

УДК 631.467.2:504.5

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК НЕМАТОД-ФИТОТРОФОВ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

Е. М. Матвеева, А. А. Сущук, Д. С. Калинкина

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Экспериментально изучено влияние солей тяжелых металлов (цинка и свинца) на таксономическое разнообразие и популяционные характеристики (плотность популяций, сезонная динамика численности, возрастная и эколого-трофическая структура) нематод-фитотрофов. Выявлены показатели, чувствительные и устойчивые к воздействию металлов. Установлено снижение таксономического разнообразия в опытных вариантах в отдельные сроки наблюдений. Наибольшие изменения под влиянием цинка и свинца происходили в общей численности нематод-фитотрофов. В опытных вариантах выявлено увеличение количества особей по сравнению с контролем в начале вегетационного периода (май–июнь), в основном за счет группы паразитических нематод, вследствие чего временно изменялось соотношение *Asp/Pr*. В конце сезона (август–сентябрь) наблюдалось снижение плотности популяций нематод. Такие популяционные характеристики, как сезонная динамика численности и возрастная структура, не изменялись под воздействием *ТМ*. Установлено, что изменения популяционных характеристик нематод-фитотрофов под воздействием *ТМ* носили кратковременный характер. С использованием метода главных компонент показано, что нематоды-фитотрофы менее зависимы от воздействия тестируемых поллютантов, однократно вносимых в почву, чем от абиотических факторов.

Ключевые слова: нематоды-фитотрофы; таксономическое разнообразие; сезонная динамика; плотность популяций; возрастная структура; эколого-трофическая структура; тяжелые металлы; свинец; цинк.

E. M. Matveeva, A. A. Sushchuk, D. S. Kalinkina. EXPERIMENTAL STUDY OF POPULATION PARAMETERS OF PHYTOTROPHIC NEMATODES DURING THE GROWING SEASON UNDER THE INFLUENCE OF HEAVY METALS

The effect of zinc and lead salts on the taxonomic diversity and population characteristics (population density, seasonal dynamics, age and eco-trophic structure) of phytotrophic nematodes was experimentally studied. The parameters sensitive and resistant to heavy metals were detected. The taxonomic composition of nematodes was found to decrease in heavy metal treatments in certain periods of observations. The most considerable changes were revealed for the total number of phytotrophic nematodes. After addition of heavy metals to the soil (May–June) the total number of nematodes increased mostly due plant parasitic nematodes. Afterwards the *Asp/Pr* ratio temporarily changed. In the

end of the season (August–September) a decrease in nematode population density was established in zinc and lead treated soils in comparison with the control. Such population characteristics as seasonal population dynamics and age structure were pollutant independent. It was found that the changes in the population characteristics of phytotrophic nematodes under heavy metal pollution were short-term. Based on the principal component analysis it was shown that phytotrophic nematodes were less susceptible to the effect of heavy metals once applied to the soil than to natural fluctuations of abiotic factors.

Key words: phytotrophic nematodes; taxonomic diversity; seasonal dynamics; population density; age structure; eco-trophic structure; heavy metals; lead; zinc.

Введение

В последние десятилетия в связи с возрастающим антропогенным прессом на биосферу трансформация почв является актуальной экологической проблемой. Одним из существенных факторов деградации почв является техногенное загрязнение, обусловленное воздействием промышленности, транспорта, а также другими видами хозяйственной деятельности человека. Тяжелые металлы, как основные вещества-загрязнители, попадая в почву, вовлекаются в биологический круговорот, передаются по трофическим цепям и могут вызывать целый ряд негативных последствий [Строганова и др., 1997]. Известно, что среди металлов выделяют необходимые для функционирования растений, животных и человека микроэлементы (медь, цинк, никель, железо и другие), которые при повышении их уровня в окружающей среде становятся токсичными. Тяжелые металлы, не являющиеся микроэлементами, негативно влияют на живые организмы даже в относительно невысоких концентрациях (свинец, кадмий, ртуть) [Титов и др., 2014]. Для мониторинга любых антропогенных изменений почвенных экосистем необходимо выявление видов-индикаторов состояния окружающей среды. Почвообитающие нематоды в силу биологических и экологических особенностей (широкое распространение, высокая численность, богатый видовой состав, разнообразие типов питания и непосредственный контакт с почвенными растворами) рассматриваются в качестве удобного тест-объекта различных нарушений среды [Bongers, 1990; Ettema, Bongers, 1993; Yeates et al., 1994; Wasilewska, 1997; Bongers et al., 2001; Ferris et al., 2001]. Под воздействием тяжелых металлов изменяется численность, разнообразие фауны и экологотрофическая структура сообществ нематод [Yeates et al., 1994; Georgieva et al., 2002; Груздева и др., 2003; Sánchez-Moreno, Navas, 2007; Pen-Mouratov et al., 2008], половая и возрастная структура популяций [Vranken, Heip, 1986;

Kammenga et al., 1996; Camargo et al., 1998; Anderson et al., 2001].

Часть видов нематод являются фитопаразитами (облигатными или факультативными). Питаясь за счет живых тканей, они влияют на рост, развитие, продуктивность растений. Обычно численность паразитических организмов в природных ненарушенных экосистемах не вызывает заметного угнетения хозяев. Однако в условиях значительной антропогенной трансформации окружающей среды наблюдается повышение численности паразитических организмов по сравнению с естественным фоном. Проведенные ранее исследования выявили структурные перестройки в сообществах нематод, проявляющиеся в возрастании численности популяций паразитических видов в условиях сильного загрязнения почвы свинцом (превышение ПДК в 60 раз) [Сущук, Груздева, 2011, 2012]. Данная тенденция была отмечена и в агроценозах: при повышенном содержании тяжелых металлов в пахотных почвах возрастала численность узкоспециализированного паразита – картофельной цистообразующей нематоды [Сущук, 2009].

Целью данной работы является экспериментальное изучение таксономического разнообразия и сезонной динамики некоторых популяционных характеристик нематод-фитотрофов под воздействием высоких доз солей тяжелых металлов (цинка и свинца).

Материалы и методы

Эксперимент по изучению влияния солей тяжелых металлов на группу нематод-фитотрофов проводился в условиях вегетационного опыта на территории Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН (окрестности г. Петрозаводска, 61°45'07,06" с. ш., 34°21'11,85" в. д.). Бетонные кольца (d = 120 см, глубина 50 см) были разделены на две половины: контроль I и опыт I, Zn; контроль II и опыт II, Pb. Почва дерново-подзолистая легкосуглинистая, слабокислая (pH_{KCl} 5,23),

содержание P_2O_5 – 37,1 мг/100 г почвы, K_2O – 1,47 мг/100 г почвы, обеспеченность гумусом – 2,85 %. В опытные варианты (начало мая) вносили соли тяжелых металлов (серноокислый цинк и азотнокислый свинец) в высоких дозах. Уровень смоделированного загрязнения на порядок превышал ПДК элементов: опыт I, $ZnSO_4$ – 2500 мг/кг почвы (или 1012 мг/кг цинка); опыт II, $Pb(NO_3)_2$ – 500 мг/кг почвы (313 мг/кг свинца). ПДК Zn – 100 мг/кг, фон по РК – 38 мг/кг; ПДК Pb – 32 мг/кг, фон по РК – 5 мг/кг [Федорец, Медведева, 2005; Соколова и др., 2006; Семенова и др., 2015]. Остаточная концентрация цинка и свинца в почве была определена в июне и сентябре. После внесения в почву тяжелых металлов был произведен посев семян многолетнего злака – овсяницы красной (*Festuca rubra* L.). Отбор почвенных образцов на нематофауну проводили ежемесячно в течение вегетационного периода (апрель–сентябрь) в 5-кратной повторности. Нематод выделяли по модифицированному методу Бермана с экспозицией 48 ч, фиксация – ТАФом (триэтаноламин : формалин : вода в соотношении 2 : 7 : 91). Идентификацию нематод до рода проводили на временных глицериновых микропрепаратах с учетом количества личинок, самок и самцов. Каждый таксон нематод относили к одной из шести эколого-трофических групп согласно классификации Йейтса с соавт. [Yeates et al., 1993]. В рамках данной работы изучены две трофические группы: нематоды, ассоциированные с растениями (*Аср*), способные питаться как за счет эпидермальных клеток корней, так и содержимым гифов грибов, и паразиты растений (*Пр*), имеющие более тесный контакт с растениями и использующие растительную ткань для прохождения жизненного цикла. Нематоды *Аср* и *Пр* были объединены под термином «фитотрофы» как факультативные и облигатные фитотрофы соответственно.

В качестве оценочных показателей в данной работе использованы: 1) численность (плотность популяций) нематод-фитотрофов в целом и по отдельным группам, экз./100 г почвы; 2) соотношение численности нематод, ассоциированных с растениями, к численности нематод – паразитов растений, *Аср/Пр*; 3) таксономическое разнообразие нематод-фитотрофов (количество родов, встречаемость); 4) возрастная структура популяций нематод на основе соотношения личинок и половозрелых особей (самок и самцов). Для определения статистически значимых различий между исследованными параметрами использовали непараметрический тест (Краскел–Уоллис). Различия считались достоверными при 95-процентном

уровне значимости ($p < 0,05$). Для оценки взаимодействия факторов среды (соли тяжелых металлов и сроки анализа фауны) и их влияния на признаки нематод-фитотрофов (численность таксонов) проводили ординацию проб методом главных компонент. Все статистические анализы выполнены при помощи программы PAST 1.68 [Hammer et al., 2001].

Определение тяжелых металлов (*ТМ*) в почвенных образцах выполнено методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии в аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН. Для выполнения исследования использовано оборудование (микроскоп стереоскопический МСП-2, микроскоп Olympus серии CX41) Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Результаты и обсуждение

Сезонная динамика общей численности нематод-фитотрофов и отдельных трофических групп

В течение вегетационного периода в контроле наблюдались изменения общей численности нематод, которые выражались в колебаниях значений с двумя пиками: весной (май) и в конце вегетационного периода (сентябрь) (рис. 1), связанные как с флуктуациями температуры и влажности почвы, так и с периодами физиологической активности растений-хозяев. Сходные данные по сезонной динамике плотности популяций фитотрофов были получены отечественными исследователями для фитопаразитических нематод Московской области [Романенко, 2000; Козырева, 2008] и для сообществ почвообитающих нематод в целом на примере Республики Коми [Кудрин, 2012]. По данным зарубежных исследователей (экспериментальные участки сельскохозяйственных полей, КНР), пики численности фитопаразитических нематод отмечались в июле [Jiang et al., 2013] и августе [Fan-Xiang et al., 2006].

Загрязнение среды обитания тяжелыми металлами не оказывало влияния на сезонный характер динамики численности нематод-фитотрофов; изменения коснулись только количественных показателей: в начале вегетационного периода наблюдалось повышение численности нематод, а в конце сезона – ее снижение по сравнению с контролем (см. рис. 1). Это обусловлено различной реакцией групп нематод на загрязнение. В условиях

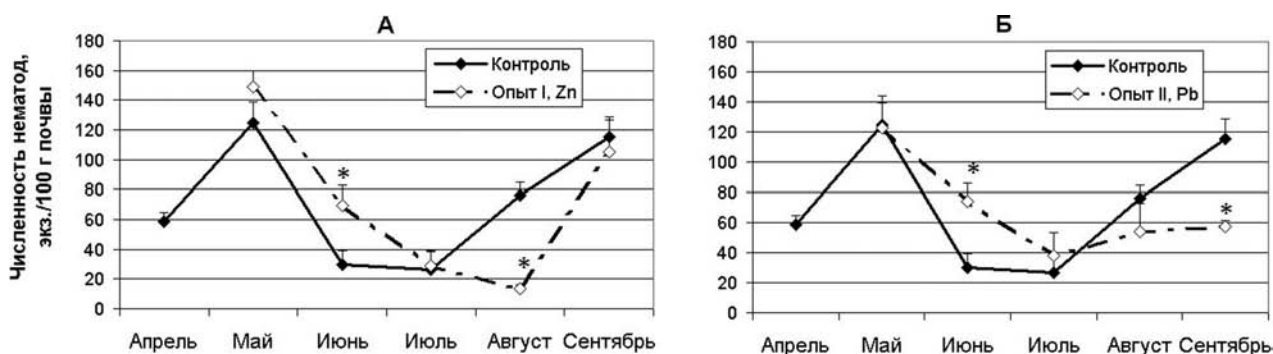


Рис. 1. Динамика численности нематод-фитотрофов в контроле и при внесении солей цинка (А) и свинца (Б) (сплошная линия – контроль, пунктирная линия – опыт).

* Здесь и на рис. 2 и 3: различия статистически значимы по отношению к контролю ($p < 0,05$).

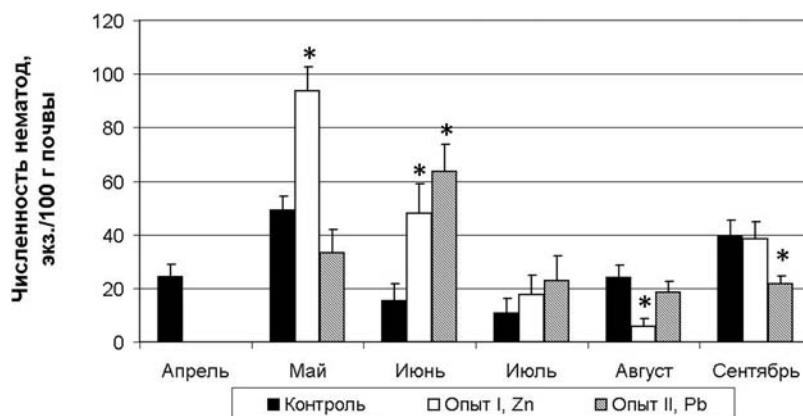


Рис. 2. Динамика численности нематод – паразитов растений в контроле и при внесении солей цинка и свинца в течение вегетационного периода.

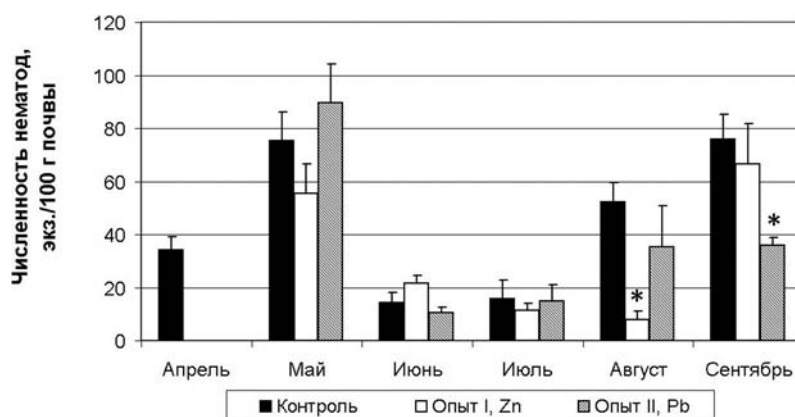


Рис. 3. Динамика численности нематод, ассоциированных с растениями, в контроле и при внесении солей цинка и свинца в течение вегетационного периода.

опыта нематоды – паразиты растений *Pr* показали как достоверное увеличение, так и снижение плотности популяций по сравнению с контролем (рис. 2). Для нематод, ассоциированных с растениями, *Asp*, статистически значимым оказалось только снижение численности в конце вегетационного периода (рис. 3).

Особенности действия солей тяжелых металлов выражались в различных сроках

наступления максимальной и минимальной численности фитотрофов. Так, пик численности *Pr* приходился на май в опыте с цинком и на июнь в опыте со свинцом (см. рис. 2). Минимальная плотность популяций обеих групп фитотрофов наблюдалась в августе в опыте с цинком и в сентябре в опыте со свинцом (см. рис. 2 и 3).

Учитывая изменения, происходящие в комплексе нематод-фитотрофов под действием

Таблица 1. Влияние ТМ на соотношение численности нематод, ассоциированных с растениями, к численности нематод – паразитов растений (*Аср/Пр*) в течение вегетационного периода

| Вариант | Сроки отбора проб | | | | | |
|-------------|-------------------|-----|------|------|--------|----------|
| | Апрель | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь |
| Контроль | 1,3 | 1,6 | 1,5 | 1,7 | 2,8 | 2,0 |
| Опыт I, Zn | – | 0,7 | 0,4 | 0,5 | 1,3 | 1,8 |
| Опыт II, Pb | – | 2,8 | 0,2 | 0,7 | 1,9 | 1,6 |

Таблица 2. Начальная и остаточная концентрация тяжелых металлов в течение вегетационного периода (мг/кг почвы)

| Вариант | Концентрация ТМ в почве, мг/кг | | |
|--------------|--------------------------------|----------------|----------------|
| | Начало мая | Июнь | Сентябрь |
| Контроль, Zn | 35,0 ± 8,4 | 33,0 ± 7,9 | 39,0 ± 9,4 |
| Контроль, Pb | 14,0 ± 4,5 | 16,0 ± 5,1 | 7,0 ± 2,2 |
| Опыт I, Zn | 1012,0 ± 242,9 (2500*) | 1040,0 ± 249,6 | 1320,0 ± 316,8 |
| Опыт II, Pb | 313,0 ± 100,2 (500*) | 146,0 ± 46,7 | 127,0 ± 40,6 |

Примечание. Погрешность методики выполнения измерений для цинка – 24 %, для свинца – 32 % (при $p < 0,05$). * Концентрации солей цинка и свинца, вносимых в почву в начале опыта.

солей ТМ, было проанализировано соотношение численности нематод *Аср/Пр* в контроле и опыте. Установлено, что в контроле *Аср* преобладали над *Пр*: значения соотношения варьировали от 1,3 до 2,8 (табл. 1). Повышение плотности популяций паразитических нематод через 3–7 недель после внесения поллютантов в почву (см. рис. 2) приводило к изменению данного соотношения: цифровые значения становились меньше единицы, что указывает на преобладание паразитов растений *Пр* над *Аср*. Исключение составляет вариант опыта со свинцом (май): на значении соотношения отразилось статистически недостоверное повышение численности нематод *Аср* и снижение *Пр* по сравнению с контролем. В августе–сентябре соотношение *Аср/Пр* увеличивалось, возвращаясь к показателям, свойственным контролю (см. табл. 1). Это свидетельствует о кратковременном влиянии однократного внесения тяжелых металлов на нематод-фитотрофов. Таким образом, наиболее заметная ответная реакция на ТМ проявилась у группы нематод – паразитов растений и в сроки, наиболее близкие к датам внесения веществ в почву. Как показал анализ содержания цинка и свинца, после максимальных начальных доз концентрация элементов снижалась (свинец) или оставалась на постоянном уровне (цинк) до конца сезона вегетации (табл. 2).

В литературе имеются сведения, указывающие на явное преобладание фитопаразитов в сообществах нематод при хроническом загрязнении почв ТМ. Так, в ходе мониторинговых наблюдений выявлено возрастание численности рода *Paratylenchus* в условиях сильного загрязнения почвы промышленной зоны свинцом (превышение ПДК в 60 раз) [Суцук,

Груздева, 2011, 2012]. Сходные закономерности наблюдались в пахотных почвах: на картофельных полях в черте города Петрозаводска было показано доминирование нематод – паразитов растений (40,9 %) при загрязнении почвы Pb (1,6 ПДК). Среди данной трофической группы особенно выделялся род *Paratylenchus*, который имел самый высокий процент в фауне (21,1 %) [Diyeva et al., 2013].

Таксономическое разнообразие нематод-фитотрофов. Оценка влияния взаимодействующих факторов среды (тяжелые металлы и сроки отбора проб) на численность отдельных таксонов нематод

Разнообразие нематод-фитотрофов в контрольных и опытных почвенных образцах представлено 11 таксонами, среди которых 5 родов являются нематодами, ассоциированными с растениями, и 6 – фитопаразитами (табл. 3). В списке паразитов растений выявлены полигостальные корневые эктопаразиты (нематоды рр. *Paratylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, сем. Trichodoridae), мигрирующие (*Pratylenchus*) и седентарные (*Heterodera*) эндопаразиты.

В контрольных пробах встречаемость нематод-фитотрофов составляла 100 %, независимо от месяца отбора, за исключением р. *Lelenchus* (*Аср*) и представителей семейства Trichodoridae (*Пр*). В опытных вариантах наблюдалось исчезновение таксонов нематод в отдельные сроки наблюдений, и в большей степени снижение таксономического разнообразия отмечено для нематод *Аср*, чем для *Пр* (табл. 3).

Таблица 3. Таксономическое разнообразие нематод-фитотрофов в эксперименте с внесением соли цинка и свинца в течение вегетационного периода

| Таксон | Исходная фауна, апрель | Контроль* | Опыт I, Zn* | Опыт II, Pb* |
|--|------------------------|-----------|-------------|--------------|
| Нематоды, ассоциированные с растениями | | | | |
| <i>Aglenchus</i> | + | +++++ | +++++ | +++++ |
| <i>Filenchus</i> | + | +++++ | +++ - + | +++ - + |
| <i>Coslenchus</i> | + | +++++ | + - - + + | +++++ |
| <i>Lelenchus</i> | - | - + + + - | - - - - - | - - - - - |
| <i>Tylenchus</i> | + | +++++ | - + + + + | - - + + + |
| | 4 | 4/5/5/5/4 | 3/3/3/3/4 | 3/3/4/3/4 |
| Нематоды – паразиты растений | | | | |
| <i>Pratylenchus</i> | + | +++++ | +++++ | +++++ |
| <i>Paratylenchus</i> | + | +++++ | - + + + + | + - - + + |
| <i>Tylenchorhynchus</i> | + | +++++ | + + - + + | - + + - + |
| <i>Helicotylenchus</i> | + | +++++ | - + + - + | +++++ |
| <i>Heterodera</i> | + | +++++ | + + + - + | + + + - + |
| Trichodoridae | + | + - - - - | - - - - - | - + - - - |
| | 6 | 6/5/5/5/5 | 3/5/4/3/5 | 4/5/4/3/5 |

Примечание. «+/-» – присутствие/отсутствие таксона в пробе; *данные о присутствии/отсутствии таксонов в течение вегетационного периода в следующей последовательности: май, июнь, июль, август, сентябрь.

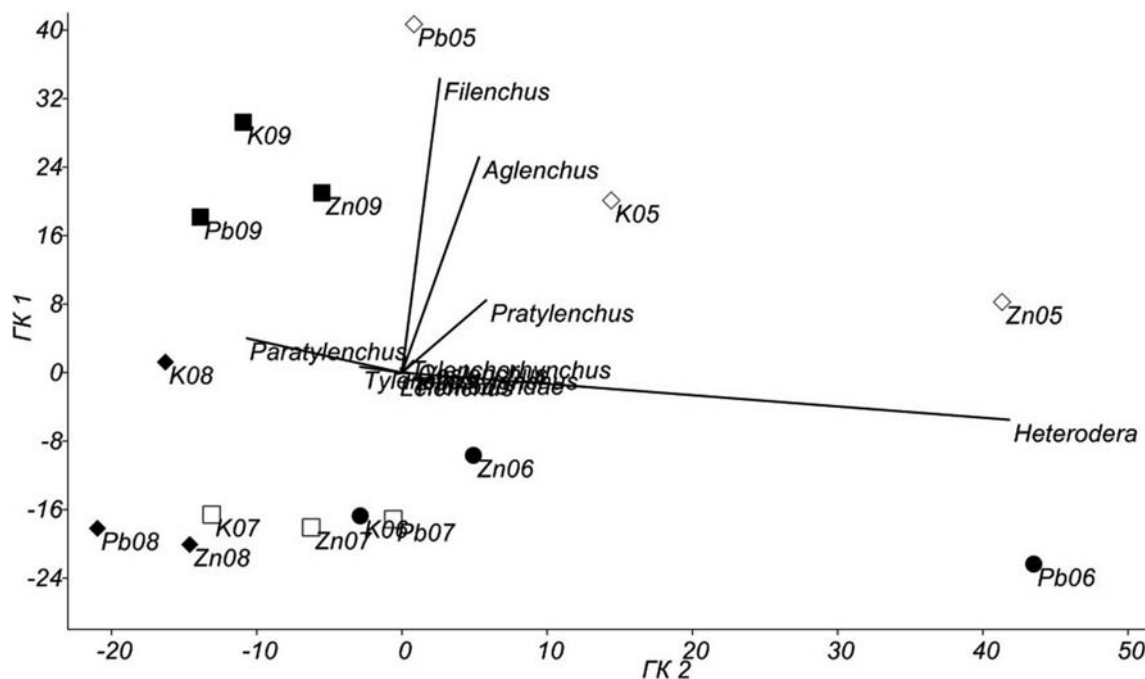


Рис. 4. Ординация почвенных проб, отобранных в контроле и вариантах опыта с солями свинца и цинка, на основе численности выявленных таксонов нематод-фитотрофов с учетом сезонной динамики.

Первая и вторая главные компоненты (ГК1 и ГК2) объясняют 84,9 % различий. Обозначения проб: Pb – эксперимент с солью свинца, Zn – с солью цинка, K – контрольный вариант; сроки отбора проб – май (05, ◇), июнь (06, ●), июль (07, □), август (08, ◆), сентябрь (09, ■)

Низкая встречаемость нематод семейства Trichodoridae в контроле, и в опыте может быть обусловлена рядом причин. Во-первых, триходориды предпочитают более глубокие (30–40 см) слои почвы по сравнению с другими паразитическими видами. Во-вторых, как более крупные нематоды, они характеризуются малой двигательной активностью, и в процессе

выделения из почвы методом, основанным на подвижности особей, они могли быть не обнаружены [van Bezooijen, 2006].

Ординация проб методом главных компонент для оценки взаимодействия факторов среды и их влияния на численность нематод-фитотрофов позволила выявить таксоны, численность которых претерпевала наибольшие

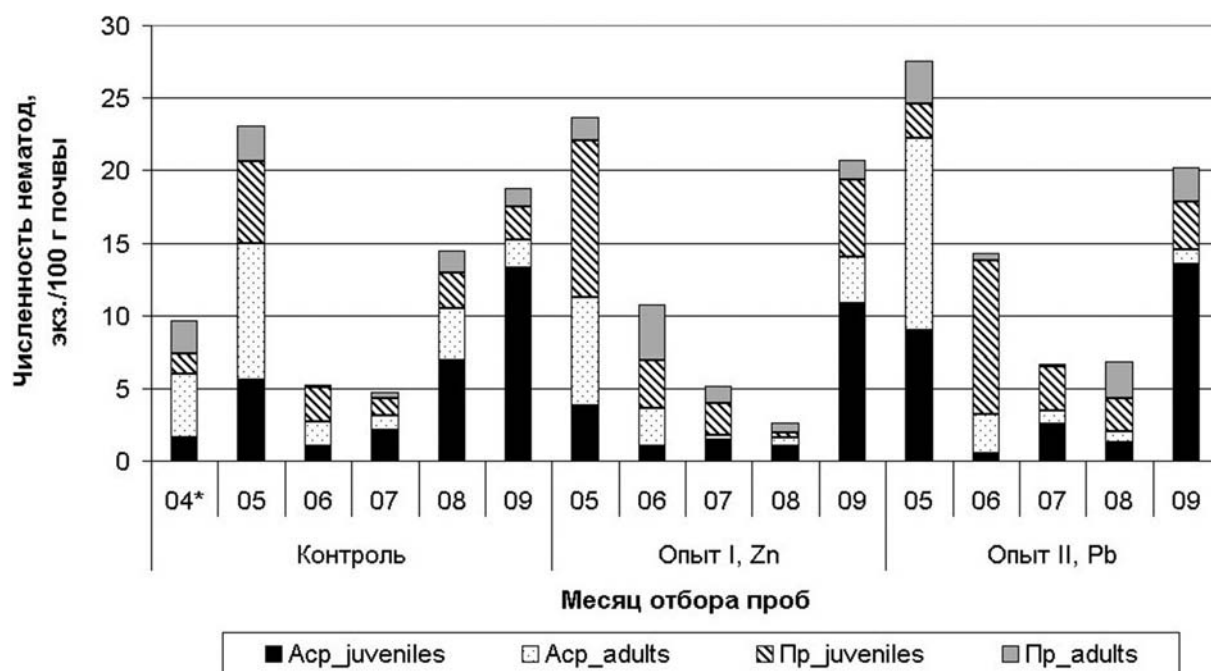


Рис. 5. Изменения численности ювенильных (juveniles) и половозрелых (adults) особей нематод-фитотрофов в контроле и эксперименте под воздействием солей тяжелых металлов с учетом сезонной динамики. Аср – нематоды, ассоциированные с растениями, Пр – паразиты растений; * – исходная фауна нематод.

колебания в зависимости от воздействия солей ТМ и сезона отбора почвенных образцов. Вдоль первой главной компоненты (45,9 % дисперсии) контрольные и опытные пробы, отобранные в мае и сентябре, сформировали отдельную группу на основе высокой численности нематод родов *Aglenchus* и *Filenchus* (Аср) (рис. 4). С другой стороны, в пробах июня, июля и августа резких колебаний численности нематод Аср не выявлено. Различия между пробами вдоль второй главной компоненты обусловлены плотностью популяций паразитических нематод родов *Heterodera* и *Paratylenchus* (39,0 % дисперсии). В отношении гетеродерид показано, что фактор загрязнения почвы ТМ наряду со сроком отбора проб определяет высокую численность таксона (варианты Zn05 и Pb06 объединены в обособленную группу). Такая сезонная динамика численности характерна для группы седентарных эндопаразитов, к которой относится *Heterodera*. Пробы контроля и опыта, собранные в августе и сентябре, группируются в связи с высокой численностью представителей р. *Paratylenchus* (см. рис. 4).

Таким образом, данные компонентного анализа показали, что особенности колебаний численности таксонов нематод-фитотрофов зависят в большей степени от сроков отбора проб, чем от воздействия солей тяжелых металлов.

Сезонная динамика возрастной структуры популяций нематод-фитотрофов в условиях загрязнения почвы тяжелыми металлами

Расчет средних значений численности личинок и половозрелых особей таксонов нематод двух трофических групп, Аср и Пр, позволил проанализировать возрастную структуру популяций фитотрофов. Различия численности всех возрастных групп между контролем и вариантами опыта статистически незначимы в связи с высоким уровнем варьирования значений. Однако данные позволили выявить некоторые тенденции сезонной динамики возрастных групп. В популяциях нематод Аср весной (май) преобладали взрослые особи, а в сентябре – личинки (рис. 5). Полученный тренд формируют представители родов *Aglenchus* и *Filenchus*, наиболее многочисленные в почве. Среди паразитов растений Пр пик численности ювенильных особей отмечен в мае (контроль, опыт I, Zn) и июне (опыт II, Pb) благодаря нематодам рода *Heterodera* (см. рис.5), седентарным эндопаразитам, у которых наблюдается массовый выход личинок из цист в начале жизненного цикла. В августе и сентябре в почве встречаются личинки фитопаразитов других таксонов: *Paratylenchus*, *Pratylenchus*, *Tylenchorhynchus*. Взрослые особи фитопаразитических нематод были представлены в основном двумя родами (*Paratylenchus*, *Pratylenchus*) и имели низкую

численность в почве. Полученные результаты соответствуют литературным данным, согласно которым популяционный рост видов нематод-эктопаразитов сопровождается высокой долей взрослых особей в весенний и раннелетний период и увеличением плотности личинок в конце лета [Verschoor et al., 2001]. В нашем исследовании данная закономерность отмечена и для ассоциированных с растениями нематод (см. рис. 5). Анализ возрастной структуры фитотрофов дает основания полагать, что колебания численности популяций нематод разных возрастных групп связаны в большей степени с естественной сезонной динамикой, присущей видам, чем с воздействием солей тяжелых металлов.

Заключение

Результаты эксперимента с однократным внесением в почву солей свинца и цинка показали, что *ТМ* оказывали наибольшее воздействие на общую численность нематод-фитотрофов: наблюдалось повышение количества особей в краткосрочный период после внесения *ТМ* в почву, в основном за счет группы *Пр*, и снижение численности *Аср* и *Пр* в конце вегетационного периода. Установлено небольшое снижение таксономического разнообразия в опытных вариантах в отдельные сроки наблюдений. Такие популяционные характеристики, как сезонная динамика численности и возрастная структура, не изменялись под воздействием *ТМ*.

Увеличение численности *Пр* в опытных вариантах обусловлено рядом причин. Вероятно, это связано с фактором загрязнения опосредованно, через растение: фитопаразиты зависят от корней растений, поэтому нельзя ожидать их быстрой реакции на нарушение среды обитания. Кроме того, виды отряда Tylenchida характеризуются низкой проницаемостью кутикулы [Парамонов, 1962]. По другой гипотезе, увеличение численности паразитов растений связано с подавлением или полной элиминацией некоторых их антагонистов (симбиотических бактерий и грибов-микоризообразователей) либо большей уязвимостью растений для нематод в условиях загрязнения почвы [Georgieva et al., 2002]. В литературе имеются сведения, указывающие на высокую устойчивость трофической группы нематод – паразитов растений к загрязнению целым рядом тяжелых металлов (*As*, *Pb*, *Cd*, *Cu*, *Ni*, *Zn*, *Cr*), которая выражается в доминировании фитопаразитов в структуре сообществ почвенных нематод [Хотько и др., 1982; Yeates et al., 1994; Georgieva et al., 2002;

Sánchez-Moreno, Navas, 2007; Pen-Mouratov et al., 2008]. В нашем исследовании это подтверждается значениями соотношения *Аср/Пр* в летний период. К концу сезона показатели становились сходными с контролем, что указывает на кратковременный характер последствий внесения солей *ТМ*. Снижение численности *Аср* и *Пр* под воздействием *ТМ* в конце вегетационного периода указывает на необходимость анализа фауны нематод-фитотрофов на следующий сезон для определения долгосрочного влияния однократного загрязнения почвы тяжелыми металлами.

Установлены особенности действия солей тяжелых металлов: опытные варианты различались между собой сроками наступления пиков численности *Пр*, минимальной плотности *Аср* и обилием отдельных таксонов. Так, в опыте с *Zn* максимальная численность личинок р. *Heterodera* приходилась на май, в опыте с *Pb* – на июнь.

Использование метода главных компонент позволило выразить силу влияния взаимодействующих факторов среды (*ТМ* и вегетационный период) на численность нематод-фитотрофов. Установлено, что только для одного таксона *Пр* (*Heterodera*) загрязнение почвы *ТМ* было более значимым фактором, чем сезон отбора проб. В остальных случаях таксоны показали группирование по срокам отбора почвенных образцов, что свидетельствует о меньшей зависимости нематод-фитотрофов от воздействия тестируемых поллютантов, чем от абиотических (колебания температуры и влажности почвы) и биотических (физиологическая активность растений-хозяев) факторов.

Таким образом, изменения популяционных характеристик нематод-фитотрофов под воздействием однократного внесения *ТМ* в почву носили кратковременный характер. Климатический фактор является ведущим в распределении и активности нематод-фитотрофов.

Исследования выполнены в рамках государственного задания (тема № 0221-2014-0004) и частично поддержаны РФФИ (№ 15-04-07675_a).

Литература

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е. Влияние солей тяжелых металлов на сообщества почвенных нематод // Почвоведение. 2003, № 5. С. 596–606.

Козырева Н. И. Нематоды семейства Trichodoridae и их роль в распространении вирусных болезней

на картофеле в Московской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 24 с.

Кудрин А. А. Разнообразие и экология почвенных нематод в пойменных экосистемах подзон средней и северной тайги Республики Коми: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2012. 23 с.

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии / Отв. ред. К. И. Скрябин. Т. I. М.: Наука, 1962, 480 с.

Романенко Е. Н. Фауна почвенных нематод и почвенно-экологические закономерности их распространения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 27 с.

Семенова И. Н., Биктимерова Г. Я., Ильбулова Г. Р., Исанбаева Г. Т. Содержание тяжелых металлов в почве окрестностей карьеров Челябинской области // Современные проблемы науки и образования, 2015, № 2. URL: www.science-education.ru/122-18973 (дата обращения: 27.10.2015).

Соколова О. Я., Стряпков А. В., Антимонов С. В., Соловых С. Ю. Влияние техногенного воздействия на содержание валовых и подвижных форм тяжелых металлов в почвах // Вестник Оренбургского государственного университета. Естественные и технические науки. 2006. № 2. Т. 2. С. 35–42.

Строганова М. Н., Мягкова А. Д., Прокофьева Т. В. Городские почвы: генезис, классификация, функции // Почва, город, экология / Ред. Г. В. Добровольский. М.: Фонд «За экономическую грамотность», 1997. С. 15–88.

Суцук А. А. Почвенные нематоды трансформированных экосистем Карелии: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2009. С. 93–95.

Суцук А. А., Груздева Л. И. Влияние техногенного загрязнения промышленных центров Карелии на сообщества почвенных нематод // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 441–448.

Суцук А. А., Груздева Л. И. Сообщества почвенных нематод в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами // Ученые записки ПетрГУ. Серия Естественные и технические науки. 2012. № 4 (125). С. 29–32.

Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения / Ред. Н. Н. Немова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.

Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколого-микробиологическая оценка состояния почв города Петрозаводска / Ред. О. Н. Бахмет. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. 96 с.

Хотько Э. И., Ветрова С. Н., Матвеевко А. А., Чумаков Л. С. Почвенные беспозвоночные и промышленное загрязнение / Ред. М. С. Гиляров. Минск: Наука и техника, 1982. 264 с.

Anderson G. L., Boyd W. A., Williams P. L. Assessment of sublethal endpoints for toxicity testing with the nematode *Caenorhabditis elegans* // Environmental Toxicology and Chemistry. 2001. Vol. 20. P. 833–838.

van Bezooijen J. Methods and techniques for nematology. Wageningen: The Netherlands, Wageningen University Press, 2006. 112 p.

Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. Vol. 83. P. 14–19.

Bongers T., Ilieva-Maculec K., Ekschmitt K. Acute sensitivity of nematode taxa to CuSO₄ and relationships with feeding-type and life-history classification // Environmental Toxicology and Chemistry. 2001. Vol. 20, No 7. P. 1511–1516.

Camargo J. A., Nombela G., Muniz M., Navas A. Age specific sensitivity of the nematode *Aphelenchus avenae* to mercury toxicity // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. 1998. Vol. 61. P. 149–153.

Diyeva D. S., Matveeva E. M., Sushchuk A. A. Soil nematode communities of potato crop under heavy metal pollution // Russian Journal of Nematology. 2013. Vol. 21 (2). P. 145.

Ettema C. H., Bongers T. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index // Biology & Fertility of Soils. 1993. Vol. 16. P. 193–209.

Fan-Xiang M., Wei O., Qi L., Yong J., Da-Zhong W. Vertical distribution and seasonal fluctuation of nematode trophic groups as affected by land use // Pedosphere. 2006. Vol. 16 (2). P. 169–176.

Ferris H., Bongers T., de Goede R. G. M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Applied Soil Ecology. 2001. Vol. 18. P. 13–29.

Georgieva S. S., McGrath S. P., Hooper D. J., Chambers B. S. Nematode communities under stress: the long-term effects of heavy metals in soil treated with sewage sludge // Applied Soil Ecology. 2002. Vol. 20. P. 27–42.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontological Electronica. 2001. 4 (1). 9 p. (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

Jiang C., Sun B., Li H., Jiang Y. Determinants for seasonal change of nematode community composition under long-term application of organic manure in an acid soil in subtropical China // European Journal of Soil Biology. 2013. Vol. 55. P. 91–99.

Kammenga J. E., Busschers M., van Straalen N. M. et al. Stress induced fitness reduction is not determined by the most sensitive life-cycle trait // Functional Ecology. 1996. Vol. 10. P. 106–111.

Pen-Mouratov S., Shukurov N., Steinberger Y. Influence of industrial heavy metal pollution on soil free-living nematode population // Environmental Pollution. 2008. Vol. 152. P. 172–183.

Sánchez-Moreno S., Navas A. Nematode diversity and food web condition in heavy metal polluted soils in a river basin in southern Spain // European Journal of Soil Biology. 2007. Vol. 43. P. 166–179.

Verschoor B. C., De Goede R. G., De Hoop J.-W., De Vries F. W. Seasonal dynamics and vertical distribution of plant-feeding nematode communities in grasslands // Pedobiologia. 2001. Vol. 45, iss. 3. P. 213–233.

Vranken G., Heip C. Toxicity of copper, mercury and lead to a marine nematode // Marine Pollution Bulletin. 1986. Vol. 17. P. 453–457.

Wasilewska L. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // Russian Journal of Nematology. 1997. Vol. 5, No 2. P. 113–126.

Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M. et al. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // *J. of Nematology*. 1993. Vol. 25, No 3. P. 315–331.

Yeates G. W., Orchard V. A., Speir T. W. et al. Impact of pasture contamination by copper, chromium, arsenic

timber preservative on soil biological activity // *Biol. Fertil. Soils*. 1994. Vol. 18. P. 200–208.

Поступила в редакцию 05.10.2015

References

Fedorets N. G., Medvedeva M. V. Jekologo-mikrobiologicheskaja ocenka sostojanija pochv goroda Petrozavodskaja [Ecological and microbiological assessment of the soil state in the city of Petrozavodsk]. Ed. O. N. Bahmet. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2005. 96 p.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E. The effect of heavy metal salts on soil-inhabiting nematode communities. *Eurasian Soil Science*. Vol. 36, No 5. 2003. P. 536–545. Translated from *Pochvovedenie*. No 5. 2003. P. 596–606.

Hot'ko Je. I., Vetrova S. N., Matveenko A. A., Chumakov L. S. Pochvennye bespozvonochnye i promyshlennoe zagrjaznenie [Soil invertebrates and industrial pollution]. Ed. M. S. Giljarov. Minsk: Nauka i tehnika, 1982. 264 p.

Kozyreva N. I. Nematody semejstva Trichodoridae i ih rol' v rasprostranении virusnyh boleznej na kartofele v Moskovskoj oblasti [Nematodes of the family Trichodoridae and their role in the spread of viral diseases of potatoes in Moscow region]: PhD Diss. (Biol.). Moscow, 2008. 24 p.

Kudrin A. A. Raznoobrazie i jekologija pochvennyh nematod v pojmyennyh jekosistemah podzon srednej i severnoj tajgi Respubliki Komi [Diversity and ecology of soil nematodes in floodplain ecosystems of the middle and north taiga subzones of the Komi Republic]: PhD Diss. (Biol.). Syktyvkar, 2012. 23 p.

Paramonov A. A. Osnovy fitogel'mintologii [Fundamentals of Phytohelminthology]. Ed. K. I. Skrjabin. Vol. I. Moscow: Nauka, 1962, 480 p.

Romanenko E. N. Fauna pochvennyh nematod i pochvenno-jekologicheskie zakonomernosti ih rasprostraneniya [Soil nematode fauna and soil-environmental regularities of their distribution]: PhD Diss. (Biol.). Moscow, 2000. 27 p.

Semenova I. N., Biktimerova G. Ja., Il'bulova G. R., Isanbaeva G. T. Soderzhanie tjazhelyh metallov v pochve okrestnostej kar'erov Cheljabinskij oblasti [Contents of heavy metals in soil around quarries of Chelyabinsk region]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovanija* [Modern problems of science and education]. 2015. No 2. URL: www.science-education.ru/122-18973 (accessed: 27.10.2015).

Sokolova O. Ja., Strjapkov A. V., Antimonov S. V., Solovyh S. Ju. Vlijanie tehnogennogo vozdejstvija na soderzhanie valovyh i podviznyh form tjazhelyh metallov v pochvah [Influence of man-caused impact on content of gross and active forms of heavy metals in soil]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Vestnik of the Orenburg State University]. 2006. No 2. Vol. 2. P. 35–42.

Stroganova M. N., Mjagkova A. D., Prokof'eva T. V. Gorodskie pochvy: genezis, klassifikacija,

funkcii. In: Pochva, gorod, jekologija [Urban soils: genesis, classification, and functions. Soil, city, ecology]. Ed. G. V. Dobrovolskij. Moscow: Fond «Za jekonomicheskiju gramotnost'», 1997. P. 15–88.

Sushchuk A. A. Pochvennye nematody transformirovannyh jekosistem Karelii [Soil nematodes of transformed ecosystems in Karelia]: PhD Diss. (Biol.). Petrozavodsk, 2009. P. 93–95.

Sushchuk A. A., Gruzdeva L. I. Soobshhestva pochvennyh nematod v uslovijah zagrjaznenija sredy tjazhelymi metallami [Soil nematode communities under heavy metal pollution]. *Uchenye zapiski PetrGU. Serija Estestvennye i tehniczeskie nauki* [Proceedings of PetrSU. Ser. Natural and engineering sciences]. 2012. No 4 (125). P. 29–32.

Sushchuk A. A., Gruzdeva L. I. Vlijanie tehnogennogo zagrjaznenija promyshlennyh centrov Karelii na soobshhestva pochvennyh nematod [Effect of anthropogenic pollution of the Karelian industrial centres on the soil nematode communities]. *Izvestija PGPU im. V. G. Belinskogo* [Proceedings of PGPU named after V. G. Belinsky]. 2011. No 25. P. 441–448.

Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Tjazhelye metally i rastenija [Heavy metals and plants]. Ed. N. N. Nemova. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2014. 194 p.

Anderson G. L., Boyd W. A., Williams P. L. Assessment of sublethal endpoints for toxicity testing with the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2001. Vol. 20. P. 833–838. doi: 10.1002/etc.5620200419.

van Bezooijen J. Methods and techniques for nematology. Wageningen: The Netherlands: Wageningen University Press, 2006. 112 p.

Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*. 1990. Vol. 83. P. 14–19. doi: 10.1007/BF00324627.

Bongers T., Ilieva-Maculec K., Ekschmitt K. Acute sensitivity of nematode taxa to CuSO₄ and relationships with feeding-type and life-history classification. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2001. Vol. 20, No 7. P. 1511–1516. doi: 10.1002/etc.5620200714.

Camargo J. A., Nombela G., Muniz M., Navas A. Age specific sensitivity of the nematode *Aphelenchus avenae* to mercury toxicity. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1998. Vol. 61. P. 149–153. doi: 10.1007/PL00002972.

Diyeva D. S., Matveeva E. M., Sushchuk A. A. Soil nematode communities of potato crop under heavy metal pollution. *Russian Journal of Nematology*. 2013. Vol. 21 (2). P. 145.

Ettema C. H., Bongers T. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using

the Maturity Index. *Biology & Fertility of Soils*. 1993. Vol. 16. P. 193–209. doi: 10.1007/BF00369407.

Fan-Xiang M., Wei O., Qi L., Yong J., Da-Zhong W. Vertical distribution and seasonal fluctuation of nematode trophic groups as affected by land use. *Pedosphere*. 2006. Vol. 16 (2). P. 169–176. doi: 10.1016/S1002-0160(06)60040-4.

Ferris H., Bongers T., de Goede R. G. M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*. 2001. Vol. 18. P. 13–29. doi: 10.1016/S0929-1393(01)00152-4.

Georgieva S. S., McGrath S. P., Hooper D. J., Chambers B. S. Nematode communities under stress: the long-term effects of heavy metals in soil treated with sewage sludge. *Applied Soil Ecology*. 2002. Vol. 20. P. 27–42. doi: 10.1016/S0929-1393(02)00005-7.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontological Electronica*. 2001. 4 (1). 9 p. (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

Jiang C., Sun B., Li H., Jiang Y. Determinants for seasonal change of nematode community composition under long-term application of organic manure in an acid soil in subtropical China. *European Journal of Soil Biology*. 2013. Vol. 55. P. 91–99. doi: 10.1016/j.ejsobi.2012.11.003.

Kammenga J. E., Busschers M., van Straalen N. M., Jepson P. C., Bakker J. Stress induced fitness reduction is not determined by the most sensitive life-cycle trait. *Functional Ecology*. 1996. Vol. 10. P. 106–111. doi: 10.2307/2390268.

Pen-Mouratov S., Shukurov N., Steinberger Y. Influence of industrial heavy metal pollution on soil free-living nematode population. *Environmental Pollution*. 2008. Vol. 152. P. 172–183. doi: 10.1016/j.envpol.2007.05.007.

Sánchez-Moreno S., Navas A. Nematode diversity and food web condition in heavy metal polluted soils in a river basin in southern Spain. *European Journal of Soil Biology*. 2007. Vol. 43. P. 166–179. doi: 10.1016/j.ejsobi.2007.01.002.

Verschoor B. C., De Goede R. G., De Hoop J.-W., De Vries F. W. Seasonal dynamics and vertical distribution of plant-feeding nematode communities in grasslands. *Pedobiologia*. 2001. Vol. 45, iss. 3. P. 213–233. doi: 10.1078/0031-4056-00081.

Vranken G., Heip C. Toxicity of copper, mercury and lead to a marine nematode. *Marine Pollution Bulletin*. 1986. Vol. 17. P. 453–457. doi: 10.1016/0025-326X(86)90834-9.

Wasilewska L. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes. *Russian Journal of Nematology*. 1997. Vol. 5, No 2. P. 113–126.

Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M., Freckman D. W., Georgieva S. S. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists. *J. of Nematology*. 1993. Vol. 25, No 3. P. 315–331.

Yeates G. W., Orchard V. A., Speir T. W., Hunt J. L., Hermans M. C. C. Impact of pasture contamination by copper, chromium, arsenic timber preservative on soil biological activity. *Biol. Fertil. Soils*. 1994. Vol. 18. P. 200–208. doi: 10.1007/BF00647667.

Received October 05, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Матвеева Елизавета Михайловна

старший научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: matveeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783622

Сушук Анна Алексеевна

научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: anna_sushchuk@mail.ru
тел.: (8142) 762706

Калинкина Дарья Сергеевна

аспирант, младший научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: dania_22@mail.ru
тел.: (8142) 762706

CONTRIBUTORS:

Matveeva, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: matveeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783622

Sushchuk, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: anna_sushchuk@mail.ru
tel.: (8142) 762706

Kalinkina, Darya

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: dania_22@mail.ru
tel.: (8142) 762706