быстрому восстановлению численности.

Выявлены устойчивые к влиянию бензина виды двухкамерных тестацей: *Cyclopyxis arcelloides*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Их устойчивость, вероятно, связана с формированием внутренней камеры, которая усиливает изоляцию цитоплазмы от внешней среды. Снижение численности тестацей пропорционально концентрации бензина в почве наиболее выражено в летний период.

Таблица 21 – Численность раковинных амёб при концентрации бензина 200 г/кг

Вид раковинных амёб	Мор-фотип	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)									
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь			
<i>Euglypha anodonta</i>	АкС	1	$12 \pm 0,3$ 3 ± 1	13 ± 1 $4 \pm 0,3$	12 ± 1 $4 \pm 0,3$	12 ± 1 $3 \pm 0,4$	$13 \pm 0,5$ $4 \pm 0,3$	$12 \pm 0,4$ $1 \pm 0,1$	9 ± 1 $0,3 \pm 0,1$			
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	8 ± 1 $1 \pm 0,1$	8 ± 1 $1 \pm 0,3$	$6 \pm 0,4$ $1 \pm 0,2$	6 ± 1 $1 \pm 0,1$	$6 \pm 0,1$ $1 \pm 0,2$	$6 \pm 0,2$ 0	$5 \pm 0,1$ 0			
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	101 ± 2 50 ± 2	101 ± 3 53 ± 1	$98 \pm 0,3$ 52 ± 1	92 ± 1 42 ± 8	98 ± 1 41 ± 1	107 ± 4 33 ± 1	87 ± 1 $16 \pm 0,1$			
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$0,1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,03$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$0,3 \pm 0,1$ 0			
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	77 ± 2 30 ± 2	78 ± 1 32 ± 2	79 ± 8 31 ± 1	$72 \pm 0,4$ 29 ± 2	73 ± 2 $31 \pm 0,2$	82 ± 2 24 ± 2	69 ± 2 18 ± 1			
<i>Nebela dentistoma</i>	АкС	1	$61 \pm 0,3$ 21 ± 1	70 ± 1 22 ± 1	$68 \pm 0,02$ $23 \pm 0,1$	68 ± 1 21 ± 1	66 ± 2 22 ± 2	73 ± 1 18 ± 1	$54 \pm 0,2$ 9 ± 1			
<i>Nebela militaris</i>	АкС	1	$5 \pm 0,1$ $1 \pm 0,5$	$10 \pm 0,3$ $2 \pm 0,02$	8 ± 1 $2 \pm 0,2$	$7 \pm 0,3$ $2 \pm 0,2$	$7 \pm 0,1$ $1 \pm 0,1$	$7 \pm 0,1$ $1 \pm 0,1$	$5 \pm 0,1$ 0			
<i>Nebela lageniformis</i>	АкС	1	$5 \pm 0,2$ 0	7 ± 1 0	$5 \pm 0,1$ $0,5 \pm 0,3$	$4 \pm 0,2$ $0,2 \pm 0,1$	$5 \pm 0,2$ 0	$5 \pm 0,2$ 0	$4 \pm 0,2$ 0			
<i>Nebela collaris</i>	АкС	1	$7 \pm 0,4$ 0	$8 \pm 0,1$ 0	$4 \pm 0,01$ 0	$4 \pm 0,2$ 0	$7 \pm 0,1$ 0	$5 \pm 0,1$ 0	$3 \pm 0,1$ 0			

Окончание таблицы 21

Вид раковинных амёб	Мор-фотип	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)							
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	$\frac{65 \pm 1}{29 \pm 2}$	$\frac{70 \pm 1}{32 \pm 2}$	$\frac{60 \pm 1}{30 \pm 2}$	$\frac{51 \pm 1}{30 \pm 2}$	$\frac{59 \pm 1}{31 \pm 2}$	$\frac{60 \pm 1}{30 \pm 0,2}$	$\frac{45 \pm 0,5}{13 \pm 1}$	
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	$\frac{68 \pm 1}{27 \pm 2}$	$\frac{72 \pm 2}{29 \pm 1}$	$\frac{66 \pm 1}{30 \pm 0,2}$	$\frac{64 \pm 1}{31 \pm 0,4}$	$\frac{65 \pm 2}{31 \pm 0,5}$	$\frac{72 \pm 1}{30 \pm 1}$	$\frac{51 \pm 2}{16 \pm 2}$	
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	$\frac{47 \pm 1}{17 \pm 0,5}$	$\frac{53 \pm 3}{17 \pm 1}$	$\frac{49 \pm 2}{16 \pm 2}$	$\frac{43 \pm 1}{18 \pm 0,4}$	$\frac{50 \pm 2}{19 \pm 1}$	$\frac{51 \pm 2}{18 \pm 0,5}$	$\frac{31 \pm 1}{6 \pm 0,1}$	
<i>Euglypha laevis</i>	Акс	1	$\frac{18 \pm 1}{6 \pm 0,2}$	$\frac{19 \pm 1}{7 \pm 0,3}$	$\frac{16 \pm 0,1}{6 \pm 0,1}$	$\frac{15 \pm 0,2}{6 \pm 0,2}$	$\frac{20 \pm 1}{6 \pm 0,1}$	$\frac{22 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{17 \pm 1}{2 \pm 1}$	
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	$\frac{10 \pm 1}{0}$	$\frac{11 \pm 1}{0}$	$\frac{16 \pm 0,1}{0}$	$\frac{15 \pm 0,2}{0}$	$\frac{20 \pm 1}{0}$	$\frac{22 \pm 1}{0}$	$\frac{6 \pm 0,2}{0}$	
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$\frac{7 \pm 0,1}{0}$	$\frac{9 \pm 0,5}{0}$	$\frac{6 \pm 0,1}{0}$	$\frac{4 \pm 1}{0}$	$\frac{9 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,2}{0}$	$\frac{6 \pm 0,1}{0}$	
<i>Centropyxis aeorophila</i>	Плк	2	$\frac{53 \pm 2}{21 \pm 1}$	$\frac{59 \pm 1}{23 \pm 1}$	$\frac{53 \pm 2}{22 \pm 1}$	$\frac{49 \pm 1}{20 \pm 1}$	$\frac{50 \pm 0,4}{21 \pm 1}$	$\frac{52 \pm 2}{22 \pm 0,4}$	$\frac{61 \pm 1}{10 \pm 0,1}$	

Примечание: Акс – акростомный сжагый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центросомный; Крк – кригтосомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Обнаружены неустойчивые к бензину виды однокамерных амёб акростомного и плагиостомного морфотипа: *Chlamydophrys minor*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema com planatu*. Виды однокамерных раковинных амёб характеризуются низкой устойчивостью к бензину, сеноманским растворам и нефтезагрязнениям и могут использоваться в качестве биоиндикаторов нефтезагрязнений. В основе дифференцированной устойчивости к бензину лежат морфологические особенности в строении раковин тестацей, позволяющие выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды.

3.6 Влияние дизельного топлива на сообщества раковинных амёб

Хроническое влияние дизельного топлива в почве на сообщества раковинных амёб изучалось в естественных условиях. Исследования проводились в период 2016, 2017 гг. в течение семи месяцев (с апреля по октябрь) при концентрациях дизельного топлива 50 г/кг и 100 г/кг почвы с параллельным контролем. Химический состав дизельного топлива включал 10–40 % парафиновых углеводородов, от 20 до 60 % нафтеновых и 14–30 % ароматических углеводородов. Количественный учет раковинных амёб проводился прямым микроскопированием водной почвенной суспензии в чашках Петри в определенном количестве полей зрения (Гельцер, 1980; Гельцер и др., 1985). Определялся видовой состав раковинных амёб, количество живых тестацей и пустых раковинок в двукратной повторности. В каждой пробе считали не менее 150 экземпляров. Полученные значения численности раковинок пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата.

Видовое разнообразие раковинных амёб с увеличением концентрации дизельного топлива снижалось. Основное количество видов в естественных условиях составляли семейства *Centropuxidae* и *Hyalospheniidae* – до четырех видов, остальные семейства были представлены одним или двумя видами. Раковины обнаруженных тестацей относились к 5 морфологическим типам, имеющим однокамерное строение и двухкамерное, обуславливающее дополнительную изоляцию цитоплазмы. К акростомному типу принадлежали раковинные амёбы с терминально расположенным устьем при

осевой симметрии с возможным латеральным сжатием: *Euglypha anodonta*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Euglypha laevis*. Плагиостомный тип характеризовался эксцентричным расположением раковинки на вентральной стороне и полостью, не разделенной на брюшко и козырек: *Chlamydohrys minor*, *Cryptodifflugia compressa*, *Centropyxis vandeli*, *Trinemalineare*, *Trinema complanatum*, *Centropyxisaerophila*. К циклостомному типу относились *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cyclopyxis eurystoma*, имеющие сферическую или полу-сферическую форму с уплощенной центральной поверхностью и центрально расположенным устьем. К криптостомному типу относились амёбы, имеющие щелевидные, эксцентрично расположенные на вентральной подошве псевдостомы, прикрытые выступами дорзальной стенки, – *Plagiopyxis glyphostoma*.

Изменение видового состава раковинных амёб при внесении дизельного топлива различной концентрации представлено в таблице 22.

Таблица 22 – Виды раковинных амёб при различной концентрации дизельного топлива

Вид раковинных амёб	0	50 г/кг	100 г/кг	Морфотип	Строение раковины
<i>Euglypha anodonta</i>	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Chlamydohrys minor</i>	+	+	+	Плк	Однокамерная
<i>Phryganella acropodia</i>	+	+	+	Ц	Однокамерная
<i>Cryptodifflugia compressa</i>	+	+	–	Плк	Однокамерная
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Nebela dentistoma</i>	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela militaris</i>	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela lageniformis</i>	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela collaris</i>	+	+	–	Акс	Однокамерная
<i>Centropyxis vandeli</i>	+	+	+	Плк	Двухкамерная
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	+	+	+	Крк	Двухкамерная
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Trinema lineare</i>	+	+	+	Плк	Однокамерная

Окончание таблицы 22

Вид раковинных амеб	0	50 г/кг	100 г/кг	Морфотип	Строение раковины
<i>Trinema complanatum</i>	+	+	+	Плк	Однокамерная
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	Плк	Двухкамерная

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком

В серо-лесных почвах в течение весенне-осеннего периода наблюдалось 16 видов раковинных амеб, представленных 9 родами. Доминирующими по численности являлись виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*.

Субдоминантные виды были представлены *Euglypha anodonta*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*. Малочисленными видами оказались *Chlamydrophris minor*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Centropyxis vandeli*, *Trinema complanatum*.

При концентрации дизельного топлива 100 г/кг элиминировались 2 вида однокамерных амеб, принадлежащих к акростомному и плагиостомному морфотипам: *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela collaris*.

Общая численность раковинных амеб при внесении дизельного топлива различной концентрации представлена на рисунке 47.

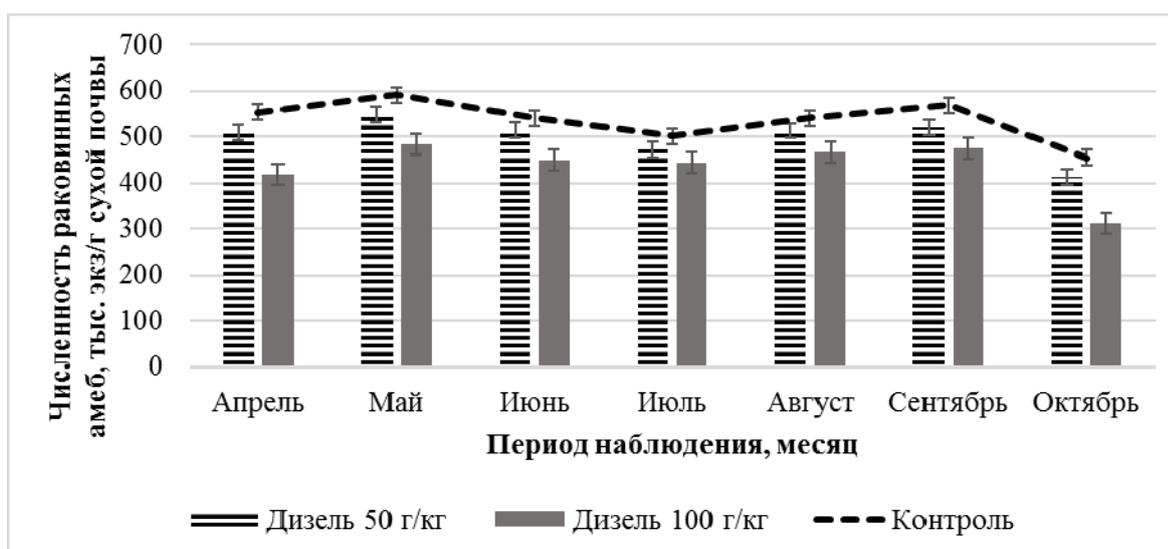


Рисунок 47 – Общая численность раковинных амеб за период исследования

На рисунке 47 можно видеть двухвершинный характер сезонной динамики численности раковинных амёб с максимальными значениями в мае и сентябре в контрольных и опытных участках. Минимальное количество тестацей наблюдалось в октябре в пробах с концентрацией внесения дизельного топлива 100 г/кг.

В работе Т.И. Артемьевой (1999) отмечается, что углеводородные фракции дизельного топлива хорошо растворимы в почвенной воде. В исследовании В.А. Мязина (2014) обнаружено, что при загрязнении почвы дизельным топливом в высоких концентрациях (10 л/м²) увеличивается влажность в поверхностных слоях. Август и сентябрь характеризовались высокой влажностью, степенью разложения опада, что создавало благоприятные условия для развития и распространения раковинных амёб. Благодаря высокой летучести ароматических углеводородов и относительно высокой влажности почвы дизельное топливо оказывало более щадящее воздействие на раковинных амёб по сравнению с бензином.

Анализ среднестатистических данных, представленных в таблице 23, показывает дифференцированную устойчивость различных видов раковинных амёб к дизельному топливу при концентрации 50 г/кг. К наиболее устойчивым видам, численность которых не изменялась в период наблюдений, относились *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Максимальная численность тестацей наблюдалась в августе у вида *Phryganella acropodia* и составляла 121 тыс. экз./г.

К менее устойчивым относились виды, численность которых под влиянием дизельного топлива снижалась в конце лета и в начале осени: *Euglypha laevis*, *Euglypha anodonta*, *Trinema lineare*. Необходимо отметить, что хроническое влияние дизельного топлива снижало численность тестацей в течение семи месяцев. К неустойчивым относились виды раковинных амёб, численность которых снизилась с первых дней добавления дизельного топлива и оставалась такой в течение периода наблюдений: *Chlamydophrys minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema complanatum*, *Centropyxis aerophila*.

Таблица 23 – Изменение численности раковинных амёб при концентрации дизельного топлива 50 г/кг

Вид раковинных амёб	Морфо-тип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)						
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Euglypha anodonta</i>	Акс	1	$\frac{12 \pm 0,3}{130 \pm 2}$	$\frac{13 \pm 1}{11 \pm 1}$	$\frac{12 \pm 1}{10 \pm 3}$	$\frac{12 \pm 1}{12 \pm 3}$	$\frac{13 \pm 0,5}{11 \pm 4}$	$\frac{12 \pm 0,4}{11 \pm 3}$	$\frac{9 \pm 1}{7 \pm 4}$
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	$\frac{8 \pm 1}{8 \pm 2}$	$\frac{8 \pm 1}{7 \pm 3}$	$\frac{6 \pm 0,4}{4 \pm 0,3}$	$\frac{6 \pm 1}{6 \pm 1}$	$\frac{6 \pm 0,1}{4 \pm 0,7}$	$\frac{6 \pm 0,2}{6 \pm 0,2}$	$\frac{5 \pm 0,1}{4 \pm 0,3}$
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{101 \pm 2}{95 \pm 0,2}$	$\frac{101 \pm 3}{98 \pm 3}$	$\frac{98 \pm 0,3}{96 \pm 1}$	$\frac{92 \pm 1}{92 \pm 1}$	$\frac{98 \pm 1}{94 \pm 2}$	$\frac{107 \pm 4}{100 \pm 1}$	$\frac{87 \pm 1}{73 \pm 1}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{0,1 \pm 0,1}{0,1 \pm 0,3}$	$\frac{1 \pm 0,1}{1 \pm 0,3}$	$\frac{1 \pm 0,03}{1 \pm 0,4}$	$\frac{1 \pm 0,1}{1 \pm 0,3}$	$\frac{1 \pm 0,1}{1 \pm 1}$	$\frac{1 \pm 0,1}{1 \pm 0,5}$	$\frac{0,3 \pm 0,1}{0,3 \pm 0,1}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{77 \pm 2}{69 \pm 1}$	$\frac{78 \pm 1}{71 \pm 7}$	$\frac{79 \pm 8}{64 \pm 10}$	$\frac{72 \pm 0,4}{66 \pm 5}$	$\frac{73 \pm 2}{69 \pm 8}$	$\frac{82 \pm 2}{74 \pm 4}$	$\frac{69 \pm 2}{69 \pm 3}$
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	$\frac{61 \pm 0,3}{61 \pm 1}$	$\frac{70 \pm 1}{62 \pm 1}$	$\frac{68 \pm 0,02}{58 \pm 1}$	$\frac{68 \pm 1}{65 \pm 5}$	$\frac{66 \pm 2}{63 \pm 8}$	$\frac{73 \pm 1}{67 \pm 5}$	$\frac{54 \pm 0,2}{46 \pm 0,5}$
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	$\frac{5 \pm 0,1}{3 \pm 1}$	$\frac{10 \pm 0,3}{10 \pm 3}$	$\frac{8 \pm 1}{7 \pm 3}$	$\frac{7 \pm 0,3}{6 \pm 2}$	$\frac{7 \pm 0,1}{6 \pm 5}$	$\frac{7 \pm 0,1}{5 \pm 0,4}$	$\frac{5 \pm 0,1}{4 \pm 0,5}$
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	$\frac{5 \pm 0,2}{5 \pm 0,2}$	$\frac{7 \pm 1}{6 \pm 3}$	$\frac{5 \pm 0,1}{5 \pm 0,3}$	$\frac{4 \pm 0,2}{4 \pm 3}$	$\frac{5 \pm 0,2}{5 \pm 1}$	$\frac{5 \pm 0,2}{6 \pm 4}$	$\frac{4 \pm 0,2}{4 \pm 0,3}$

Окончание таблицы 23

Вид раковинных амёб	Морфо-тип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)							
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$7 \pm 0,4$ 6 ± 2	$8 \pm 0,1$ $8 \pm 0,4$	$4 \pm 0,01$ $6 \pm 0,3$	$4 \pm 0,2$ $1 \pm 0,3$	$7 \pm 0,1$ 5 ± 5	$5 \pm 0,1$ $5 \pm 0,2$	$3 \pm 0,1$ $4 \pm 0,3$	
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	65 ± 1 57 ± 3	70 ± 1 63 ± 5	60 ± 1 62 ± 7	51 ± 1 49 ± 4	59 ± 1 55 ± 4	60 ± 1 60 ± 6	$45 \pm 0,5$ $45 \pm 0,4$	
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	68 ± 1 65 ± 7	72 ± 2 70 ± 9	66 ± 1 63 ± 6	64 ± 1 63 ± 1	65 ± 2 64 ± 8	72 ± 1 $66 \pm 0,5$	51 ± 2 50 ± 6	
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	47 ± 1 40 ± 1	53 ± 3 49 ± 7	49 ± 2 48 ± 6	43 ± 1 34 ± 4	50 ± 2 48 ± 4	51 ± 2 50 ± 8	31 ± 1 30 ± 2	
<i>Euglyphpha laevis</i>	Акс	1	18 ± 1 14 ± 5	19 ± 1 15 ± 4	$16 \pm 0,1$ 17 ± 5	$15 \pm 0,2$ 15 ± 3	20 ± 1 23 ± 4	22 ± 1 17 ± 4	17 ± 1 14 ± 4	
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	10 ± 1 10 ± 2	11 ± 1 10 ± 3	$16 \pm 0,1$ 10 ± 5	$15 \pm 0,2$ 9 ± 5	20 ± 1 11 ± 1	22 ± 1 11 ± 3	$6 \pm 0,2$ 7 ± 4	
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$7 \pm 0,1$ 5 ± 2	$9 \pm 0,5$ 10 ± 5	$6 \pm 0,1$ 9 ± 2	4 ± 1 $2 \pm 0,5$	$9 \pm 0,2$ $10 \pm 0,5$	$4 \pm 0,2$ $2 \pm 0,4$	$6 \pm 0,1$ $1 \pm 0,2$	
<i>Centropyxis aerophila</i>	Плк	2	53 ± 2 47 ± 4	59 ± 1 56 ± 6	53 ± 2 56 ± 5	49 ± 1 38 ± 8	$50 \pm 0,4$ 38 ± 6	52 ± 2 51 ± 4	61 ± 1 55 ± 5	

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – циклостомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

При концентрации дизельного топлива 100 г/кг происходило снижение численности раковинных амёб (таблица 24). Наиболее заметное снижение численности (в два и три раза) характерно для видов *Nebela lageniformis*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Centropyxis aerophila*. Снижение численности тестацей при хроническом действии дизельного топлива в весенне-осенний период привело к элиминации двух видов. Снижение численности всех видов наблюдалось с первых месяцев загрязнения дизельным топливом и сохранялось в течение периода исследований. С апреля элиминировались виды *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela collaris*, относящиеся к однокамерному морфотипу раковинок.

Виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila* сохранили свое положение в роли доминантов.

На основании исследований построен ряд видов раковинных амёб по степени их устойчивости к загрязнению почв дизельным топливом. Наиболее устойчивыми видами, численность которых не изменялась за период наблюдений, являлись *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Устойчивость этих видов к действию токсикантов обусловлена морфологическими особенностями в строении раковин тестацей, позволяющими выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды. Неустойчивыми к влиянию дизельного топлива являлись *Euglypha laevis*, *Euglypha anodonta*, *Trinema lineare*, которые относились к однокамерным раковинным амёбам. Чувствительные виды амёб можно использовать при биоиндикации почв, загрязнённых дизельным топливом.

Таким образом, на основании проведенных исследований и литературных данных (Карташев, Смолина, 2011) можно считать, что нефтезагрязнения, нефтепродукты и сеноманские растворы оказывают негативное влияние на видовое разнообразие и численность сообществ раковинных амёб.

Наиболее опасным для жизнедеятельности амёб является бензин, так как при его концентрации 200 г/кг происходила элиминация 7 видов. При воздействии сеноманских растворов с аналогичной концентрацией наблюдалось сокращение 5 видов.

Таблица 24 – Численность раковинных амёб при концентрации дизельного топлива 100 г/кг

Вид раковинных амёб	Морфо-тип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)											
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь					
<i>Euglypha anodonta</i>	АкС	1	$12 \pm 0,3$ 9 ± 4	13 ± 1 8 ± 3	12 ± 1 8 ± 2	12 ± 1 9 ± 1	$13 \pm 0,5$ 10 ± 3	$12 \pm 0,4$ 11 ± 5	9 ± 1 6 ± 2					
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	8 ± 1 5 ± 2	8 ± 1 8 ± 2	$6 \pm 0,4$ 5 ± 1	6 ± 1 4 ± 1	$6 \pm 0,1$ 4 ± 3	$6 \pm 0,2$ 5 ± 1	$5 \pm 0,1$ $2 \pm 0,5$					
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	101 ± 2 80 ± 4	101 ± 3 84 ± 3	$98 \pm 0,3$ 81 ± 3	92 ± 1 80 ± 6	98 ± 1 87 ± 6	107 ± 4 74 ± 3	87 ± 1 41 ± 4					
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$0,1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,03$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$1 \pm 0,1$ 0	$0,3 \pm 0,1$ 0					
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	77 ± 2 51 ± 6	78 ± 1 62 ± 4	79 ± 8 62 ± 3	$72 \pm 0,4$ 59 ± 5	73 ± 2 55 ± 4	82 ± 2 61 ± 3	69 ± 2 36 ± 4					
<i>Nebela dentistoma</i>	АкС	1	$61 \pm 0,3$ 49 ± 6	70 ± 1 53 ± 4	$68 \pm 0,02$ 51 ± 3	68 ± 1 52 ± 5	66 ± 2 56 ± 7	73 ± 1 43 ± 5	$54 \pm 0,2$ 32 ± 5					
<i>Nebela militaris</i>	АкС	1	$5 \pm 0,1$ $4 \pm 0,1$	$10 \pm 0,3$ 7 ± 2	8 ± 1 $7 \pm 0,2$	$7 \pm 0,3$ 5 ± 2	$7 \pm 0,1$ 4 ± 1	$7 \pm 0,1$ 5 ± 1	$5 \pm 0,1$ $3 \pm 0,5$					
<i>Nebela lageniformis</i>	АкС	1	$5 \pm 0,2$ 3 ± 1	7 ± 1 4 ± 4	$5 \pm 0,1$ $3 \pm 0,5$	$4 \pm 0,2$ 3 ± 1	$5 \pm 0,2$ 3 ± 1	$5 \pm 0,2$ $2 \pm 0,4$	$4 \pm 0,2$ $1 \pm 0,2$					
<i>Nebela collaris</i>	АкС	1	$7 \pm 0,4$ 0	$8 \pm 0,1$ $2 \pm 0,3$	$4 \pm 0,01$ $2 \pm 0,3$	$4 \pm 0,2$ 0	$7 \pm 0,1$ 0	$5 \pm 0,1$ 0	$3 \pm 0,1$ 0					

Окончание таблицы 24

Вид раковинных амёб	Морфологический тип раковинки	Кол-во камер	Численность раковинных амёб в тыс. экз. (К/О)											
			Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь					
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	65 ± 1 35 ± 1	70 ± 1 36 ± 4	60 ± 1 30 ± 3	51 ± 1 31 ± 3	59 ± 1 33 ± 4	60 ± 1 45 ± 4	$45 \pm 0,5$ $27 \pm 0,1$					
<i>Plagiopyxis ghyphostoma</i>	Крк	2	68 ± 1 46 ± 7	72 ± 2 57 ± 4	66 ± 1 45 ± 3	64 ± 1 41 ± 5	65 ± 2 45 ± 5	72 ± 1 43 ± 5	51 ± 2 23 ± 3					
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	Ц	2	47 ± 1 33 ± 9	53 ± 3 39 ± 6	49 ± 2 38 ± 8	43 ± 1 33 ± 5	50 ± 2 37 ± 5	51 ± 2 43 ± 3	31 ± 1 17 ± 5					
<i>Euglypha laevis</i>	Акс	1	18 ± 1 $8 \pm 0,5$	19 ± 1 8 ± 3	$16 \pm 0,1$ 7 ± 2	$15 \pm 0,2$ 7 ± 3	20 ± 1 13 ± 2	22 ± 1 10 ± 2	17 ± 1 8 ± 2					
<i>Trinema lineare</i>	Плк	1	10 ± 1 6 ± 1	11 ± 1 6 ± 1	$16 \pm 0,1$ $6 \pm 0,5$	$15 \pm 0,2$ 6 ± 1	20 ± 1 7 ± 1	22 ± 1 6 ± 2	$6 \pm 0,2$ 4 ± 1					
<i>Trinema complanatum</i>	Плк	1	$7 \pm 0,1$ 2 ± 1	$9 \pm 0,5$ $3 \pm 0,3$	$6 \pm 0,1$ $3 \pm 0,5$	4 ± 1 $3 \pm 0,5$	$9 \pm 0,2$ $6 \pm 0,3$	$4 \pm 0,2$ 2 ± 1	$6 \pm 0,1$ $1 \pm 0,4$					
<i>Centropyxis aeorophila</i>	Плк	2	53 ± 2 30 ± 8	59 ± 1 25 ± 3	53 ± 2 25 ± 3	49 ± 1 32 ± 4	$50 \pm 0,4$ 38 ± 6	52 ± 2 39 ± 2	61 ± 1 27 ± 3					

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – циклостомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Структура сообществ раковинных амёб изменяется по степени устойчивости видов к нефтепродуктам. Наиболее устойчивыми к загрязнению нефтепродуктами являются представители видов *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Вид *Centropyxis vandeli* был устойчив на протяжении всего периода исследования к загрязнению бензином и сеноманскими растворами, но неустойчив к влиянию дизельного топлива и при его концентрации 100 г/кг элиминировался.

Неустойчивыми видами раковинных амёб к нефтепродуктам являются *Chlamydophrys minor*, *Cryptodifflugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Euglypha laevis*, *Cryptodifflugia compressa*.

Виды однокамерных раковинных амёб характеризуются пониженной устойчивостью к нефти, бензину, дизельному топливу и сеноманским растворам по сравнению с двухкамерными амёбами.

4 АДАПТАЦИЯ РАКОВИННЫХ АМЕБ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ ПОЧВ

4. 1 Адаптация сообществ раковинных амёб к сеноманским растворам

С целью изучения начальных этапов адаптации сообществ раковинных амёб к минерализованным растворам проводились исследования в контролируемых лабораторных условиях в течение четырех недель с концентрациями сеноманских растворов 50, 100, 200 г/кг почвы при параллельном контроле. Для исследований использовались минеральные подземные воды апт-альб-сеноманского водоносного комплекса нижнего гидрогеологического этажа Среднесургутского месторождения (Дьяконов, 2012). Воды относятся к классу соленых с величиной минерализации 19,3 г/л, имеют хлоридный натриевый состав и хлоркальциевый тип. Водородный показатель варьирует от 5,5 до 7,6 и соответственно изменяются воды от слабокислых до слабощелочных. Хлор является доминирующим ионом в общем химическом составе. В ряду катионов хлор стоит на первом месте и составляет 11347,3–12431,3 г-экв/дм³, натрий – на втором месте и составляет 6650,2–7400,3 г-экв/дм³, ионы кальция – 44,0–53,7 г-экв/дм³, ионы магния – 0,9–12,7 г-экв/дм³. Гидрокарбонат-ионы присутствуют в количестве 1,8–5,4 г-экв/дм³. Воды жесткие, диапазон общей жесткости неширок и составляет 29,1 мг-экв/дм³.

Видовой спектр раковинных амёб в зависимости от концентрации сеноманских растворов неоднороден. Основное количество видов раковинных амёб в лабораторных исследованиях относилось к семейству Hyalospheniidae – до четырех видов, остальные семейства были представлены одним или двумя видами. Раковинки обнаруженных видов амёб были 4 морфологических типов, имеющих однокамерное строение и двухкамерное, обуславливающее дополнительную изоляцию цитоплазмы относительно внешней среды. К акростомному типу относились раковинные амёбы с терминально расположенным устьем при осевой симметрии с возможным латеральным сжатием: *Euglypha anodonta*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*. Плагиостомный тип характеризовался эксцентричным расположением раковинки на

вентральной стороне и полостью, не разделенной на брюшко и козырек: *Chlamydothryx minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Centropyxis vandeli*. К циклостомному типу относились *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, имеющие сферическую или полусферическую форму с уплощенной центральной поверхностью и центрально расположенным устьем. К криптостомному типу относились раковинные амёбы, имеющие щелевидные, эксцентрично расположенные на вентральной подошве псевдостомы, прикрытые выступами дорзальной стенки, – *Plagiopyxis glyphostoma* (Мазей, Цыганов, 2006). Изменение видового состава раковинных амёб при внесении различной концентрации сеноманских вод представлено в таблице 25.

Таблица 25 – Видовой состав раковинных амёб при различной концентрации сеноманских растворов

Вид раковинных амёб	Концентрация растворов, г/кг				Особенности строения	
	0	50	100	200	Морфотип	Тип раковин
<i>Euglypha anodonta</i>	+	–	–	–	Акс	Однокамерная
<i>Chlamydothryx minor</i>	+	–	–	–	Плк	Однокамерная
<i>Phryganella acropodia</i>	+	+	+	+	Ц	Однокамерная
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	+	+	+	+	Плк	Однокамерная
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	+	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Nebela dentistoma</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela militaris</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela lageniformis</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Centropyxis vandeli</i>	+	+	–	–	Плк	Двухкамерная
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	+	–	–	–	Крк	Двухкамерная
<i>Примечание:</i> Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком						

Как следует из данных таблицы 25, с увеличением концентрации сеноманских растворов происходит гибель раковинных амёб. При концентрации 50 г/кг элиминировали 3 вида: *Euglypha anodonta*, *Chlamydothryx minor*, *Plagiopyxis glyphostoma*. Вид *Chlamydothryx minor* элиминировался при концентрации сеноманских растворов 100 г/кг почвы. *Euglypha anodonta* и *Plagiopyxis glyphostoma* наблюдались в контрольной пробе, а при внесении минеральных растворов не встречались. Это свидетельствует о низкой

устойчивости к химическим неорганическим загрязнениям двух видов раковинных амёб.

Анализ среднестатистических данных, представленных на рисунке 48, показывает, что увеличение концентрации токсических веществ коррелирует со снижением общей численности раковинных амёб.

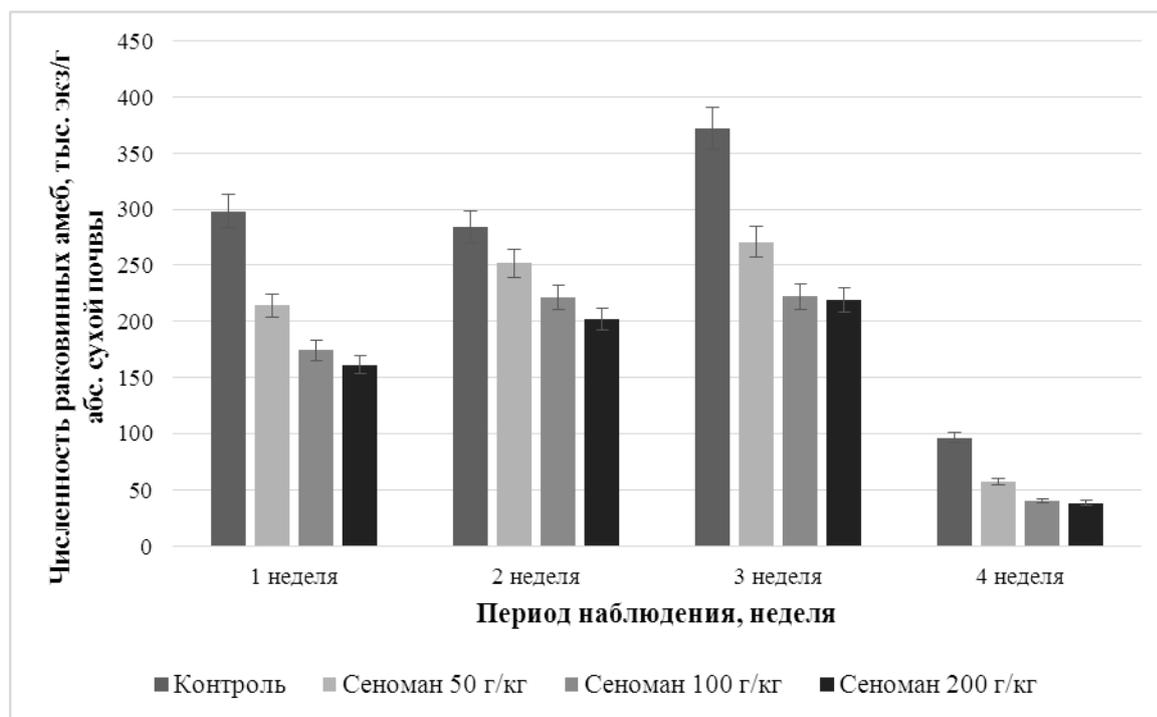


Рисунок 48 – Изменение общей численности раковинных амёб в зависимости от концентрации сеноманских растворов

Максимальная общая численность тестацей наблюдалась в третью неделю исследования в контрольной пробе. Минимальная численность амёб отмечалась в четвертую неделю исследований при концентрации сеноманских вод 100–200 г/кг почвы. Снижение общей численности раковинных амёб в четвертую неделю связано с высыханием почвы, что негативно сказалось на выживаемости контрольных и опытных сообществ.

При концентрации минерализованных растворов 50 г/кг происходило снижение численности сообществ раковинных амёб (таблица 26).

Максимальная численность наблюдалась у вида *Phryganella acropodia* в первую неделю исследований и составляла 54 ± 2 тыс. экз/г сухой почвы, что было в 1,4 раза меньше по сравнению с контролем.

Таблица 26 – Численность раковинных амёб при концентрации сеноманских растворов 50 г/кг почвы

Вид раковинных амёб	Морфотип раковин	Количество камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Euglypha anodonta</i>	Акс	1	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	0	0	0
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	$\frac{3 \pm 0,1}{1 \pm 0,1}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$	0	0
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{77 \pm 2}{54 \pm 2}$	$\frac{42 \pm 1}{35 \pm 3}$	$\frac{46 \pm 3}{32 \pm 1}$	$\frac{9 \pm 0,4}{7 \pm 1}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{5 \pm 1}{0}$	$\frac{27 \pm 1}{25 \pm 2}$	$\frac{34 \pm 2}{21 \pm 2}$	$\frac{9 \pm 0,4}{5 \pm 0,2}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{42 \pm 1}{35 \pm 2}$	$\frac{32 \pm 1}{27 \pm 2}$	$\frac{53 \pm 1}{34 \pm 3}$	$\frac{15 \pm 0,4}{11 \pm 1}$
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	$\frac{48 \pm 2}{38 \pm 1}$	$\frac{48 \pm 1}{46 \pm 1}$	$\frac{70 \pm 6}{53 \pm 4}$	$\frac{18 \pm 0,5}{11 \pm 0,4}$
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	$\frac{42 \pm 3}{32 \pm 4}$	$\frac{34 \pm 1}{32 \pm 2}$	$\frac{49 \pm 1}{34 \pm 2}$	$\frac{11 \pm 1}{7 \pm 0,2}$
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	$\frac{42 \pm 1}{33 \pm 2}$	$\frac{40 \pm 1}{35 \pm 2}$	$\frac{51 \pm 1}{47 \pm 1}$	$\frac{16 \pm 1}{9 \pm 0,2}$
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$\frac{25 \pm 1}{17 \pm 2}$	$\frac{48 \pm 1}{46 \pm 1}$	$\frac{61 \pm 1}{44 \pm 2}$	$\frac{16 \pm 1}{9 \pm 0,1}$

Окончание таблицы 26

Вид раковинных амёб	Морфотип раковин	Количество камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	$\frac{5 \pm 0,05}{3 \pm 0,03}$	$\frac{6 \pm 0,1}{5 \pm 1}$	$\frac{7 \pm 0,5}{4 \pm 1}$	$\frac{1 \pm 0,01}{0}$
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	$\frac{3,2 \pm 0,1}{0}$	0	0
Количество видов в опыте			8	8	8	7

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – кригтостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Минимальная численность зарегистрирована у вида *Chlamydophrys minor* – $1 \pm 0,1$ тыс. экз/г сухой почвы, в то время как в контрольной кювете этих тестацей насчитывалось в 2 раза больше.

К наиболее устойчивым видам, численность которых не изменилась в течение периода наблюдений, можно отнести *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*. К менее устойчивым отнесены виды, численность которых под влиянием сеноманских растворов снижалась: *Cryptodiffugia compressa*, встречавшийся со второй недели, и *Centropyxis vandeli*, который элиминировался к четвертой неделе.

Виды однокамерных амёб *Euglypha anodonta*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Chlamydophrys minor* при действии сеноманских растворов с концентрацией 50 г/кг элиминировались в течение первых трех суток.

Представленные в таблице 27 результаты показывают замещение по степени устойчивости к сеноманским растворам вида *Phryganella acropodia*, наблюдаемого в первую неделю исследования, видом *Nebela dentistoma* с максимальной численностью 47 ± 2 тыс. экз/г сухой почвы. Виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* сохранили доминантное положение.

Неустойчивыми видами раковинных амёб, численность которых снизилась с первых дней добавления сеноманских растворов и сохранялась в течение периода наблюдений, были *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*. Минимальная численность отмечалась у вида *Centropyxis vandeli* – $2 \pm 0,1$ тыс. экз./г сухой почвы, в контрольной серии наблюдалось превышение в 4 раза. Вид *Chlamydophrys minor*, который встречался в лабораторных кюветах с концентрацией сеноманских растворов 50 г/кг, элиминировался при их концентрации 100 г/кг. Виды *Euglypha anodonta*, *Plagiopyxis glyphostoma* не встречались. Выявленные виды относились к однокамерным раковинным амёбам, за исключением *Plagiopyxis glyphostoma*, который имел двухкамерное строение раковинки.

При концентрации сеноманских растворов 200 г/кг (таблица 28) доминантный вид *Nebela dentistoma* характеризовался повышенной численностью, равной 45 ± 1 тыс. экз./г почвы, в третью неделю исследований.

Таблица 27 – Численность раковинных амёб при концентрации сеноманских растворов 100 г/кг почвы

Вид раковинных амёб	Морфотип раковин	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Euglypha anodonta</i>	АкС	1	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	0	0	0
<i>Chlamydomphrys minor</i>	Плк	1	$\frac{3 \pm 0,1}{0}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$	0	0
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{77 \pm 2}{40 \pm 1}$	$\frac{42 \pm 1}{30 \pm 1}$	$\frac{46 \pm 3}{28 \pm 1}$	$\frac{9 \pm 0,4}{4 \pm 0,1}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{5 \pm 1}{10 \pm 1}$	$\frac{27 \pm 1}{19 \pm 1}$	$\frac{34 \pm 2}{20 \pm 1}$	$\frac{9 \pm 0,4}{4 \pm 0,1}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{42 \pm 1}{27 \pm 1}$	$\frac{32 \pm 1}{24 \pm 1}$	$\frac{53 \pm 1}{21 \pm 1}$	$\frac{15 \pm 0,3}{8 \pm 0,3}$
<i>Nebela dentistoma</i>	АкС	1	$\frac{48 \pm 2}{46 \pm 2}$	$\frac{48 \pm 1}{42 \pm 2}$	$\frac{70 \pm 6}{47 \pm 1}$	$\frac{18 \pm 0,5}{8 \pm 0,2}$
<i>Nebela militaris</i>	АкС	1	$\frac{42 \pm 3}{6 \pm 0,4}$	$\frac{34 \pm 1}{29 \pm 1}$	$\frac{49 \pm 1}{30 \pm 1}$	$\frac{11 \pm 1}{5 \pm 0,1}$

Окончание таблицы 27

Вид раковинных амёб	Морфотип раковин	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	$\frac{42 \pm 1}{20 \pm 1}$	$\frac{40 \pm 1}{29 \pm 1}$	$\frac{51 \pm 1}{39 \pm 1}$	$\frac{16 \pm 1}{5 \pm 0,2}$
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$\frac{25 \pm 1}{26 \pm 1}$	$\frac{48 \pm 1}{43 \pm 1}$	$\frac{61 \pm 1}{35 \pm 1}$	$\frac{16 \pm 1}{6 \pm 0,1}$
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	$\frac{5 \pm 0,05}{0}$	$\frac{6 \pm 0,1}{3 \pm 0,1}$	$\frac{7 \pm 0,5}{2 \pm 0,1}$	$\frac{1 \pm 0,01}{0}$
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	0	$\frac{3 \pm 0,1}{0}$	0	0
Количество видов в опыте			7	8	8	7

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – крипто-стомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Таблица 28 – Численность раковинных амёб при концентрации сеноманских растворов 200 г/кг почвы

Вид раковинных амёб	Морфотип раковин	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Euglypha anodonta</i>	Акс	1	$8 \pm 0,2$ 0	0	0	0
<i>Chlamydomphrys minor</i>	Плк	1	$3 \pm 0,1$ 0	$2 \pm 0,1$ 0	0	0
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	77 ± 2 37 ± 1	42 ± 1 25 ± 1	46 ± 3 29 ± 1	$9 \pm 0,4$ 4 ± 1
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	5 ± 1 10 ± 1	27 ± 1 19 ± 2	34 ± 2 20 ± 1	$9 \pm 0,4$ $1 \pm 0,01$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	42 ± 1 31 ± 2	32 ± 1 17 ± 1	53 ± 1 22 ± 1	$15 \pm 0,3$ $8 \pm 0,2$
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	48 ± 2 25 ± 1	48 ± 1 38 ± 1	70 ± 6 45 ± 1	$18 \pm 0,5$ $8 \pm 0,1$
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	42 ± 3 14 ± 2	34 ± 1 $27 \pm 0,3$	49 ± 1 33 ± 2	11 ± 1 $4 \pm 0,1$
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	42 ± 1 19 ± 1	40 ± 1 29 ± 1	51 ± 1 34 ± 2	16 ± 1 $5 \pm 0,2$

Окончание таблицы 28

Вид ракообразных амёб	Морфотип раковин	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$\frac{25 \pm 1}{24 \pm 1}$	$\frac{48 \pm 1}{44 \pm 1}$	$\frac{61 \pm 1}{33 \pm 2}$	$\frac{16 \pm 1}{7 \pm 0,1}$
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	$\frac{5 \pm 0,05}{0}$	$\frac{6 \pm 0,1}{2 \pm 0,04}$	$\frac{7 \pm 0,5}{0}$	$\frac{1 \pm 0,01}{0}$
<i>Plagiopyxis gyphostoma</i>	Крк	2	0	$\frac{3 \pm 0,1}{0}$	0	0
Количество видов в опыте			8	8	7	7

Примечание: акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Минимальная численность наблюдалась у вида *Cryptodiffugia compressa* в четвертую неделю исследования и составляла $1 \pm 0,01$ тыс. экз./г почвы, что по сравнению с контрольной серией было меньше в 9 раз. Виды *Plagiopyxis glyphostoma*, *Euglypha anodonta*, *Chlamydomphrys minor* наблюдались только в контрольных кюветах.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

1. Адаптация раковинных амёб к влиянию сеноманских растворов начинается с первой недели загрязнения.

2. Элиминация неустойчивых видов раковинных амёб происходит в течение двух недель.

3. Снижение численности раковинных амёб продолжается в течение четырех недель.

4. К сеноманским растворам устойчивы виды раковинных амёб *Phryganella acropodia*, *Cryptodiffugia compressa*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*.

5. Снижение видового разнообразия раковинных амёб при концентрации сеноманских вод 50 г/кг проявляется в элиминации *Euglypha anodonta*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Chlamydomphrys minor*. При концентрации сеноманских растворов 100 г/кг происходит элиминация видов *Euglypha anodonta*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Chlamydomphrys minor* и снижение численности устойчивых видов амёб. При концентрации 200 г/кг происходит снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб и численности в опытной группе на 50 %, что является критическим уровнем выживания их популяций.

Анализ данных, полученных в лабораторных условиях, позволил выделить благоприятную область существования для всех видов тестацей при концентрации внесения сеноманских растворов 50 г/кг.

В исследуемых пробах обнаружено 16 видов раковинных амёб. Снижение численности и видового разнообразия тестацей зависит от концентрации минерализованных растворов.

В основе дифференцированной устойчивости раковинных амёб к сеноманским растворам лежат морфологические особенности в строении их раковин, позволяющие выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды.

4.2 Адаптация сообществ раковинных амёб к нефтезагрязнениям

Комплексные характеристики и функциональная нагрузка раковинок выделяют тестацей из прочих групп простейших как удобный объект эколого-морфологических исследований. Влияние нефти на раковинных амёб изучалось на сообществах, относящихся к 14 родам: *Arcella*, *Centropyxis*, *Plagiopyxis*, *Heleopera*, *Nebela*, *Euglypha*, *Trinema*, *Cyclopyxis*, *Assulina*, *Corytion*, *Trigonopyxis*, *Placocista*, *Amphitrema*, *Phryganella*.

Анализируемые пробы представляли собой образцы почвы (10 см), которые использовались для подсчета раковинных амёб и измерения почвенной влажности. Количественный учет тестацей производился прямым микроскопированием водной почвенной суспензии в чашках Петри (Гельцер и др., 1985). Влажность определяли весовым методом. Для изучения деградации нефти в почве отобрано 75 проб на экспериментальных участках и 12 проб в полевых условиях. Остаточную концентрацию нефти определяли весовым методом (Орлова, Васильевская, 1994). В оценке степени загрязнения почв нефтепродуктами использовались градации, представленные в нормативном документе «Порядок определения размеров ущерба от загрязнения земель химическими веществами» (1993).

Для оценки влияния нефти на раковинных амёб в лабораторных условиях использовали кюветы из пластмассы размерами 0,5×0,15×0,2 м. В лабораторные кюветы помещалась смешанная проба гумусового слоя (A₁, 0–20 см) серых лесных почв зернисто-комковатой структуры влажностью 30 % по три килограмма почвы в каждую кювету. Данный тип почв широко распространен в Западной Сибири (Непряхин, 1977). В каждом опыте использовалось по 5 кювет. Опыты проводились при комнатной температуре. Эксперимент состоял из пяти опытов с концентрациями внесения нефти 10, 20, 30, 50, 100 г/кг почвы при параллельном контроле. Эксперименты проводились в течение 30 сут с каждой концентрацией. Пробы почв для анализа брали в поверхностном горизонте на глубине 0–10 см. В лабораторных и полевых исследованиях использовалась товарная нефть Лугинецкого месторождения (таблица 29). Месторождение Лугинецкое относится к палеозойскому типу нефтей и залегает в пределах Пудинского мегавала,

характеризующегося высокой степенью извлечения всех типов низкомолекулярных сильных оснований (Герасимова и др., 2003).

Нефть является малосернистой с содержанием серы до 0,5 % (Бардик, Леффлер, 2001). По плотности она относится к классу легких нефтей (0,80–0,84 г/см³) при наиболее распространенных величинах 0,82–0,90 г/см³ (Акопова и др., 1997). Низкая плотность нефти обусловлена преобладанием метановых углеводородов, низким содержанием смолисто-асфальтовых компонентов, высоким содержанием бензиновых и керосиновых фракций (Аксенов и др., 1983). Нефть и нефтепродукты имеют 3-й класс опасности – средняя токсичность. Токсичность нефти объясняется присутствием летучих органических углеводородов (толуол, ксилол, бензол), нафталина и ряда других фракций. Тoluол (ПДК 0,5 мг/г) и нафталин (ПДК 0,04 мг/г) относятся к 3-му классу опасности. В составе нефти также содержатся метан и пропан, окисляющиеся некоторыми видами микроорганизмов, представителями грамотрицательных бактерий (Лозановская и др., 1998; Шмараев, 2009).

Таблица 29 – Основные физико-химические свойства нефти

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

Результаты лабораторных исследований по влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб представлены в таблице 30.

Из таблицы следует, что наибольшее влияние на сообщество раковинных амёб оказывают нефтезагрязнения с концентрацией 30 г/кг. При нефтезагрязнениях почвы нефтью с концентрацией 10 г/кг происходит постепенное снижение численности раковинных амёб до 1,5 тыс. экз./г на 30-е сут, что значительно меньше по срав-

нению с незагрязненной почвой (14,8 тыс. экз./г). При загрязнении 20 г/кг и 30 г/кг наблюдается снижение численности на 4-е сут на 10–12 тыс. экз/г и 1,6–1,8 тыс. экз./г на 30-е сут. Такое снижение численности обусловлено негативным влиянием нефти на сообщества раковинных амеб. В контрольной кювете на 4-е сут происходило увеличение численности раковинных амеб до 43,9 тыс. экз./г с последующим снижением до 14,8 тыс. экз./г. Уменьшение численности раковинных амеб в лабораторных кюветах после внесения нефти обусловлено также изменением влажности. Установлено, что влажность загрязненных слоев значительно ниже, чем «чистой» почвы (Никитина, 2011). Загрязненная нефтепродуктами светло-серая лесная почва не способна принимать воду и проводить ее вниз по почвенному профилю (Ситдииков, Волокитин, 2004).

Таблица 30 – Изменение численности раковинных амеб (тыс. экз./г) в зависимости от концентрации нефти в почве

Период действия	Концентрация нефти, г/кг			
	10	20	30	Контроль
1 сут	27,1±3,5	34±1,1	43,2±3,0	40,2±8,0
3 сут	25,4±1,3	24,7±1,3	31,9±2,0	43,5±6,2
5 сут	25,5±2,5	24,6±0,9	29,4±2,0	43,9±7,2
7 сут	22,1±2,7	24,9±0,7	29,1±2,0	41,4±9,2
9 сут	20,3±3,6	22,3±2,0	20,9±1,0	39,9±4,1
11 сут	15,2±2,2	15,6±1,6	17,6±1,0	37,6±5,0
13 сут	13,9±0,9	13,7±0,4	16,4±2,0	35,3±4,7
15 сут	11±0,9	11,6±0,9	12,3±1,0	28,6±4,1
17 сут	9,4±1,2	10,5±0,7	10,7±1,0	26,1±3,7
19 сут	9,4±2,9	8,3±0,6	8,4±0,6	22±6,08
21 сут	5,8±0,9	6,07±0,6	6,1±0,6	14,8±7,9
23 сут	3,3±0,7	3,8±0,6	3,9±0,5	17,6±4,8
25 сут	1,5±0,5	1,6±0,4	1,8±0,4	14,8±3,5

В исследованиях с варьированием условий увлажнения от воздушно-сухого состояния до полного обводнения показано увеличение доли живых организмов с ростом гидроморфизма почвы (Яковлев, 1981). Раковинные амебы эксцистируются и переходят в активное состояние при более высокой влажности, чем другие представители животного населения почв, например нематоды и колотратки. Наиболее оптимальными для физиологической активности раковинных амеб являются условия капиллярного увлажнения

(Алексеев, 1982). Анализ данных, представленных в таблице 30, позволяет выделить стадии изменения сообщества раковинных амёб при разных концентрациях нефтезагрязнений.

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

Аналогичные стадии были выделены Звягинцевым Д.Г. с соавторами (Звягинцев и др., 1986) для микробного сообщества при разных дозах нефтяного поллютанта.

Углеводороды нефти, загрязняющие почву, изменяют не только численность, но и видовой состав тестацей. В таблицах 31–33 представлено изменение видового разнообразия раковинных амёб в загрязненной нефтью почве при концентрациях 10, 20, 30 г/кг и в незагрязненной почве на разных стадиях адаптации.

На стадии резистентности (см. таблицу 31) происходит снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб при концентрации нефти 30 г/кг. При этом исчезают наиболее чувствительные виды: *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При концентрации нефти 10 г/кг и 20 г/кг почвы насчитывается 18 видов, что соответствует количеству видов в контроле.

Таблица 31 – Изменение видового состава раковинных амёб при нефтезагрязнениях на стадии резистентности

Вид раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i>	+	+		+	Уд
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	Плк
<i>C. elongata</i>	+	+	+	+	Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	+	+	+	+	Ц
<i>C. kahli</i>	+	+	+	+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i>	+	+	+	+	Крк
<i>P. penardi</i>	+	+	+	+	Крк

Окончание таблицы 31

Виды раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Heleopera petricola</i>	+	+	+	+	Акс
<i>H. sylvatica</i>	+	+		+	Акс
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i>	+	+	+	+	Акс
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i>	+	+	+	+	Акс
<i>Assulina muscorum</i>	+	+		+	Акс
<i>Trinema lineare</i> v. <i>minuskula</i>	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i>	+	+	+	+	Плк
<i>T. complanatum</i>	+	+		+	Плк
<i>Corytion dubium</i>	+	+	+	+	Плк
<i>Примечание:</i> Уд – уплощенно-дисковидный; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; Акс – акростомный сжатый					

Анализ данных, представленных в таблице 32, показывает снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб на стадии приспособляемости при концентрации нефти 20 г/кг и 30 г/кг почвы. Так, при концентрации 20 г/кг исчезают *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Nebela tubulosa*, *Euglypha ciliate*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При увеличении концентрации нефти до 30 г/кг к ранее перечисленным видам добавляются *Centropyxis elongate*, *Cyclopyxis kahli*, *Plagiopyxis penardi*, *Corytion dubium*. Таким образом, можно считать, что увеличение концентрации нефтезагрязнений оказывает существенное влияние на видовое разнообразие сообществ раковинных амёб. Исключительная ограниченность видового и экологического разнообразия – общая особенность нефтезагрязненных почв, что обусловлено репрессией углеводородов и продуктов их разложения, автотрофной ассимиляцией, ингибированием функциональной активности почвенных животных (Никитина, 2011). При сравнении данных, представленных в таблицах 31–33, можно отметить, что в загрязненной почве при концентрации 10 г/кг и 20 г/кг в конце эксперимента преобладали раковинные амёбы родов *Euglypha* и *Plagiopyxis*, при концентрации 30 г/кг – *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*.

Таблица 32 – Изменение видового состава раковинных амёб при нефтезагрязнениях на второй стадии адаптации

Вид раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i>	+			+	Уд
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	Плк
<i>C. elongata</i>	+	+		+	Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	+	+	+	+	Ц
<i>C. kahli</i>	+	+	+	+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i>	+	+	+	+	Крк
<i>P. penardi</i>	+	+	+	+	Крк
<i>Heleopera petricola</i>	+	+	+	+	Акс
<i>H. sylvatica</i>	+			+	Акс
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i>	+	+		+	Акс
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i>	+	+		+	Акс
<i>Assulina muscorum</i>	+			+	Акс
<i>Trinema lineare v. minuskula</i>	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i>	+	+	+	+	Плк
<i>T. complanatum</i>	+			+	Плк
<i>Corytion dubium</i>	+	+	+	+	Плк
Примечание: * Уд – уплощенно-дисковидный; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; Акс – акростомный сжатый					

Следовательно, раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* наиболее устойчивые, амёбы родов *Corytion*, *Trinema*, *Arcella* менее устойчивые к нефтезагрязнению. Устойчивость основных родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* обусловлена двухкамерным строением раковинки. Формирование внутренней камеры усиливает изоляцию цитоплазмы от внешней среды.

В серых лесных почвах, взятых для исследования, обнаружено 18 видов и вариантов раковинных амёб, относящихся к 10 родам и 6 семействам. Основную массу составляют представители семейств *Centropoxyidae*, *Euglyphidae* и *Trinematidae*. Эти семейства насчитывают 2–4 вида. Остальные семейства имеют 1–2 вида в своем составе. Раковинки обнаруженных видов относятся к 5 морфологическим типам, что говорит об их значительном разнообразии. Больше 80 % составляют акростомные и плагиостомные формы. Внесение нефти в

почву отражается общими изменениями в морфологической структуре раковинных амеб в виде почернения раковинки, изменения ее формы. Таким образом, в результате лабораторных экспериментов установлено, что нефть оказывает отрицательное действие на раковинных амеб.

Во-первых, обволакивая организм, нефть препятствует протеканию естественных физиологических процессов в клетках. Во-вторых, проникая в почвенные горизонты, нефть снижает количество кислорода и изменяет влажность, которые важны для физиологической активности тестацей. В-третьих, нефть изменяет структуру сообществ раковинных амеб, снижая видовое разнообразие и численность простейших.

Таблица 33 – Изменение видового состава раковинных амеб при нефтезагрязнениях на депрессивной стадии адаптации

Вид раковинных амеб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i>	+			+	Уд
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	Плк
<i>C. elongata</i>	+	+		+	Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	+	+	+	+	Ц
<i>C. kahli</i>	+	+		+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i>	+	+	+	+	Крк
<i>P. penardi</i>	+	+		+	Крк
<i>Heleopera petricola</i>	+	+	+	+	Акс
<i>H. sylvatica</i>	+			+	Акс
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i>	+			+	Акс
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i>	+			+	Акс
<i>Assulina muscorum</i>	+			+	Акс
<i>Trinema lineare v. minuscula</i>	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i>	+	+	+	+	Плк
<i>T. complanatum</i>	+			+	Плк
<i>Corytion dubium</i>	+	+		+	Плк
<i>Примечание:</i> * Уд – уплощенно-дисковидный; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; Акс – акростомный сжатый					

Анализируя данные, представленные в таблицах 31–33, можно заметить, что увеличение концентрации нефтезагрязнения коррелирует с уменьшением численности раковинных амёб. Наибольшая гибель тестацей наблюдается в первые трое суток, что свидетельствует о прямом токсическом действии нефти, особенно легких фракций.

Ароматические углеводороды, находясь в почвах, оказывают наркотическое и токсическое действие на живые организмы (Соколов, 1965). Так, легкая фракция нефти мигрирует по почвенному профилю, расширяя ареал первоначального загрязнения. Твёрдый парафин, содержащийся в нефти, трудно разрушается, плохо окисляется на воздухе и способен надолго запечатать поры почвенного покрова, лишив его свободного влаго- и воздухообмена. Особых органелл дыхания у простейших нет, и они поглощают кислород через клеточную мембрану (Шарова, 2000). Преобладающее большинство свободноживущих протистов – аэробы, имеющие митохондрии. Они распространены в широком диапазоне вариаций содержания кислорода: в морях, пресноводных и почвенных биотопах (Бейер и др., 2000). У многих протистов, обитающих в анаэробных условиях, обнаружены особые органеллы энергетического метаболизма – гидрогеносомы. Гидрогеносомы содержат ферменты, окисляющие пировиноградную кислоту с образованием АТФ. В этих реакциях, где конечным акцептором электронов служат протоны, образуется молекулярный водород (Заварзин, 2004; Müller, 1980). Благодаря наличию гидрогеносом, раковинные амёбы заселяют субстраты с самым разнообразным режимом аэрации.

В исследованиях Н.П. Солнцевой и Е.М. Никифоровой (1985) установлены основные особенности трансформации почв при нефтяном загрязнении. Пропитывание нефтью приводит к активным изменениям в химическом составе, свойствах и структуре почв. Прежде всего это сказывается на гумусовом горизонте: количество углерода в нем увеличивается, битуминозное вещество значительно ухудшает свойства почвы. Просачиваясь сверху, смолисто-асфальтовые компоненты нефти сорбируются в основном верхнем горизонте. При этом уменьшается воздушное пространство почвы (Солнцева и др., 1985). В литературе отсутствуют сведения о влиянии кислородного режима на раковинных амёб, основанные на не-

посредственных наблюдениях, за исключением указания Боннэ на высокую устойчивость представителей *Plagiopyxidae* к низкому парциальному давлению кислорода (Bonnet, 1964). В лабораторных опытах показано, что естественной реакцией на длительное кислородное голодание у *Hyalosphenia papilio* является инцистирование (Charret, 1964).

Итак, в лабораторных условиях установлены три стадии адаптации сообществ раковинных амёб в зависимости от длительности периода влияния разных доз нефтяного поллютанта.

1. Стадия резистентности.
2. Стадия уменьшения численности и видового разнообразия.
3. Депрессивная стадия вымирания.

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

4.3 Адаптация сообществ раковинных амеб к бензину и дизельному топливу

Экологическое влияние бензина и дизельного топлива заключается не столько в изменении свойств почвы, сколько в химической токсичности. Ароматические углеводороды в почвах оказывают наркотическое и токсическое действие на живые организмы. Несмотря на относительно короткий период острого токсического влияния и высокую летучесть ароматических углеводородов (Карташев, Смолина, 2011), бензин и дизельное топливо значительно сокращают численность беспозвоночных животных. Ароматические углеводороды через покровы попадают в организм животных и вызывают отравление (Солнцева, 1982, 1985, 1998).

С целью изучения начальных этапов адаптации сообществ раковинных амеб проводились исследования по влиянию на них бензина и дизельного топлива в лабораторных условиях.

Для исследования использовали:

– автомобильный бензин с октановым числом 92, содержанием свинца не более 0,01 г/дм³, марганца не более 18 мг/дм³, с массовой долей серы не более 0,05 %, объемной долей бензола не более 5 %, плотностью при 15 °С от 725 до 780 кг/м³;

– летнее дизельное топливо, применяемое при температуре окружающего воздуха выше 0 °С, имеющее метановое число 45, массовую долю меркаптановой серы не более 0,01 %, содержание фактических смол не более 40 мг/100 см³ топлива, кислотность не более 5 мг КОН/100 см³ топлива, йодное число не более 6 г I₂/100 г топлива, зольность не более 0,01 % и плотность не более 860 кг/м³ при 20 °С.

Исследования проводились в контролируемых лабораторных условиях в течение четырех недель при внесении нефтепродуктов: бензин 20 г/кг, 100 г/кг; дизельное топливо 20 г/кг, 100 г/кг. Для опытов использовались пластиковые кюветы с размерами 0,5×0,2×0,15 м. В лабораторные кюветы помещалась смешанная проба гумусового слоя (А₁, 0–20 см) серых лесных почв зернисто-комковатой структуры влажностью 35–45 % по килограмму почвы в каждую кювету. Каждая кювета делилась на две части: опытную и контрольную.

Видовой состав раковинных амёб был однороден. Основное количество видов раковинных амёб в лабораторных исследованиях относилось к семействам *Phryganelladae*, *Centropyxidae*, *Hyalospheniidae*, *Plagiopyxidae*, остальные семейства были представлены по одному виду.

Раковинки обнаруженных видов амёб характеризовались 4 морфологическими типами и имели как однокамерное строение, так и двухкамерное, обуславливающее дополнительную изоляцию цитоплазмы от внешней среды. Изменение видового разнообразия раковинных амёб при внесении бензина и дизельного топлива различной концентрации в период исследований представлено в таблице 34.

Таблица 34 – Видовое разнообразие раковинных амёб при различной концентрации бензина (Б) и дизельного топлива (Д)

Вид раковинных амёб	Концентрация загрязнителей, г/кг					Особенности строения	
	0	Б-20	Б-100	Д-20	Д-100	Морфо-тип	Кол-во камер
<i>Chlamydomphrys minor</i>	+	–	–	–	–	Плк	Однокамерная
<i>Phryganella acropodia</i>	+	+	+	+	+	Ц	Однокамерная
<i>Phryganella paradoxa</i>	+	–	–	–	–	Ц	Однокамерная
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	+	–	–	+	+	Плк	Однокамерная
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	+	+	+	+	+	Ц	Двухкамерная
<i>Nebela dentistoma</i>	+	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela militaris</i>	+	–	–	–	–	Акс	Однокамерная
<i>Nebela lageniformis</i>	+	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	+	Акс	Однокамерная
<i>Centropyxis vandeli</i>	+	–	–	–	–	Плк	Двухкамерная
<i>Centropyxis platystoma</i>	+	–	–	–	–	Плк*	Двухкамерная

Окончание таблицы 34

Вид раковинных амёб	Концентрация загрязнителей, г/кг					Особенности строения	
	0	Б-20	Б-100	Д-20	Д-100	Морфo-тип	Кол-во камер
<i>Centropyxis cassis</i>	+	–	–	–	–	Плк	Двухкамерная
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	+	–	–	–	–	Крк	Двухкамерная
<i>Plagiopyxis intermedia</i>	+	–	–	–	–	Крк	Двухкамерная
<i>Примечание:</i> Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком							

Из данных таблицы 34 следует, что с увеличением концентрации нефтепродуктов происходит гибель раковинных амёб. Наиболее устойчивыми видами, которые встречались в течение всего периода исследований, являлись *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*. Вид *Cryptodiffugia compressa* был устойчивым к воздействию дизельного топлива. Виды амёб с пониженной устойчивостью к нефтепродуктам снижали численность и элиминировались в зависимости от концентрации бензина и дизельного топлива.

Анализ среднестатистических результатов, представленных на рисунке 49, показывает, что увеличение концентрации бензина коррелирует со снижением общей численности раковинных амёб. Максимальная общая численность тестацей наблюдалась в первую неделю исследования в контрольной пробе. Минимальная численность амёб отмечалась в четвертую неделю исследований при концентрации бензина 100 г/кг почвы. Снижение общей численности на 50 % относительно контрольных значений свидетельствовало о критическом уровне выживания сообществ раковинных амёб при действии бензина.

При концентрации бензина 20 г/кг происходило снижение численности сообществ раковинных амёб начиная с первой недели (таблица 35). Со второй недели действия нефтепродуктов элиминировался один вид раковинных амёб, с третьей недели – два вида, к четвертой неделе – девять видов амёб. Максимальная численность наблюдалась у вида *Phryganella acropodia* в первую неделю исследований и составляла 52 ± 2 тыс. экз./г сухой почвы, что в 1,8 раза

меньше по сравнению с контролем. Минимальная численность зарегистрирована у вида *Centropyxis vandeli* – $1 \pm 0,2$ тыс. экз./г, в то время как в контрольной кювете численность была больше почти в 23 раза.

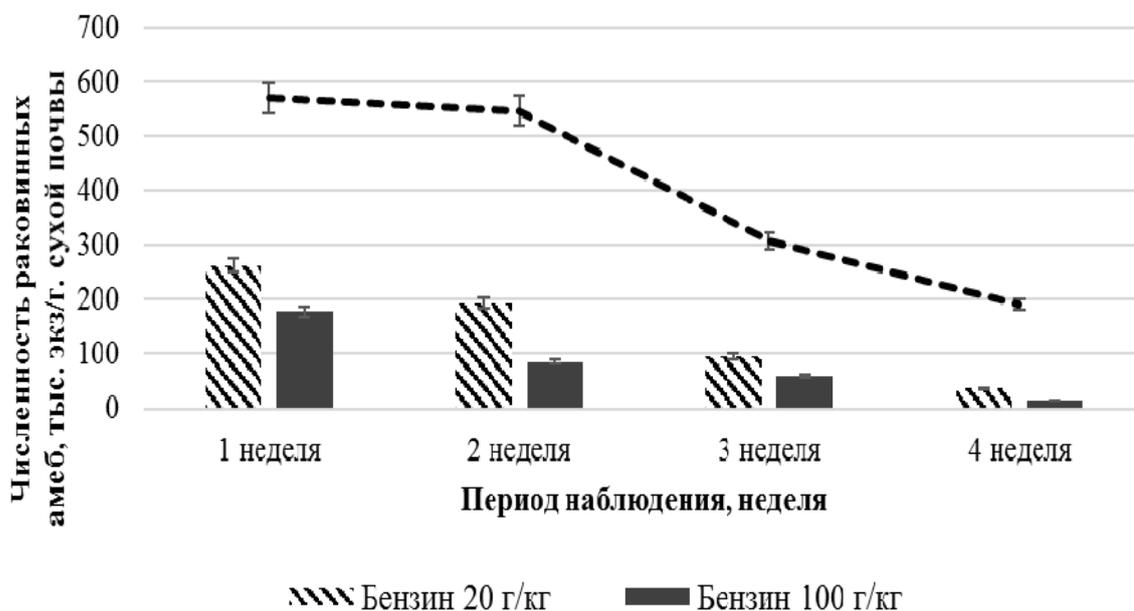


Рисунок 49 – Общая численность раковинных амёб в зависимости от концентрации бензина

При действии бензина с концентрацией 20 г/кг происходила элиминация видов *Nebela militaris*, *Centropyxis cassis*, *Centropyxis platystoma* со второй недели. Виды *Chlamydothrys minor*, *Phryganella paradoxa*, *Cryptodiffugia compressa*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Plagiopyxis intermedia* элиминировались с четвертой недели исследования. Виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* наблюдались на протяжении всего периода исследований.

При увеличении концентрации бензина до 100 г/кг почвы элиминация раковинных амёб начинается с первой недели и прогрессирует до пяти видов к четвертой неделе влияния токсикантов (таблица 36). Элиминировались однокамерные и двухкамерные виды тестацей. Доминантный вид *Phryganella acropodia* сохранил свое положение и наблюдался в первую неделю исследования с численностью 37 ± 1 тыс. экз./г сухой почвы. Виды *Chlamydothrys minor*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Plagiopyxis intermedia* отмечались только в первые две недели и составляли не больше $4 \pm 0,1$ тыс. экз./г.

Таблица 35 – Численность раковинных амёб при концентрации бензина 20 г/кг почвы

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	$\frac{34 \pm 1}{12 \pm 0,4}$	$\frac{33 \pm 1}{5 \pm 0,1}$	$\frac{18 \pm 1}{2 \pm 0,05}$	$\frac{11 \pm 0,3}{0}$
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{96 \pm 3}{52 \pm 2}$	$\frac{100 \pm 3}{40 \pm 1}$	$\frac{48 \pm 2}{17 \pm 0,5}$	$\frac{32 \pm 1}{9 \pm 0,3}$
<i>Phryganella paradoxa</i>	Ц	1	$\frac{28 \pm 1}{8 \pm 0,2}$	$\frac{26 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{14 \pm 0,4}{2 \pm 0,05}$	$\frac{7 \pm 0,2}{0}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{45 \pm 1}{23 \pm 1}$	$\frac{46 \pm 1}{16 \pm 0,5}$	$\frac{30 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{19 \pm 1}{0}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{76 \pm 3}{40 \pm 1}$	$\frac{69 \pm 2}{32 \pm 1}$	$\frac{38 \pm 1}{12 \pm 0,4}$	$\frac{21 \pm 1}{5 \pm 0,1}$
<i>Nebela dentistoma</i>	АкС	1	$\frac{57 \pm 2}{28 \pm 1}$	$\frac{59 \pm 2}{24 \pm 1}$	$\frac{36 \pm 1}{19 \pm 1}$	$\frac{24 \pm 1}{7 \pm 0,2}$
<i>Nebela militaris</i>	АкС	1	$\frac{20 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{15 \pm 0,5}{2 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$
<i>Nebela lageniformis</i>	АкС	1	$\frac{62 \pm 2}{33 \pm 1}$	$\frac{57 \pm 2}{24 \pm 1}$	$\frac{38 \pm 1}{14 \pm 0,4}$	$\frac{22 \pm 1}{9 \pm 0,3}$

Окончание таблицы 35

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$\frac{72 \pm 2}{42 \pm 1}$	$\frac{64 \pm 2}{31 \pm 1}$	$\frac{40 \pm 1}{17 \pm 0,5}$	$\frac{30 \pm 1}{7 \pm 0,2}$
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	$\frac{23 \pm 1}{1 \pm 0,2}$	$\frac{23 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{12 \pm 0,4}{2 \pm 0,1}$	$\frac{7 \pm 0,2}{0}$
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	$\frac{11 \pm 0,3}{3 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 0,2}{2 \pm 0,1}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$
<i>Centropyxis cassis</i>	Плк	2	$\frac{6 \pm 0,2}{2 \pm 0,05}$	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	$\frac{19 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{18 \pm 1}{5 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 0,2}{2 \pm 0,05}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$
<i>Plagiopyxis intermedia</i>	Крк	2	$\frac{21 \pm 1}{5 \pm 0,1}$	$\frac{21 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{10 \pm 0,3}{2 \pm 0,1}$	$\frac{6 \pm 0,1}{0}$
Количество видов амёб в опыте			14	13	11	5

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – крипто-стомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Таблица 36 – Численность раковинных амёб при концентрации бензина 100 г/кг почвы

Вид раковинных амёб	Морфо-тип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	$\frac{34 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{33 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{18 \pm 1}{0}$	$\frac{11 \pm 0,3}{0}$
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{96 \pm 3}{37 \pm 1}$	$\frac{100 \pm 3}{25 \pm 1}$	$\frac{48 \pm 2}{13 \pm 0,4}$	$\frac{32 \pm 1}{5 \pm 0,1}$
<i>Phryganella paradoxa</i>	Ц	1	$\frac{28 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{26 \pm 1}{0}$	$\frac{14 \pm 0,4}{0}$	$\frac{7 \pm 0,2}{0}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{45 \pm 1}{18 \pm 1}$	$\frac{46 \pm 1}{10 \pm 0,3}$	$\frac{30 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{19 \pm 1}{0}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{76 \pm 3}{26 \pm 1}$	$\frac{69 \pm 2}{11 \pm 0,3}$	$\frac{38 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{21 \pm 1}{2 \pm 0,1}$
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	$\frac{57 \pm 2}{20 \pm 1}$	$\frac{59 \pm 2}{13 \pm 0,4}$	$\frac{36 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{24 \pm 1}{2 \pm 0,1}$
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	$\frac{20 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{15 \pm 0,5}{0}$	$\frac{8 \pm 0,2}{16 \pm 0,5}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	$\frac{62 \pm 2}{26 \pm 1}$	$\frac{57 \pm 2}{13 \pm 0,4}$	$\frac{38 \pm 1}{5 \pm 0,1}$	$\frac{22 \pm 1}{2 \pm 0,05}$
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$\frac{72 \pm 2}{35 \pm 1}$	$\frac{64 \pm 2}{8 \pm 0,2}$	$\frac{40 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{30 \pm 1}{5 \pm 0,1}$

Окончание таблицы 36

Вид раковинных амёб	Морфо-тип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	$\frac{23 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{23 \pm 1}{0}$	$\frac{12 \pm 0,4}{0}$	$\frac{7 \pm 0,2}{0}$
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	$\frac{11 \pm 0,3}{0}$	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$
<i>Centropyxis cassis</i>	Плк	2	$\frac{6 \pm 0,2}{0}$	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	$\frac{19 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{18 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$
<i>Plagiopyxis intermedia</i>	Крк	2	$\frac{21 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{21 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{10 \pm 0,3}{0}$	$\frac{6 \pm 0,1}{0}$
Количество видов амёб в опыте			12	9	7	5

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – крипто-стомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Виды *Phryganella paradoxa*, *Centropuyxis vandeli*, которые встречались в лабораторных кюветах с концентрацией бензина 20 г/кг, элиминировались при концентрации 100 г/кг. Виды *Centropuyxis platystoma*, *Centropuyxis cassis* не встречались.

Наиболее устойчивыми к действию бензина оказались виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*.

При действии дизельного топлива происходила элиминация пяти видов почвенных раковинных амеб. Общая численность тестацей снижалась с первой недели (рисунок 50). Наиболее выраженное снижение численности раковинных амеб в контрольных и опытных сериях наблюдалось в четвертую неделю, что связано с высыханием почвы в кюветах.

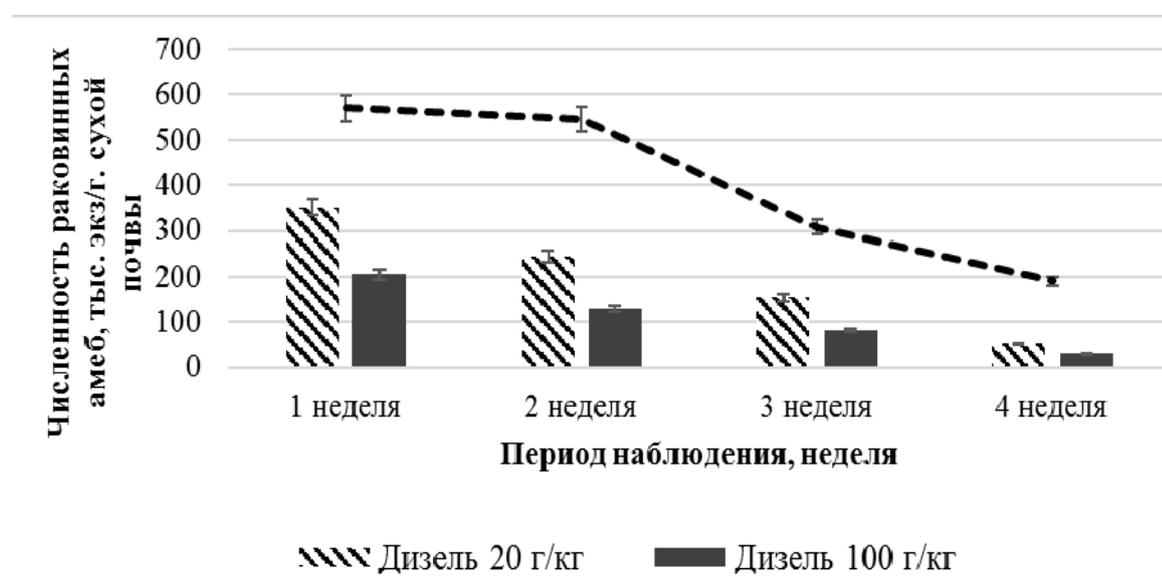


Рисунок 50 – Общая численность раковинных амеб при действии дизельного топлива

Дифференцированное по видам изменение численности раковинных амеб при действии дизельного топлива с концентрацией 20 г/кг представлено в таблице 37.

Из данных таблицы 37 следует, что снижение численности раковинных амеб происходит с первой недели, но элиминация видов начинается с третьей недели. Происходит увеличение численности сообществ раковинных амеб по сравнению с численностью при аналогичной концентрации бензина.

Таблица 37 – Численность раковинных амёб при концентрации дизельного топлива 20 г/кг почвы

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Chlamydomorphus minor</i>	Плк	1	$\frac{34 \pm 1}{13 \pm 0,4}$	$\frac{33 \pm 1}{8 \pm 0,2}$	$\frac{18 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{11 \pm 0,3}{0}$
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{96 \pm 3}{76 \pm 3}$	$\frac{100 \pm 3}{55 \pm 2}$	$\frac{48 \pm 2}{31 \pm 1}$	$\frac{32 \pm 1}{12 \pm 0,4}$
<i>Phryganella paradoxa</i>	Ц	1	$\frac{28 \pm 1}{15 \pm 0,5}$	$\frac{26 \pm 1}{6 \pm 0,2}$	$\frac{14 \pm 0,4}{2 \pm 0,1}$	$\frac{7 \pm 0,2}{0}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{45 \pm 1}{35 \pm 1}$	$\frac{46 \pm 1}{22 \pm 1}$	$\frac{30 \pm 1}{12 \pm 0,4}$	$\frac{19 \pm 1}{2 \pm 0,1}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{76 \pm 3}{43 \pm 1}$	$\frac{69 \pm 2}{40 \pm 1}$	$\frac{38 \pm 1}{27 \pm 1}$	$\frac{21 \pm 1}{6 \pm 0,2}$
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	$\frac{57 \pm 2}{32 \pm 1}$	$\frac{59 \pm 2}{30 \pm 1}$	$\frac{36 \pm 1}{27 \pm 1}$	$\frac{24 \pm 1}{14 \pm 0,4}$
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	$\frac{20 \pm 1}{6 \pm 0,2}$	$\frac{15 \pm 0,5}{2 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	$\frac{62 \pm 2}{39 \pm 1}$	$\frac{57 \pm 2}{22 \pm 1}$	$\frac{38 \pm 1}{17 \pm 0,5}$	$\frac{22 \pm 1}{8 \pm 0,2}$
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$\frac{72 \pm 2}{56 \pm 2}$	$\frac{64 \pm 2}{38 \pm 1}$	$\frac{40 \pm 1}{25 \pm 1}$	$\frac{30 \pm 1}{10 \pm 0,3}$

Окончание таблицы 37

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	$\frac{23 \pm 1}{9 \pm 0,2}$	$\frac{23 \pm 1}{6 \pm 0,2}$	$\frac{12 \pm 0,4}{2 \pm 0,1}$	$\frac{7 \pm 0,2}{0}$
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	$\frac{11 \pm 0,3}{4 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 0,2}{2 \pm 0,1}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$
<i>Centropyxis cassis</i>	Плк	2	$\frac{6 \pm 0,2}{4 \pm 0,1}$	$\frac{8 \pm 0,2}{2 \pm 0,1}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$	$\frac{2 \pm 0,1}{0}$
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	$\frac{19 \pm 1}{11 \pm 0,3}$	$\frac{18 \pm 1}{6 \pm 0,2}$	$\frac{8 \pm 0,2}{4 \pm 0,1}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$
<i>Plagiopyxis intermedia</i>	Крк	2	$\frac{21 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{21 \pm 1}{6 \pm 0,2}$	$\frac{10 \pm 0,3}{4 \pm 0,1}$	$\frac{6 \pm 0,1}{0}$
Количество видов амёб в опыте			14	14	11	6

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Максимальная численность наблюдалась у вида *Phryganella acropodia* в первую неделю исследований и составляла 76 ± 3 тыс. экз./г. почвы, что в 1,2 раза меньше по сравнению с контролем и в 2 раза больше по сравнению с бензином. Минимальная численность отмечалась у видов *Phryganella paradoxa*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Centropyxis vandeli*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis cassis* и составляла $2 \pm 0,1$ тыс. экз./г почвы, в то время как в контрольной кювете численность амеб была выше в 3,8 раза.

К наиболее устойчивым к действию дизельного топлива относились виды, численность которых не изменилась в течение периода наблюдений: *Phryganella acropodia*, *Cryptodiffugia compressa*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*.

Менее устойчивыми к влиянию дизельного топлива являлись *Chlamydomphrys minor*, *Phryganella paradoxa*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis intermedia*, численность которых снижалась.

К неустойчивым видам, которые присутствовали только в первые две недели исследования, относились *Nebela militaris*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis cassis*.

Повышение концентрации дизельного топлива до 100 г/кг почвы привело к элиминации двух видов амеб с первой недели наблюдений (таблица 38). К четвертой неделе сохранилось 8 видов устойчивых тестацей.

Доминантный вид *Phryganella acropodia* сохранил свое положение и характеризовался численностью 51 ± 2 тыс. экз./г сухой почвы в первую неделю исследований. Минимальная численность наблюдалась у видов *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma* и *Plagiopyxis intermedia* и составила $2 \pm 0,1$ тыс. экз./г.

Наибольшее влияние на численность раковинных амеб оказывают нефтепродукты с концентрацией 100 г/кг. Снижение видового разнообразия тестацей происходит за счет элиминации *Chlamydomphrys minor*, *Phryganella paradoxa*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis intermedia* с первой недели влияния бензина и третьей недели – дизельного топлива.

Таблица 38 – Численность раковинных амёб при концентрации дизельного топлива 100 г/кг почвы

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Chlamydomorphys minor</i>	Плк	1	$\frac{34 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{33 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{18 \pm 1}{0}$	$\frac{11 \pm 0,3}{0}$
<i>Phryganella acropodia</i>	Ц	1	$\frac{96 \pm 3}{51 \pm 2}$	$\frac{100 \pm 3}{31 \pm 1}$	$\frac{48 \pm 2}{19 \pm 1}$	$\frac{32 \pm 1}{8 \pm 0,2}$
<i>Phryganella paradoxa</i>	Ц	1	$\frac{28 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{26 \pm 1}{4 \pm 0,1}$	$\frac{14 \pm 0,4}{0}$	$\frac{7 \pm 0,2}{0}$
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	Плк	1	$\frac{45 \pm 1}{23 \pm 1}$	$\frac{46 \pm 1}{13 \pm 0,4}$	$\frac{30 \pm 1}{7 \pm 0,2}$	$\frac{19 \pm 1}{2 \pm 0,1}$
<i>Cyclopyxis arcelloides</i>	Ц	2	$\frac{76 \pm 3}{16 \pm 0,5}$	$\frac{69 \pm 2}{18 \pm 1}$	$\frac{38 \pm 1}{12 \pm 0,4}$	$\frac{21 \pm 1}{4 \pm 0,1}$
<i>Nebela dentistoma</i>	Акс	1	$\frac{57 \pm 2}{37 \pm 1}$	$\frac{59 \pm 2}{18 \pm 1}$	$\frac{36 \pm 1}{14 \pm 0,4}$	$\frac{24 \pm 1}{6 \pm 0,2}$
<i>Nebela militaris</i>	Акс	1	$\frac{20 \pm 1}{2 \pm 0,1}$	$\frac{15 \pm 0,5}{0}$	$\frac{8 \pm 0,2}{0}$	$\frac{4 \pm 0,1}{0}$
<i>Nebela lageniformis</i>	Акс	1	$\frac{62 \pm 2}{32 \pm 1}$	$\frac{57 \pm 2}{20 \pm 1}$	$\frac{38 \pm 1}{14 \pm 0,4}$	$\frac{22 \pm 1}{4 \pm 0,1}$
<i>Nebela collaris</i>	Акс	1	$\frac{72 \pm 2}{5 \pm 0,1}$	$\frac{64 \pm 2}{13 \pm 0,4}$	$\frac{40 \pm 1}{14 \pm 0,4}$	$\frac{30 \pm 1}{6 \pm 0,1}$

Окончание таблицы 38

Вид раковинных амёб	Морфотип раковинки	Кол-во камер	Численность амёб (К/О) в период исследований, тыс. экз./г			
			1-я неделя	2-я неделя	3-я неделя	4-я неделя
<i>Centropyxis vandeli</i>	Плк	2	23 ± 1 $5 \pm 0,1$	23 ± 1 $2 \pm 0,1$	$12 \pm 0,4$ 0	$7 \pm 0,2$ 0
<i>Centropyxis platystoma</i>	Плк	2	$11 \pm 0,3$ 0	$8 \pm 0,2$ 0	$4 \pm 0,1$ 0	$2 \pm 0,1$ 0
<i>Centropyxis cassis</i>	Плк	2	$6 \pm 0,2$ 0	$8 \pm 0,2$ 0	$4 \pm 0,1$ 0	$2 \pm 0,1$ 0
<i>Plagiopyxis glyphostoma</i>	Крк	2	19 ± 1 $16 \pm 0,5$	18 ± 1 $4 \pm 0,1$	$8 \pm 0,2$ $2 \pm 0,1$	$4 \pm 0,1$ 0
<i>Plagiopyxis intermedia</i>	Крк	2	21 ± 1 $4 \pm 0,1$	21 ± 1 $2 \pm 0,1$	$10 \pm 0,3$ 0	$6 \pm 0,1$ 0
Количество видов амёб в опыте			12	11	7	7

Примечание: Акс – акростомный сжатый; Плк – плагиостомный простой; Пц – центростомный; Крк – кригостомный с козырьком; К – контроль; О – опыт

Установлено, что бензин оказывает более угнетающее влияние по сравнению с дизельным топливом на численность и видовое разнообразие сообществ почвенных раковинных амёб.

К наиболее устойчивым к действию нефтепродуктов можно отнести виды, численность которых не изменялась в течение периода наблюдений: *Phryganella acropodia*, *Cryptodiffugia compressa*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*.

Менее устойчивыми видами амёб являлись *Chlamydothryx minor*, *Phryganella paradoxa*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis intermedia*, численность которых под влиянием бензина и дизельного топлива снижалась на протяжении всего периода наблюдений.

К неустойчивым видам тестацей, которые присутствовали только в первые две недели исследования, отнесены *Nebela militaris*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis cassis*.

На основании проведенных исследований и литературных данных (Смолина, 2007, 2008, 2009; Карташев, Смолина, 2011) можно считать, что нефть и нефтепродукты оказывают отрицательное действие на видовое разнообразие и численность сообществ раковинных амёб. Обволакивая организм, нефтепродукты препятствуют протеканию естественных физиологических процессов, происходящих в клетках. Проникая в почвенные горизонты, нефтепродукты снижают количество кислорода и изменяют влажность почвы, важные для физиологической активности тестацей.

Анализ данных, полученных в лабораторных условиях, позволил выделить стадии адаптации сообществ раковинных амёб в зависимости от концентрации нефтепродуктов и периода влияния.

1. Стадия резистентности в течение первых 3, 4 суток.
2. Стадия снижения численности и видового разнообразия в течение первых двух недель.
3. Депрессивная стадия вымирания неустойчивых тестацей в течение третьей и четвертой недели.
4. Восстановительная стадия в последующие месяцы.

Заключение

В результате проведенных исследований в серо-лесных почвах пригородных участков г. Томска обнаружено 20 видов раковинных амёб, относящихся к 9 семействам и 10 родам. Видовой состав амёб в изученных биоценозах неоднороден, выявленные тестациеи встречаются повсеместно и широко распространены на территории Западной Сибири. К основным таксонам раковинных амёб в Томске, имеющим широкое географическое распространение, можно отнести *Euglyphidae*, *Cromiidae*, *Phryganelladae*, *Cryptodifflogidae*, *Centropyxidae*, *Hyalospheniidae*, *Plagiopyxidae*, *Trinematidae*, *Plagiopyxida*.

При изучении пространственного распределения раковинных амёб в прикорневой области ели и сосны выявлена сезонная динамика численности и видовой структуры сообществ тестациеи в весенне-осенний период. Общая численность организмов в сообществе и спектр доминирующего комплекса зависят от степени увлажненности почвы. Отчетливо выражены два пика сезонной численности тестациеи. Максимальное значение численности наблюдалось в мае и сентябре, минимум отмечен в июне и июле. Доминантными видами являлись *Phryganella acropodia* и *Cyclopyxis arcelloides*, составляющие около 73 % от общей численности тестациеи. Промежуточное положение характерно для видов *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*. К рецессивным видам отнесены *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis vandeli*, *Cryptodifflogia compressa*, *Nebela militaris* – не более 2 % от общей численности в сообществах. Колебания численности амёб обусловлены изменением влажности биотопов в течение сезона. При изучении пространственного распределения раковинных амёб в лиственных и хвойных биотопах наблюдалась элиминация плагиостомного и криптостомного морфотипов. В меньшей степени вымирание затронуло циклостомный морфологический тип раковинных амёб. Тестациеи, имеющие раковинки циклостомного, плагиостомного и акростомного морфотипа, подвергаются меньшему вымиранию. В работе Гельцера Ю.Г. (1985) отмечена приуроченность морфотипов к определенному местообитанию, что позволяет использовать организмы в качестве экологического индикатора изменения окружающей среды.

Фауна раковинных амёб в прикорневой области ели и сосны представлена 9 видами, относящимися к 4 семействам и 4 родам. К структурообразующим видам отнесены *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris* и *Cryptodiffugia compressa*. В результате исследований подтвердилась приуроченность морфотипов к гумусовым горизонтам почв, имеющим значительную мощность. Распределение раковинных амёб в прикорневой области ели и сосны аналогично. Наблюдались изменения численности почвенных раковинных амёб в прикорневой зоне ели и сосны в зависимости от расстояния до корневой шейки дерева. Выявлена наиболее благоприятная область существования для всех видов раковинных амёб – это расстояние 20 см и 40 см от корневой шейки дерева. Установлено, что численность доминантных и субдоминантных видов почвенных раковинных амёб в прикорневой области сосны выше их численности в ризосфере ели.

При изучении пространственного распределения раковинных амёб в прикорневой области березы и тополя в весенний, летний и осенний периоды установлено, что структура численности и видового состава сообществ раковинных амёб динамична и адаптивно перестраивается в зависимости от пищевых ресурсов и конкуренции. В почвах лиственных пород деревьев выявлено 11 видов раковинных амёб, объединённых в 6 семействах и 8 родах. Наиболее часто в прикорневой области березы и тополя встречаются почвенные раковинные амёбы семейств *Phryganellidae* и *Centropyxidae*. Установлены структурообразующие виды – *Phryganella acropodia* и *Cyclopyxis arcelloides*. Наиболее лабильным показателем для каждого вида является расстояние от корневой шейки дерева. Благоприятная область для сообществ раковинных амёб формируется на расстояниях 20–60 см от корневой шейки дерева.

Негативные экологические процессы в нефтедобывающих районах связаны с влиянием не только компонентов нефти, но и высокоминерализованных сеноманских растворов, сопутствующих ее добыче (Карташев, 2007). Отрицательное воздействие бензина, дизельного топлива и сеноманских растворов заключается в химической токсичности.

Таким образом, хроническое нефтезагрязнение почв приводит к системным изменениям в сообществах раковинных амёб в зависимости от концентрации и длительности влияния нефти. На протя-

жении действия нефти существуют четыре основные стадии адаптации сообществ тестацей.

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

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

3. Репрессивная стадия цистирования и вымирания – подавление развития, размножения, значительное снижение численности и видового разнообразия простейших.

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

В результате проведённых исследований по влиянию нефтезагрязнений почв сухого луга на сообщества раковинных амёб установлено, что устойчивость и выживаемость амёб существенно зависят от их морфологических особенностей: наличия двойной камеры в строении раковин. Виды двухкамерных амёб отличаются повышенной относительно однокамерных тестацей выживаемостью и способностью к более быстрому восстановлению первоначальной численности. На основании результатов исследования хронического влияния нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб можно выделить основные процессы в изменении структуры и численности сообществ.

- Первый процесс характеризуется увеличением амплитуды и частоты колебаний численности видов.

- Второй – временным смещением и десинхронизацией колебаний численности родов раковинных амёб.

- Третий – развитием антикорреляционных зависимостей в колебательных процессах изменения численности видовых групп сообществ. Дифференциация уровней численности приводит к делению тестацей на доминантные, субдоминантные, рецессивные и вымирающие виды. Неадаптированные группы вымирают и происходит построение новой структуры сообществ.

- Четвёртый – восстановительный: повышение численности выживших видов и синхронизация колебаний сезонных динамик численности видов сообществ.

Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим и при уменьшении действующих факторов они способны к восстановлению.

Нефтезагрязнение почв влажного луга в диапазоне концентраций 20–200 г/кг изменяет структуру сообществ раковинных амёб. При действии нефти происходит значительное снижение численности тестацей с последующим восстановлением. Повышенные концентрации нефти оказывают влияние на длительность восстановительного периода простейших. В условиях влажного луга снижение содержания растворенного кислорода в почве при распространении нефтяной эмульсии является доминирующим фактором, снижающим численность раковинных амёб независимо от их морфологического строения.

Хроническое влияние нефти приводит к дифференцированию сообществ амёб по степени их устойчивости и характеру временных адаптаций: первая группа вымирает, вторая – устойчивая, приспосабливается к условиям нефтезагрязнений и третья группа менее устойчивая. В основе устойчивости к нефтезагрязнениям лежат морфологические особенности в строении раковин тестацей, позволяющие им выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды.

На основании проведенных исследований установлены периоды адаптации сообществ раковинных амёб к нефтезагрязнениям. Первый адаптационный этап – снижение численности, увеличение амплитуды и частоты колебаний численности видов сообществ тестацей. Второй этап – снижение численности, вымирание, цистирование видов простейших, временные смещения и десинхронизация колебаний численности амёб. Третий этап – частичное восстановление численности тестацей, появление антикорреляционных зависимостей колебательных процессов изменения численности сообществ. Четвёртый этап – структурный – восстановление численности, дифференциация видов по уровням численности амёб на доминантные, субдоминантные, рецессивные и т.д. Пятый этап – рост численности выживших видов, установление новой структурной иерархии видов и синхронизация колебаний сезонной численности сообществ раковинных амёб. Необходимо отметить, что каждый из этапов адаптации сообществ тестацей обратим и при

снижении интенсивности действующих факторов они способны к восстановлению.

При воздействии сеноманских растворов, бензина и дизельного топлива на сообщества раковинных амёб в природных условиях меняется состав и структура доминирования их морфотипов. Отмечалась устойчивость раковинных амёб с циклостомным, плагиостомным, криптостомным типом строения. Элиминировались тестацеи акростомного морфотипа и плагиостомного двух родов – *Cryptodiffugia*, *Trinema*. К эпизодическим видам раковинных амёб добавился вид рода *Plagiopyxis* с криптостомным типом строения раковинки. Тестацеи с раковинами циклостомного, плагиостомного и акростомного морфотипа подвергались меньшему вымиранию.

В результате исследований хронического влияния сеноманских минерализованных растворов на сообщества почвенных раковинных амёб в естественных условиях показано снижение их численности и видового разнообразия с ростом концентрации растворов. Фауна раковинных амёб была представлена 16 видами, относящимися к 8 семействам и 9 родам. Необходимо отметить благоприятную область существования тестацей при концентрации сеноманских растворов 50 г/кг. Установлено снижение видового разнообразия сообществ раковинных амёб: при концентрации сеноманских растворов 100 г/кг в пределах 3 видов, при концентрации 200 г/кг – 5 видов. В структуре сообществ раковинных амёб выявлены доминирующие виды *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*, устойчивые к действию сеноманских растворов. Неустойчивые к солевым загрязнениям виды представлены однокамерными амёбами *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela collaris*. Адаптация сообществ раковинных амёб к влиянию сеноманских растворов начиналась с первой недели и проявлялась в элиминации неустойчивых видов и снижении численности амёб. Период восстановительной адаптации проходил со второй недели действия минерализованных растворов и заключался в дифференциации сообществ амёб по степени их устойчивости. Большая часть видов тестацей повышала численность, остальные виды снижали ее или не изменяли. Устойчивость и выживаемость амёб существенно зависят от их морфологических особенностей: наличия

двойной камеры в строении раковин, позволяющей усилить изоляцию цитоплазмы от внешней среды (Смолина Т.В., Карташев А.Г., 2011).

При изучении влияния бензина в природных условиях показано, что среди всех нефтепродуктов он наиболее негативно действует на структуру численности и видовое разнообразие сообществ почвенных тестацей. В результате исследования выявлено 16 видов раковинных амёб, относящихся к 8 семействам и 9 родам. Установлено сокращение видового разнообразия сообществ раковинных амёб: при концентрации бензина 100 г/кг в пределах 3 видов, при концентрации 200 г/кг – 7 видов. Наиболее устойчивыми к влиянию бензина являются виды двухкамерных тестацей: *Cyclopyxis sarcelloides*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Неустойчивые виды представлены однокамерными амёбами *Chlamydomphrys minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela militaris*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*, *Trinema complanatum*. В основе дифференцированной устойчивости к бензину лежат морфологические особенности в строении раковин тестацей, позволяющие им выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды.

При исследовании хронического влияния дизельного топлива на сообщества раковинных амёб в естественных условиях наблюдалось снижение численности и видового разнообразия тестацей с увеличением концентрации загрязнителя. Фауна раковинных амёб была представлена 16 видами, относящимися к 8 семействам и 9 родам. При внесении дизельного топлива 100 г/кг почвы элиминировались 2 вида: *Cryptodiffugia compressa* и *Nebela collaris*. Наиболее устойчивыми видами, численность которых не изменялась за период наблюдений, являлись *Phryganella acropodia*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela militaris*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*. Неустойчивыми к влиянию дизельного топлива были виды *Euglypha laevis*, *Euglypha anodonta*, *Trinema linear*; виды однокамерных амёб *Chlamydomphrys minor*, *Cryptodiffugia compressa*, *Nebela lageniformis*, *Nebela acollaris*, *Trinema complanatum*; из двухкамерных – *Centropyxis vandeli*.

При изучении влияния бензина и дизельного топлива в лабораторных условиях показано, что они негативно воздействуют на видовое разнообразие и численность сообществ раковинных амёб.

Проникая в почвенные горизонты, нефтепродукты снижают содержание кислорода и оказывают токсическое влияние на физиологическое состояние тестацей. Автомобильный бензин по сравнению с дизельным топливом имеет более выраженное токсическое влияние на численность и видовое разнообразие сообществ почвенных раковинных амеб. При действии бензинового загрязнителя происходила элиминация 9 видов, при действии дизельного топлива – 8 видов. Структура сообществ раковинных амеб изменялась по степени устойчивости видов к нефтепродуктам. Наиболее устойчивые виды существенно не изменяли численность в течение периода наблюдений: *Phryganella acropodia*, *Cryptodifflugia compressa*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Nebela dentistoma*, *Nebela lageniformis*, *Nebela collaris*. Менее устойчивые виды раковинных амеб снижали численность: *Chlamydophrys minor*, *Phryganella paradoxa*, *Plagiopyxis glyphostoma*, *Centropyxis vandeli*, *Plagiopyxis intermedia*. Элиминирующие виды тестацей *Nebela militaris*, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis cassis* присутствовали только в первые две недели исследования. В лабораторном исследовании установлены стадии адаптации сообществ раковинных амеб в зависимости от концентрации нефтепродуктов и периода их влияния. Первая стадия – период резистентности в течение 3–4 суток, когда численность и видовое разнообразие тестацей не изменяются. Вторая – снижение численности и видового разнообразия раковинных амеб в течение первых двух недель. Третья – регрессивная стадия вымирания неустойчивых тестацей в течение третьей и четвертой недели. Четвертая – восстановительная стадия повышения численности выживших видов и видового разнообразия амеб.

Таким образом, на основании проведённых исследований можно считать, что наиболее часто в прикорневой области хвойных и лиственных пород деревьев встречаются раковинные амебы родов *Phryganella*, *Cryptodifflugia*, *Cyclopyxis*, *Nebela*. Благоприятная область обитания сообществ раковинных амеб находится на расстоянии 20–60 см от корневой шейки березы и тополя и 20–40 см от корневой шейки сосны и ели. Установлены изменения в динамике численности раковинных амеб в весенне-осенний период в зависимости от климатических условий. Хроническое воздействие нефти, бензина, дизельного топлива и сеноманских растворов приводит

к снижению численности и видового разнообразия раковинных амёб.

Сообщества раковинных амёб можно использовать при биоиндикации загрязнений почвы нефтью, нефтепродуктами и сеноманскими растворами.

Литература

1. Алексеев Д.А. Раковинные амебы почв болотных лесов северной подзоны европейской тайги: дис. ... канд. биол. наук / Алексеев Дмитрий Андреевич. – М., 1984. – 262 с.
2. Артамонова В.С. Техногенное засоление почв и проблемы их биогенности / В.С. Артамонова. – Пермь: ПГНИУ, 2010. – С. 34–40.
3. Артемьева Т.И. Влияние нефтяного загрязнения на педобионтов природных климатических зон. Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере / Т.И. Артемьева, А.Л. Жеребцов. – Сыктывкар, 1999. – С. 16–17.
4. Асадуллаева Э.С. Биотестирование нефтяного загрязнения с помощью свободноживущих инфузорий / Э.С. Асадуллаева // Инфузории в биотестировании: тез. докл. междунар. заочной науч.-практ. конф. – СПб.: Архив ветеринарных наук, 1998. – 190 с.
5. Бабьева И.П. Биология почв / И.П. Бабьева, Г.М. Зенова. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 333 с.
6. Бейер Т.В. Протисты: Руководство по зоологии / Т.В. Бейер, М.В. Крылов, Л.Н. Серавин [и др.]. – СПб.: Наука, 2000. – Ч. 1. – 679 с.
7. Блинохватова Ю.В. Структура сообществ почвообитающих раковинных амеб в сосновых лесах в разных пространственных масштабах исследования / Ю.В. Блинохватова, Е.А. Ембулаева, Ю.А. Мазей // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2011. – С. 312–316.
8. Бобров А.А. Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амеб (Protozoa: Testacea): автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Бобров Анатолий Александрович. – М., 1999. – 48 с.
9. Бобров А.А. Экология раковинных амеб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов) / А.А. Бобров, Д. Чармен, Б. Уорнер // Известия. Сер. биол. – 2002. – № 6. – С. 738–751.
10. Бобров А.А. Раковинные амебы (Protozoa, Testacea) в четвертичных многолетнемерзлых отложениях полуострова Быковский, арктическая Якутия / А.А. Бобров, К. Зигерт, Л. Ширмейстер [и др.] // Известия АН. Сер. биол. – 2003. – № 2. – С. 236–253.

11. Бобров А.А. Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амеб (Testaced) / А.А. Бобров // II Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, вып. 2. – С. 215–223.
12. Бобров А.А. Раковинные амебы и закономерности их распределения в почвах / А.А. Бобров // Почвоведение. – 2005. – № 9. – С. 1130–1137.
13. Борисович Т.М. Влияние нефтяного загрязнения на почвенных простейших / Т.М. Борисович // Материалы докл. 9-го Междунар. коллоквиума по почвенной зоологии. – Вильнюс, 1985. – 43 с.
14. Боровиков В.П. STATISTICA® Статистический анализ и обработка данных в среде Windows® / В.П. Боровиков, И.П. Боровиков. – Изд. 2-е, стер. – М.: Филинь, 1998. – 608 с.
15. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA / В.П. Боровиков. – М.: Мир, 1998. – 267 с.
16. Бродский А.Я. Protistofauna der Boden des Versuchsfeldes des «Drainagebureau» in der Golodnaja Steppe (Usbekistan) / А.Я. Бродский, А.И. Янковская // Почвоведение. – 1930. – С. 73–104.
17. Бродский А.Я. Protozoa почвы и их роль в почвенных процессах / А.Я. Бродский // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. – 1935. – № 3, вып. 20. – С. 3–19.
18. Булатова У.А. Фауна раковинных амеб зеленых мхов Бакчарского р-на Томской области / У.А. Булатова // Всерос. школа-сем. с междунар. участием «Концептуальные и практические аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных». – Томск, 2004. – С. 11–13.
19. Булатова У.А. Фауна и экологические особенности раковинных амеб (Rhizopoda, Testacea) долины нижней Томи: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Булатова Устинья Анатольевна. – Томск: ТГУ, 2010. – 21 с.
20. Булатова У.А. Биоиндикационные возможности почвенной микрофауны в таёжных экосистемах Западной Сибири / У.А. Булатова, А.С. Бабенко // Тр. Том. гос. ун-та. Сер. общенаучная. – Т. 273, вып. 2: Проблемы естествознания, 2010. – С. 24–27.
21. Булатова У.А. Микростациональное распределение раковинных амёб в подстилке тимирязевских сосняков (Томская обл.) / У.А. Булатова // Изв. Пензенского гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. – 2011. – С. 317–324.

22. Бубнова О.А. Структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в разных масштабах исследования: дис. ... канд. биол. наук / Бубнова Ольга Александровна. – Саратов: СГУ, 2007. – 160 с.
23. Волостнов Д.В. Предварительная оценка интегрального ущерба окружающей среде при добыче нефти и газа на предприятиях АО Томскнефть / Д.В. Волостнов // Чтения памяти Ю.А. Львова: II Межрегион. экологическая конф. – Томск, 1998. – С. 91–93.
24. Воробьев Г.И. Лесная энциклопедия / Г.И. Воробьев. – М.: Советская энциклопедия, 1985 – 1986. – 1194 с.
25. Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие СССР / Ю.Г. Гельцер. – Ташкент, 1972.
26. Гельцер Ю.Г. Методы изучения почвенных простейших / Ю.Г. Гельцер // Почвенные простейшие. Сер. Протозология. – Вып. 5. – Л.: Наука, 1980. – С. 154–165.
27. Гельцер Ю.Г. Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения / Ю.Г. Гельцер, Г.А. Корганова, Д.А. Алексеев. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 79 с.
28. Гельцер Ю.Г. Практическое руководство по идентификации почвенных тестацей / Ю.Г. Гельцер, Г.А. Корганова, Д.А. Алексеев. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 84 с.
29. Гельцер Ю.Г. Биологическая диагностика почв / Ю.Г. Гельцер. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 78 с.
30. Гельцер Ю.Г. Простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты (систематика, экология) / Ю.Г. Гельцер. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 175 с.
31. Гельцер Ю.Г. Определитель почвообитающих раковинных амёб (практическое руководство) / Ю.Г. Гельцер, Г.А. Корганова, Д.А. Алексеев. – М.: МГУ, 1995. – 88 с.
32. Гиляров М.С. Почвенные раковинные амёбы (Testacea) и их значение для диагностики болотных почв / М.С. Гиляров // Почвоведение. – 1955. – № 107. – С. 61–65.
33. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1965. – 214 с.
34. Денисова Т.В. Адаптивные изменения численности и структуры сообществ раковинных амёб при нефтезагрязнениях / Т.В. Денисова // Научное обозрение. Биологические науки. – 2014. – 64 с.

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

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

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

38. Залялетдинова Н.А. Влияние нефтезагрязнений на сообщества почвенных инфузорий и нематод в лабораторных условиях / Н.А. Залялетдинова, С.А. Антропова, А.Г. Карташев // Вестн. Воронежского гос. ун-та. Сер. Химия. Биология. Фармация. – Воронеж: ВГУ, 2016. – С. 50–55.

39. Захарченко А.В. Фитогенные внутрипочвенные структуры на лесных землях / А.В. Захарченко. – Томск: Изд-во Том. политехн. ун-та, 2016. – 136 с.

40. Исмаилов Н.М. Микробиологическая и ферментативная активность нефтезагрязненных почв / Н.М. Исмаилов // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. – М., 1988. – С. 112–115.

41. Калашникова С.А. Хроническое влияние сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод в светло-серых лесных почвах / С.А. Калашникова // Вестн. Нижневартковского гос. ун-та. – Нижневартковск: НГУ, 2017. – С. 71–76.

42. Калашникова С.А. Влияние бензина на почвенных нематод в светло-серых лесных почвах / С.А. Калашникова, А.Г. Карташев // Сб. ст. IX Междунар. науч.-практ. конф. – Пенза: Наука и Просвещение, 2018. – С. 245–248.

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

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

45. Карташев А.Г. Экологические аспекты нефтедобывающей отрасли Западной Сибири / А.Г. Карташев. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та систем упр. и радиоэлектроники, 2007. – 218 с.

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

47. Карташев А.Г. Влияние нефтезагрязнений на фауну беспозвоночных болотных экосистем / А.Г. Карташев, Т.В. Смолина, М.В. Ковальская // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее: материалы Третьего междунар. полевого симп. (Ханты-Мансийск, 27 июня – 5 июля 2011) / под ред. акад. С.Э. Вомперского. – Новосибирск, 2011. – С. 174–175.

48. Карташев А.Г. Адаптация животных к хроническим факторам / А.Г. Карташев. – LAP LAMBERT Academic Publishing, Saarbrücken, 2014. – 260 с.

49. Карташев А.Г. Влияние нефтезагрязнений и сеноманских растворов на сообщества почвенных нематод / А.Г. Карташев, С.А. Калашникова. – М.: Горячая линия – Телеком, 2018. – 146 с.

50. Карташев А.Г. Биоиндикация антропогенных загрязнений / А.Г. Карташев. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та систем упр. и радиоэлектроники, 2019. – 225 с.

51. Корганова Г.А. Адаптационные особенности почвообитающих раковинных амёб (Protozoa. Testacie) / Г.А. Корганова // Адаптация почвенных животных к условиям среды. – М.: Наука, 1977. – С. 82–101.

52. Корганова Г.А. Раковинные амёбы в почвах хвойно-широколиственных лесов как показатели особенностей среды: дис. ... канд. биол. наук / Корганова Галина Алексеевна. – М.: ИЭМЭЖ РАН, 1979. – 227 с.

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

54. Корганова Г.А. Адаптивные морфологические структуры и эволюция почвенных раковинных амёб / Г.А. Корганова // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, № 2. – С. 197–214.

55. Кордэ Н.В. Микронаселение почвы основных типов леса Подмосковья: раковинные амёбы (Testacida) / Н.В. Кордэ, О.И. Чи-

бисова // Лесоводственные исследования в серебряноборском опытном лесничестве. – М.: Наука, 1973. – С. 167–174.

56. Криволицкий Д.А. Биоиндикация и экологическое нормирование / Д.А. Криволицкий, Ф.А. Тихомиров, Е.А. Федоров // Влияние промышленных предприятий на экологическую среду. – М., 1987. – С. 18–26.

57. Кулюкина Е.В. Влияние сеноманских вод на сообщества раковинных амеб / Е.В. Кулюкина, А.Г. Карташев // Вестн. Нижневарттовского гос. ун-та. Сер. Экология животных. – Нижневарттовск: НГУ, 2016. – С. 35–42.

58. Кулюкина Е.В. Пространственное распределение раковинных амеб в ризосфере сосны и ели / Е.В. Кулюкина, А.Г. Карташев, Т.В. Денисова // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. – М.: РУДН, 2016. – С. 18–32.

59. Кулюкина Е.В. Влияние бензина и дизельного топлива на сообщества раковинных амеб / Е.В. Кулюкина, А.Г. Карташев // Вестн. Нижневарттовского гос. ун-та. Сер. Экология животных. – Новосибирск: Изд-во НГУ, 2017. – С. 54–63.

60. Кулюкина Е.В. Видовое разнообразие раковинных амеб при действии сеноманских растворов / Е.В. Кулюкина // Научная сессия ТУСУР-2017 : в 8 ч. Ч. 8. – Томск: В-Спектр, 2017. – С. 48–50.

61. Курьина И.В. Раковинные амебы болотных местообитаний средней тайги Западной Сибири / И.В. Курьина, Ю.И. Прейс, А.А. Бобров // Известия РАН. Сер. Биологическая. – 2010. – № 4. – С. 423–429.

62. Курьина И.В. Методические особенности реконструкции водных режимов болот в голоцене по раковинным амебам (Protozoa. Kllizorida) в условиях континентального климата Западной Сибири / И.В. Курьина, Ю.И. Прейс // Изв. Пензенского гос. ун-та. – Томск, 2011. – № 25. – С. 310–312.

63. Лапшина Е.Д. Типы нарушений и естественное восстановление растительности олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской области / Е.Д. Лапшина, В. Блойтен // Сибирский ботанический журнал. – Новосибирск, 1999. – С. 129–140.

64. Мазей Ю.А. Пресноводные раковинные амёбы / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 300 с.

65. Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообщества раковинных амеб в сфагновом болоте на начальном этапе его становления / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова // Известия РАН. Сер. Биологическая. – 2007. – № 6. – С. 738–747.

66. Мазей Ю.А. Организация сообществ простейших: дис. ... д-ра биол. наук / Мазей Юрий Александрович. – М.: МГУ, 2008. – 272 с.

67. Мазей Ю.А. Структура сообщества раковинных амеб в Наскафтымском моховом болоте (Среднее Поволжье, Россия) / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова // Поволжский экологический журнал. – 2008. – С. 39–47.

68. Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообщества раковинных амеб в северотаежном сосново-сфагновом болоте (Карелия, Россия) / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова // Известия Общества испытателей природы. Отд. Биол. – 2009. – Т. 114, вып. 6. – С. 15–23.

69. Мазей Ю.А. Структура сообщества раковинных амеб в заболоченных биотопах южной тайги Европейской части России / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов, О.А. Бубнова // Успехи современной биологии. – 2009. – Т. 129, № 1. – С. 67–77.

70. Мазей Ю.А. Структура сообществ почвообитающих простейших в лесах, находящихся на разных стадиях восстановительной сукцессии (Среднее Поволжье) / Ю.А. Мазей, Е.А. Ембулаева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2014. – С. 94–107.

71. Марфина О.В. Структура сообществ раковинных амеб в Прибайкалье: дис. ... канд. биол. наук / Марфина Ольга Валерьевна. – Пенза, 2011. – 142 с.

72. Мязин В.А. Разработка способов повышения эффективности биоремедиации почв Кольского Севера при загрязнении нефтепродуктами (в условиях модельного эксперимента): дис. ... канд. биол. наук / Мязин Владимир Александрович. – Петрозаводск, 2014. – 159 с.

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

74. Никитина Л.И. Цилиофауна природных и техногенных экосистем Среднего Приамурья: моногр. / Л.И. Никитина. – Хабаровск, 2011.

75. Николюк В.Ф. Почвенные простейшие и их роль в культурных почвах Узбекистана / В.Ф. Николюк. – Ташкент: АН Уз. ССР, 1956.
76. Николюк В.Ф. Протисты (Protozoa) почв Узбекистана / В.Ф. Николюк. – Ташкент: ФАН, 1965.
77. Пахомова Н.А. Инфузории и биотестирование / Н.А. Пахомова, Е.Е. Минченко // Материалы междунар. науч.-техн. конф. «Наука и образование-2013». – 2013. – С. 1020–1023.
78. Ратькова Т.Н. Фауна раковинных амёб некоторых почв СССР: дипломная работа / Т.Н. Ратькова. – М., 1970. – 86 с.
79. Рахлеева А.А. Особенности пространственного распределения раковинных амёб (Testacea, Protozoa) в равнинном ландшафте (на примере Южной Мещеры): дис. ... канд. биол. наук / Рахлеева Анна Алексеевна. – М.: ИПЭЭ РАН, 2000. – 176 с.
80. Рахлеева А.А. Раковинные амёбы (Testacea, Protozoa) таежных почв Западной Сибири (Сургутское Полесье) / А.А. Рахлеева // Известия АН. Сер. биологическая. – 2002. – С. 752–762.
81. Рахлеева Г.А. Корганова // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84, № 12. – С. 1427–1436.
82. Резник И.В. Вклад первого отечественного микробиолога М.М. Тереховского в развитие науки о лекарственных растениях / И.В. Резник // Annals of Mechnicovs Institute. – 2005. – С. 22–27.
83. Семендяева Н.В. Сравнительное действие поверхностного и внутрпочвенного внесения гипса на солонцах Барабы / Н.В. Семендяева, Д.П. Носов, Г.М. Макаренко // Мелиорация и использование солонцов в Сибири. – Новосибирск, 1984. – С. 83–92.
84. Соколов А.В., Аскинази Д.Л. Агротехнические методы исследования почв / А.В. Соколов, Д.Л. Аскинази. – М.: Наука, 1965. – 436 с.
85. Солнцева Н.П. Геохимическая устойчивость природных систем к техногенным нагрузкам: принципы и методы изучения, критерии прогноза / Н.П. Солнцева // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. – М.: Наука, 1982. – С. 181–216.
86. Солнцева Н.П. Проблемы загрязнения почв нефтью и нефтепродуктами: геохимия, экология, рекультивация / Н.П. Солнцева, Ю.И. Пиковский, Е.М. Никифорова [и др.] // Докл. симп. VII делегатского съезда Всесоюз. общества почвоведов. – Ташкент, 1985. – С. 246–254.

87. Солнцева Н.П. Добыча нефти и геохимия природных ландшафтов / Н.П. Солнцева. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 376 с.

88. Ситдииков Р.В. Экологические последствия загрязнения почв нефтью и нефтепромысловыми сточными водами / Р.В. Ситдииков, М.П. Волокитин // Экология и почвы. Избранные лекции X Всероссийской Пушинской школы. – Пушино, 2004. – Т. 4. – С. 325–330.

89. Смолина Т.В. Изучение влияния нефти на раковинных амёб (RHIZOPODA, TESTACEA) в условиях модельного полевого эксперимента / Т.В. Смолина, А.Г. Карташев // Материалы XIV Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов». – М., 2007.

90. Смолина Т.В. Сезонная динамика раковинных амёб в лесных оподзоленных почвах Томской области / Т.В. Смолина // Материалы докл. Всерос. науч.-техн. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Научная сессия ТУСУР-2008». – Томск, 2008. – С. 31–33.

91. Смолина Т.В. Влияние нефтезагрязнения на раковинных амёб: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Смолина Татьяна Владимировна. – Омск, 2009. – 22 с.

92. Стебаев И.В. Пространственная структура населения беспозвоночных степных котловин юга Сибири в связи с особенностями структуры их почвенного покрова / И.В. Стебаев // Докл. сибирских почвоведов к IX Международному конгрессу почвоведов. – Новосибирск, 1968. – С. 93–107.

93. Таран И.В. Сосновые леса Западной Сибири / И.В. Таран. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1973. – С. 135–151.

94. Трулова А.С. Сезонная динамика структуры сообществ раковинных амёб в Среднем Поволжье / А.С. Трулова, Ю.А. Мазей // Известия ПГПУ им. Г. Белинского. – 2012. – С. 397–404.

95. Хазиев Ф.Х. Изменение биохимических процессов в почвах при нефтяном загрязнении и активация разложения нефти / Ф.Х. Хазиев, Ф.Ф. Фатхиев // Агрохимия. – 1981. – № 10. – С. 142.

96. Хаусман К. Протозоология / К. Хаусман. – М.: Мир, 1988. – 336 с.

97. Уткина А.С. Видовой состав, структура и сезонная динамика сообщества раковинных амёб в никольском моховом болоте (Среднее Поволжье) / А.С. Уткина, Ю.А. Мазей // Известия высших

учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2015. – С. 67–97.

98. Цыганов А.Н. Морфологическая изменчивость, видовой состав и структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Цыганов Андрей Николаевич. – М., 2007. – 26 с.

99. Чернышов В.А. Сообщества почвообитающих раковинных амёб в биогеоценозах подтаежной зоны Западной Сибири и их изменения вдоль ландшафтных катен / В.А. Чернышов, Ю.А. Мазей // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. – 2010. – № 17. – С. 66–73.

100. Чернышов В.А. Эколого-географические закономерности организации сообществ почвообитающих раковинных амёб Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Чернышов Виктор Александрович. – Саратов, 2010. – 24 с.

101. Чибисова О.И. Раковинные амёбы (Testacea) из некоторых пещерных и карстовых источников. Сообщ. 31 из серии *Biospeleologica* / О.И. Чибисова // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, вып. 2. – С. 181–216.

102. Шмараев А.В. Влияние нефти и нефтепродуктов на различные компоненты окружающей среды / А.В. Шмараев // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. – Оренбург, 2009. – С. 642–645.

103. Шуберт Р. Биоиндикация загрязнения наземных экосистем / Р. Шуберт, Д.А. Криволицкий. – М., 1988. – 350 с.

104. Adl S.M. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists / S.M. Adl, A.G.B. Simpson, M.A. Fanner [et al.] // *J. Eukaryot. Microbiol.* – 2005. – Vol. 52, No 5. – P. 399–451.

105. Alekperov I. The fauna of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in freshwater basins of Apsheron peninsula, / I. Alekperov, N. Snegovaya ; Laboratory of Protistology, Institute of Zoology, Azerbaijan Academy of Sciences. – Baku, Protistology. – 2000. Vol. 1, No 4. – P. 135–147.

106. Aoki Y. Accurate enumeration and identification of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) in forest soil using scanning electron microscopy / Y. Aoki // *Journal of Microbiological Methods.* – 2003. – No 55. – P. 791–794.

107. Bardgett R. The biology of Soil / R. Bardgett // A community and ecosystem approach. – Oxford University Press, 2005. – 242 pp.

108. Beyens L. Ecology of terrestrial testate amoebae assemblages from coastal Lowlands on Devon Island (NWT, Canadian Arctic) / L. Beyens, D. Chardez, D. Baere [et al.] // *Polar Biol.* – 1990. – No 6. – P. 431–440.

109. Beyens L. On the habitat specificity of the testate amoebae assemblages from Devon Island (NWT, Canadian Arctic), with the description of a new species: *Diffugia ovalisina* / L. Beyens, D. Chardez // *Arch. Protistenk.* – 1994. – P. 137–142.

110. Bobrov A. Indication capacity of testate amoebae (Protozoa: testacea) and sphagna species associations / A. Bobrov, T. Minaeva // *Proc. 11th Intern. Peat Congr. – Queb, 2000. – Vol. 1. – P. 6–17.*

111. Bobrov A. Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in natural populations / A. Bobrov, Y. Mazei // *Acta protozoologica.* – 2004. – No 43. – P. 133–146.

112. Bonnet L. Le peuplement thecamoebien des sols / L. Bonnet // *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol.* – 1964. – P. 123–208.

113. Bonnet L. Types morphologiques, ecologie et evolution de la theque chez les Thecamoebiens / L. Bonnet // *Protistologica.* – 1975. – Vol. 11, No 3. – P. 303–378.

114. Butschli O. Protozoa / O. Butschli, H.G. Bronn (hrsg) // *Klasse und Ordnungen des Tierreichs.* – Heidelberg: Winter, 1880–1889.

115. Chamian D.J. Relationship between testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) and microenvironmental parameters on a forested peatland in northeastern Ontario / D.J. Chamian, B.G. Warner // *Can. J. Zoo.* – 1992. – P. 2474–2482.

116. Chardez D. Ecologie generale des thecamoebiens / D. Chardez // *Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux.* – 1965. – Vol. 33. – P. 307–341.

117. Chardez D. Thecamoebiens terricoles / D. Chardez // *Rev. Verv. Hist. Natur.* – 1972. – P. 1–20.

118. Chardez D. Thecamoebiens de Campine (Protozoa: Rhizopoda: Testacea) / D. Chardez, L. Beyens, P. Bock // *Bull. rech. agron. Gembloux.* – 1997. – P. 285–300.

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

120. Couteaux M.M. Le peuplement Thecamoebien du sol et la nature de l'eau disponible / M.M. Couteaux // Bulletin d'Ecologie (Brunoy). – 1976. – P. 197–206.

121. Davies N.A. Is the OECD acute worm toxicity test «environmentally relevant? The effect of mineral form on calculated lead toxicity / N.A. Davies, M.E. Hodson, S. Black // Black Environmental Pollution. – 2003. – Vol. 121. – P. 49–54.

122. Graaf de Fr. The microflora and microfauna of a quaking bog in the nature reserve «Het Hoi» near Kortenhoef in the Netherlands / Fr. de Graaf // Hydrobiologia. – 1957. – Vol. 9. – P. 210–317.

123. Heal O.W. The distribution of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in some fens and bogs in northern England / O.W. Heal // J. Linn. Soc. Zoology. – 1961. – P. 369–382.

124. Laminger H. Bodenprotozoologie / H. Laminger // Mikrobios. – 1980. – P. 1–142.

125. Lapshina Ye. D., Bloyten V. // Sibirskiy botanicheskiy zhurnal (Krylovia. Siberian Botanical journal). – 1999. – P. 129–140.

126. Lechowicz M. The ecology and genetics of fitness of forest plants. II. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment / M. Lechowicz, G. Bell // Journal of Ecology. – 1991. – Vol. 79. – P. 687–696.

127. Mazei Y.A. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in a sphagnum bog (Middle Volga region, Russia) / Y.A. Mazei, A.N. Tsyganov // Protistology. – 2007. – No 5 (2/3). – P. 156–206.

128. Mitchell E.A.D. Relationships among testate Amoebae (Protozoa), vegetation and water chemistry in five Sphagnum-dominated peatlands in Europe / E.A.D. Mitchell, A.J. Buttler, Ph. Grosvernier [et al.] // New Phytol. – 2000. – P. 95–106.

129. Mitchell E.A.D. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future / E.A.D. Mitchell, D.J. Charman, B.G. Warner // Biodivers. Conserv. – 2008. – P. 2115–2137.

130. Moraczewski J. Differentiation ecologique de la faune des Testacés du littoral peu profonde du lac Mamry / J. Moraczewski // Polsk. Arch. Hydrobiol. – 1962. – Vol. 10. – P. 333–353.

131. Patterson D.J. The Genus *Nuclearia* (Sarcodina, Filosea): Species Composition and Characteristics of the Taxa / D.J. Patterson ; Department of Zoology, University of Bristol, U.K. – 1984. – P. 127–139.
132. Penard E. Faun Rhizopodique du Bassin du Lemman / E. Penard. – Kuning (Geneve), 1902. – 714 p.
133. Percy J.A. Responses of Arctic marine crustaceans to crude oil and oil-tainted food / J.A. Percy // *Environ. Poll.* – 1976. – 162 pp.
134. Rogerson A. Protozoa and crude oil: a question of concern? / A. Rogerson, J. Berger // *Spill. Technol. Newslett.* – 1980. – P. 157–160.
135. Rogerson A. Effect of crude oil and petroleumdegrading microorganisms on the growth of freshwater and soil protozoa / A. Rogerson, J. Berger // *J. Gen. Microbiol.* – 1981. – P. 53–59.
136. Rhumbler L. Die Foraminiferen der Plankton-Expedition. *Ergebn. Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung* / L. Rhumbler. – Kiel und Leipzig, 1911.
137. Rhumbler L. Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. Ueber Entstehung und Secundäres wachstum der Gehäuse einiger Süßwasserrhizopoden / L. Rhumbler // *Z. wiss. Zool.* – 1891. – No 52. – P. 515–550.
138. Sandon H. The Composition and Distribution of the Protozoan Fauna of the Soil / H. Sandon. – London: Oliver G. Boyd, 1927.
139. Singh B.N. A method of estimating the numbers of soil protozoa especially amoebae, based on their differential feeding on bacteria / B.N. Singh // *Ann. Appl. Biol.* – 1946. – P. 112–119.
140. Semendyaeva N.V. Chemical melioration of hydromorphic solonchets in western Siberia / N.V. Semendyaeva // *EURASIAN SOIL SCIENCE.* – Pleiades Publishing, Ltd., 1998. – P. 883–888.
141. Singh B.N. A method of estimating the numbers of soil protozoa especially amoebae, based on their differential feeding on bacteria / B.N. Singh // *Ann. Appl. Biol.* – 1946. – Vol. 33. – P. 112–119.
142. Schaefer M. The influence of earthworms and organic additives on the biodegradation of oil contaminated soil / M. Schaefer, J. Filser // *Applied Soil Ecology.* – 2007. – P. 53.
143. Schönborn W. Die Ökologie der Testaceen im oligotrophen See, dargestellt am Beispiel des Grossen Stechlin-sees / W. Schönborn // *Limnologica.* – 1962. – Bd. 1. – P. 111–182.
144. Schönborn W. Beschalte Amoben (Testacea) / W. Schönborn. – Halle-Wittenberg, 1966. – P. 1–112.

145. Schonborn W. Humusform und Testaceen-Besatz / W. Schonborn // *Pedobiologia*. – 1973. – V. 13. – P. 353–360.
146. Schönborn W. Production studies on Protozoa / W. Shönborn // *Oecologia (Berl.)*. – 1977. – No 27. – P. 171–184.
147. Schonborn W. The Topophenetic Analysis as a Method to Elucidate the Phylogeny of Testate Amoebae (Protozoa, Testacealobosia and Testaceafilosia) / W. Schonborn // VEB Gustav Fischer Verlag Jena, *Arch. Protistenkd.* – 1989. – P. 223–245.
148. Shönborn W. Adaptive polymorphism in soil-inhabiting testacea amebas (Rhizopoda) – its importance for delimitation and evolution of asexual species / W. Shönborn // *Arch. Protistenk.* – 1992. – P. 139–155.
149. Smirnov A. Protists. Amoebas, Lobose / A. Smirnov. – Elsevier Inc., St. Petersburg, Russia, 2009. – P. 558–577.
150. Smith Humphrey G. Biogeography of testate rhizopods in the southern temperate and Antarctic zones / G. Humphrey Smith, David M. Wilkinson // *Com. nat. fr. rech, antract.* – 1987. – No 58. – P. 83–96.
151. Smith Humphrey G. Distribution and ecology of the testate rhizopod fauna of the continental Antarctic zone / G. Humphrey Smith // *Polar Biol.* – 1992. – Vol. 12, No 6-7. – P. 629–634.
152. Stepanek M. Rhizopoda jako biologické indikatory znečistění vod / M. Stepanek // *Prirod. sborn. Ostravsk. kraje.* – 1953. – Vol. 14. – P. 470–505.
153. Stout J.D. The protozoan fauna of a seasonally inundated soil under grassland / J.D. Stout // *Soil. Biol. and Biochem.* – 1984. – P. 121–125.
154. Thomas R. Thecamoebiens de la region Bordelaise / R. Thomas // *Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse.* – 1954. – P. 245–265.
155. Yeatus Gregor W. Testate amoebae as predators of nematodes / W. Gregor Yeatus, W. Foissner // *Biol. Fertil Soils.* – 1995. – P. 1–7.
156. Warner B.G. Effects of some environmental factors on the shell morphology of testate amoebae (Rhizopoda, Protozoa) / B.G. Warner, R. Meisterfeld // *Eur. J. Protistol.* – 1994. – P. 191–195.
157. Warner B.G. Holocene soil moisture changes on a peatland in north – eastern Ontario based on fossil testate amoebae (Protozoa) analysis / B.G. Warner, D.J. Charman // *Boreas* 23. – 1994. – P. 270–279.
158. Warner B.G. Seasonal Influences on the Ecology of Testate Amoebae (Protozoa) in a Small Sphagnum peatland in Southern Ontario,

Canada / B.G. Warner, B.T. Asada, N.P. Quinn // *Microbial Ecology*. – 2007. – Vol. 54. – P. 91–100.

159. Whittaker R.H. New concept of kingdoms of organisms / R.H. Whittaker // *Science*. – 1969. – P. 150–159.

Научное издание

Карташев Александр Георгиевич

Денисова Татьяна Владимировна

Кулюкина Е.В.

**ВЛИЯНИЕ НЕФТИ, НЕФТЕПРОДУКТОВ И СЕНОМАНСКИХ
РАСТВОРОВ НА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ**

Монография

Подписано в печать 00.09.20. Формат 60x84/16.

Усл. печ. л. 10,93. Тираж 100 экз. Заказ 000.

Томский государственный университет
систем управления и радиоэлектроники.

634050, г. Томск, пр. Ленина, 40.

Тел. (3822) 533018.