

УДК 631.467.2:581.526.62 (470.22)

## СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД АГРОЦЕНОЗОВ С МОНОКУЛЬТУРАМИ (НА ПРИМЕРЕ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ)

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

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Исследовано влияние выращиваемых сельскохозяйственных культур на свободноживущих и фитопаразитических нематод на примере агроценозов Южной Карелии (поля с пропашными культурами, сеяные луга), проведено сравнение монодоминантных растительных сообществ агроценозов (пропашные культуры) и биотопов с видом-интродуцентом *Heracleum sosnowskyi* Manden. Определены характеристики, отражающие особенности сообществ нематод в разнотипных агроценозах. Это фаунистический состав с выделением постоянных и специфичных таксонов, определяющий сходство и различия агроценозов, трофическая структура сообществ нематод и эколого-популяционные индексы, позволяющие оценить состояние почвенных экосистем. Под пропашными культурами преобладают бактериотрофы и микотрофы, устойчивые к неблагоприятным условиям среды и участвующие в разложении органического вещества, которые составляют постоянное ядро фауны. В почве сеяных лугов увеличивается значимость нематод-фитотрофов в сообществе; значения эколого-популяционных индексов позволяют рассматривать эту почвенную экосистему как структурированную и стабильную. По характеристикам сообществ почвенных нематод агроэкосистема, представленная многокомпонентным сеяным лугом, соответствует поздним стадиям экологической сукцессии.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** почвенные нематоды, таксономическое разнообразие, эколого-трофическая структура сообществ, эколого-популяционные индексы.

### **E. M. Matveeva, A. A. Sushchuk, D. S. Kalinkina. SOIL NEMATODE COMMUNITIES UNDER MONOCULTURE AGROCENOSSES (EXAMPLE OF THE REPUBLIC OF KARELIA)**

The effect of crops cultivation on the soil free-living and plant-parasitic nematodes in agro-cenoses of southern Karelia (fields with tilled crops, artificial grasslands) was studied. A comparison of monodominant plant communities in agro-cenoses (tilled crops) and cenoses with alien species *Heracleum sosnowskyi* Manden was made. The characteristics reflecting the features of nematode communities in different types of agro-cenoses were established. They include faunal composition with identification of constant and specific taxa determining the similarity/differences between agro-cenoses, trophic structure of nematode communities, and ecological and population indices facilitating the assessment of soil ecosystem state. Bacterial and fungal feeders resistant to unfavourable conditions dominate under tilled crops and take part in organic matter decomposition, forming the core of the nematode fauna. In seeded meadows plant feeder nematodes become more significant in the community. The values of ecological and population indices show that the soil ecosystem is structured and stable. According to the characte-

ristics of soil nematode communities the agroecosystem of the polycomponent seeded meadow corresponds to a late stage of ecological succession.

**Key words:** soil nematodes, taxonomic diversity, eco-trophic structure of nematode communities, ecological and population indices.

## Введение

Агроценозы (сельскохозяйственные экосистемы) представляют собой искусственно созданные биоценозы, обладающие определенным видовым составом растений, высокая продуктивность которых обеспечивается интенсивной технологией подбора высокоурожайных сортов, внесением удобрений, применением агротехнических приемов и интегрированных методов борьбы с сорняками, вредителями и болезнями растений. Агроценозы характеризуются целым рядом признаков, отличающих их от естественных экосистем: низким видовым разнообразием растений, представленным отдельными сельскохозяйственными культурами; использованием дополнительной (к солнечной) энергии (химической, механической, энергии машин); изъятием с урожаем большого количества питательных элементов, возмещение потерь которых компенсируется регулярным внесением удобрений; утратой основного свойства природных экосистем – устойчивости – из-за использования искусственного отбора для получения максимальных урожаев, результатом чего является высокая подверженность сельскохозяйственных культур угрозе гибели из-за массового размножения вредителей или возбудителей болезней. Преимущество агроэкосистем заключается в большом потенциале достижения максимальной продуктивности выращиваемых культур. Однако реализация этого преимущества возможна только при постоянном, научно обоснованном уходе за земельными угодьями и культурными растениями, их охране от неблагоприятных абиотических (заморозки, высокие температуры, засуха, переувлажнение и т. д.) и биотических (вредители, возбудители болезней и пр.) факторов. К последним, среди множества других организмов, относятся и почвенные нематоды, играющие значительную роль в почвообразовательных процессах на сельскохозяйственных землях. Сапробиотические нематоды наряду с микотрофами участвуют в разложении органического вещества почвы, являются ответственным звеном биологической активности почв и поддержания их плодородия. С другой стороны, поселяясь в очагах гниения, они могут способствовать распространению грибных и бактериальных

инфекций и снижению урожая сельскохозяйственных культур. Особого внимания заслуживают фитопаразитические нематоды, которые, питаясь за счет тканей живого растения, вызывают опасные заболевания выращиваемых культур и наносят значительный ущерб сельскому хозяйству.

В мировой нематологической литературе в последние два десятилетия широко обсуждается возможность использования нематод как индикаторов состояния среды обитания, основанная на классификации нематод в *c-p* группы в зависимости от особенностей их жизненных циклов и экологических предпочтений [Bongers, 1990]. Рассчитанный с помощью предложенной классификации индекс зрелости сообществ нематод активно использовался при оценке состояния нарушенных земель [Ettema, Bongers, 1993], в частности, при загрязнении почв тяжелыми металлами [Georgieva et al., 2002; Gruzdeva et al., 2003; Pen-Mouratov et al., 2008]. Позднее в практику исследований были введены производные индекса зрелости [Yeates, 1994] и эколого-популяционные индексы, позволяющие анализировать структуру и функционирование почвенных трофических сетей [Ferris et al., 2001] в естественных и трансформированных биоценозах, включая агроэкосистемы [Yeates, Bongers, 1999; Neher et al., 2005; Pavao-Zuckerman, Coleman, 2007; Rossouw et al., 2008; Shao et al., 2008; DuPont et al., 2009; Tomar, Ahmad, 2009; Zhang et al., 2012 и др.].

В ходе многолетних нематологических исследований в Республике Карелия накоплены обширные данные по сообществам почвенных нематод биоценозов, находящихся в естественном состоянии и подверженных различным видам трансформации. На основе всестороннего анализа фауны выявлены особенности сообществ нематод в зависимости от типа фитоценоза [Груздева, 2001а; Груздева и др., 2001, 2005, 2011а], предложены методы оценки состояния почвенной экосистемы с использованием нематод как объектов биоиндикации при различных видах трансформации, в том числе при техногенном и паразитарном загрязнении [Груздева, 2001б; Матвеева и др., 2001, 2003, 2008; Груздева, Сущук, 2008; Груздева, Матвеева, 2010; Груздева и др., 2010; Сущук, Груздева, 2011].

Информативность предложенного инструмента диагностики почв агроценозов на базе нематодофауны обусловлена высокой численностью и разнообразием нематод, их тесной трофической связью с бактериями, грибами, растениями, важной ролью в преобразовании поступающего органического вещества, участием в регуляции почвенной системы через хищничество.

Влияние выращиваемой культуры на фауну нематод почв агроценозов, в том числе на комплекс фитопаразитов, не исследовано. Особого внимания заслуживает изучение фауны почвенных нематод в местах произрастания (обочины дорог и окраины сельскохозяйственных полей) борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. – травянистого растения сем. Зонтичные, способного к формированию устойчивых монодоминантных сообществ. В Карелии этот вид был интродуцирован в начале 60-х годов как кормовая культура с целью получения силоса для сельскохозяйственных животных. Борщевик характеризуется быстрым ростом, большими размерами (до 3 метров в высоту), холодоустойчив, обладает высокими адаптивными возможностями, способностью вытеснять другие растения из биотопов. Из-за фуранокумаринов, содержащихся в клеточном соке борщевика и вызывающих фотохимический дерматит, это растение становится опасным для животных и человека.

Цель работы – изучить фауну и структуру сообществ почвенных нематод в агроценозах с монокультурами (на примере Южной Карелии), проанализировать влияние выращиваемых сельскохозяйственных культур на свободноживущих и фитопаразитических нематод, сравнить нематодофауну монодоминантных растительных сообществ агроценозов и биотопа с видом-интродуцентом *Heracleum sosnowskyi*, проверить биоиндикационные возможности использования нематод для выявления особенностей агроценозов.

## Материалы и методы

Для изучения фауны нематод и характеристики их сообществ в период с 3 по 18 августа 2006 года отбирали образцы почвы с использованием почвенного бура методом множественных уколов на глубину 0–15 см в агроценозах Южной Карелии: на полях с монокультурами (картофель, морковь, капуста, свекла) из одного агрокомплекса (61°54'06,73" с. ш., 34°13'06,58" в. д.) и сеяных лугах с посевами тимофеевки луговой *Phleum pratense* L. (61°49'15,2" с. ш., 33°10'31,30" в. д.), клевера

лугового *Trifolium pratense* L. (61°16'55,08" с. ш., 35°29'29,45" в. д.), сложной травосмеси растений сем. Poaceae (61°45'08,79" с. ш., 34°20'47,02" в. д.). Почвы на участках отбора подзолистые легко- и тяжелосуглинистые. Мощность пахотного слоя сельскохозяйственных полей составляет в среднем 20–25 см, обеспеченность гумусом – 2,9–3,2% [Федорец, Медведева, 2005]. Фауна нематод в местах произрастания борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. (61°45'06,50" с. ш., 34°21'08,01" в. д.) была проанализирована как пример самопроизвольного внедрения чужеродного вида в растительное сообщество в отличие от искусственно создаваемых агроценозов.

Нематод из смешанного образца почвы (навеска 30 г в 3-кратной повторности) выделяли модифицированным вороночным методом Бермана и фиксировали по общепринятым методикам [Кирьянова, Кралль, 1969; van Bezooijen, 2006]. Выбор метода экстракции обусловлен его простотой, низким уровнем затрат и длительным периодом использования коллективом авторов, что позволяет сравнивать данные разных лет, районов отбора почвенных образцов и др. Численность нематод рассчитывали на 100 г сырой почвы (также сделан пересчет показателя на 1 м<sup>2</sup> площади при глубине отбора h = 0–15 см). Устанавливали систематическую принадлежность нематод (не менее 100 особей из пробы) до уровня рода на временных глицериновых препаратах. В итоге из почвенного образца идентифицировали 300–400 особей.

Дальнейший анализ полученных материалов проводили по нескольким направлениям. Сначала оценивалось таксономическое разнообразие фауны с определением доминирующих таксонов, общего ядра родов и специфических черт фауны. Относительное обилие таксонов бралось в основу построения дендрограмм фаунистического сходства с использованием кластерного анализа методом ближайшего соседа (коэффициент Брея–Кертиса). Затем для выявления различий между локальными сообществами почвенных нематод проводили ординацию ценозов методом главных компонент на основе эколого-трофических групп нематод с учетом их вклада в фауну. Расчеты выполнены при помощи программы PAST 1.68 [Hammer et al., 2001]. Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета программ Microsoft Excel 2003 и Statistica 5.5. Согласно классификации Йейтс с соавт. [Yeates et al., 1993] все таксоны нематод были отнесены к одной из шести эколого-трофических групп: бакте-

риотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (Л), хищники (Х), нематоды – паразиты растений (Пр, облигатные фитотрофы) и нематоды, ассоциированные с растением (Аср, факультативные фитотрофы), включающие нематод, питающихся на эпидермальных клетках корня и корневых волосках. Нематоды, облигатно и факультативно связанные с растением (Пр и Аср), объединены в группу фитотрофов. Для более глубокого анализа нематод-бактериотрофов и определения их роли в почвенных процессах агроценозов были использованы некоторые аспекты классификации Солениуса (semi-taxonomic feeding classification) [Sohlenius, 2002; Sohlenius et al., 2011]. Согласно данной классификации выделены три подгруппы: бактериотрофы Rhabditida с r-стратегиями (Rh-r), K-стратегиями (Rh-K) и бактериотрофы из группы Adenophorea (Ad-Б). Разделение основано на различном положении таксонов по с-р шкале Бонгера, определяемое репродуктивной стратегией нематод и чувствительностью к факторам среды. Группа «Rhabditida r-стратегии» состоит из семейств Rhabditidae, Panagrolaimidae, Diplogasteridae со значением 1 по с-р шкале и характеризующихся высокой скоростью размножения. Группа с условным названием «Rhabditida K-стратегии» охватывает нематод семейства Cephalobidae (с-р 2) со средней скоростью размножения (меньшей, чем у Rh-r). Третья группа бактериотрофов названа «аденофореи» Adenophorea. Термин не имеет формального таксономического смысла, однако удобен для обозначения экологической группы нематод, чувствительных к поллютантам и другим нарушениям среды (с-р 2, 3, 4).

Для оценки состояния сообществ нематод и почвенной агроэкосистемы рассчитывали и сравнивали значения индекса зрелости сообществ нематод  $\Sigma MI$  [Bongers, 1990; Yeates, 1994] и эколого-популяционных индексов, характеризующих трофическую сеть почв ( $EI$ ,  $SI$ ,  $CI$ ) [Ferris et al., 2001]. Расчет этих индексов подробно описан в работах, опубликованных ранее [Груздева и др., 2010; Груздева, Суцук, 2010; Суцук, Груздева, 2011]. Индекс  $\Sigma MI$  представляет собой полуколичественную оценку состояния экосистемы на основе состава и соотношения таксонов нематод с различными экологическими предпочтениями, связанными с их морфологией, биологией и экологией, выраженных в значениях, присвоенных каждому таксону по специальной с-р шкале Бонгера: от колонизаторов со значением 1, устойчивых к неблагоприятным условиям существования, до персистеров со значением 5, чувст-

вительных к факторам окружающей среды. Индекс обогащения почвенной трофической сети (Enrichment index,  $EI$ ) прямо коррелирует с обогащением почвы органикой или уровнем плодородия, индекс структурирования трофической сети (Structure index,  $SI$ ) отражает сложность и стабильность почвенной экосистемы. Индекс пути разложения органического вещества (Channel index,  $CI$ ) указывает на активность бактерий и почвенных грибов в разложении органического вещества (при низком значении индекса разложение органики идет преимущественно с участием бактерий, при высоком – с участием почвенных грибов).

Условия почвенной трофической сети (на основе индексов  $SI$  и  $EI$ ) могут быть представлены графически в двумерном пространстве. Совмещение значений двух индексов по осям абсцисс и ординат позволяет получить фаунистический профиль, который, в свою очередь, дает возможность охарактеризовать почвенную экосистему. На графике фаунистический профиль состоит из четырех квадратов, соответствующих четырем категориям состояния почвенной трофической сети и степени нарушений почвенной экосистемы: структурированные ненарушенные экосистемы (квадрат С с высокими  $SI$  и низкими  $EI$  значениями), зрелые экосистемы с низким или средним уровнем нарушения (квадрат В с высокими значениями обоих индексов), высоконарушенные (квадрат А с низкими  $SI$  и высокими  $EI$  значениями) и деградированные почвенные экосистемы, находящиеся в условиях стресса (квадрат D с низкими значениями обоих индексов) [Ferris et al., 2001].

Для выполнения исследования использовано оборудование ЦКП НО ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

## Результаты

### **Характеристика сообществ почвенных нематод (таксономическое разнообразие, численность, структура сообществ) в различных типах агроценозов**

Таксономическое разнообразие нематод в агроценозах различных типов представлено в таблице 1. Во всех исследованных биотопах обнаружено 64 таксона. Из них более 87% (55 родов) было выявлено в почве сеяных лугов. Под пропашными культурами таксономическое разнообразие нематод было значительно ниже (32 рода). На основе относительного обилия таксонов была построена дендрограмма фаунистического сходства (рис. 1), которая

Таблица 1. Список и характеристика таксонов нематод различных типов агроценозов Южной Карелии

| Таксон                      | Трофическая группа [Yeates et al., 1993] | Значение по с-р шкале [Bongers, 1990] | Трофическая группа [Sohlenius et al., 2011] | Присутствие/отсутствие таксонов в агроценозах |             |                     |
|-----------------------------|--|---------------------------------------|---|---|-------------|---------------------|
|                             |  |                                       |   | Пропашные культуры                            | Сеяные луга | Биотоп с борщевиком |
| <i>Diploscapter</i>         | Б  | 1                                     | Rh-r  | +   | -           | -                   |
| <i>Heterorhabditis</i>      | Б  | 1                                     | Rh-r  | +   | -           | -                   |
| <i>Mesorhabditis</i>        | Б  | 1                                     | Rh-r  | +   | +           | +                   |
| <i>Panagrobelus</i>         | Б  | 1                                     | Rh-r  | +   | -           | -                   |
| <i>Panagrolaimus</i>        | Б  | 1                                     | Rh-r  | +   | +           | +                   |
| <i>Protorhabditis</i>       | Б  | 1                                     | Rh-r  | -   | +           | -                   |
| <i>Rhabditis</i>            | Б  | 1                                     | Rh-r  | +   | +           | +                   |
| <i>Steinernema*</i>         | Б  | 1                                     | Rh-r  | -   | -           | +                   |
| сем. <i>Diplogasteridae</i> | Б  | 1                                     | Rh-r  | +   | +           | -                   |
| <i>Acrobeles</i>            | Б  | 2                                     | Rh-K  | +   | -           | -                   |
| <i>Acrobelloides</i>        | Б  | 2                                     | Rh-K  | +   | +           | +                   |
| <i>Cephalobus</i>           | Б  | 2                                     | Rh-K  | +   | +           | -                   |
| <i>Cervidellus</i>          | Б  | 2                                     | Rh-K  | +   | -           | -                   |
| <i>Chiloplacus</i>          | Б  | 2                                     | Rh-K  | +   | +           | +                   |
| <i>Eucephalobus</i>         | Б  | 2                                     | Rh-K  | +   | +           | +                   |
| <i>Heterocephalobus</i>     | Б  | 2                                     | Rh-K  | -   | +           | -                   |
| <i>Achromadora</i>          | Б  | 2                                     | Ad-Б  | -   | +           | -                   |
| <i>Anaplectus</i>           | Б  | 2                                     | Ad-Б  | +   | +           | +                   |
| <i>Ceratoplectus</i>        | Б  | 2                                     | Ad-Б  | -   | +           | -                   |
| <i>Eumonhystera</i>         | Б  | 2                                     | Ad-Б  | +   | +           | +                   |
| <i>Monhystrella</i>         | Б  | 2                                     | Ad-Б  | -   | +           | -                   |
| <i>Plectus</i>              | Б  | 2                                     | Ad-Б  | -   | +           | +                   |
| <i>Prodesmodora</i>         | Б  | 2                                     | Ad-Б  | -   | -           | +                   |
| <i>Wilsonema</i>            | Б  | 2                                     | Ad-Б  | +   | +           | -                   |
| <i>Bastiana</i>             | Б  | 3                                     | Ad-Б  | -   | +           | -                   |
| <i>Cylindrolaimus</i>       | Б  | 3                                     | Ad-Б  | +   | +           | -                   |
| <i>Metateratocephalus</i>   | Б  | 3                                     | Ad-Б  | -   | +           | +                   |
| <i>Teratocephalus</i>       | Б  | 3                                     | Ad-Б  | -   | +           | -                   |
| <i>Prismatolaimus</i>       | Б  | 3                                     | Ad-Б  | -   | +           | +                   |
| <i>Alaimus</i>              | Б  | 4                                     | Ad-Б  | -   | +           | -                   |
| <i>Paramphidelus</i>        | Б  | 4                                     | Ad-Б  | -   | +           | -                   |
| <i>Aphelenchooides</i>      | М  | 2                                     | -   | +   | +           | +                   |
| <i>Aphelenchus</i>          | М  | 2                                     | -   | +   | +           | +                   |
| <i>Ditylenchus</i>          | М  | 2                                     | -   | +   | +           | -                   |
| <i>Diphtherophora</i>       | М  | 3                                     | -   | +   | +           | -                   |
| <i>Tylencholaimus</i>       | М  | 4                                     | -   | -   | +           | +                   |
| <i>Aporcelaimellus</i>      | П  | 5                                     | -   | +   | +           | +                   |
| <i>Dorylaimus</i>           | П  | 5                                     | -   | -   | +           | +                   |
| <i>Ecumenicus</i>           | П  | 5                                     | -   | +   | +           | -                   |
| <i>Enchodelus</i>           | П  | 5                                     | -   | -   | +           | -                   |
| <i>Eudorylaimus</i>         | П  | 5                                     | -   | +   | +           | -                   |
| <i>Laimydorus</i>           | П  | 5                                     | -   | -   | +           | -                   |
| <i>Mesodorylaimus</i>       | П  | 5                                     | -   | +   | +           | +                   |
| <i>Anatonchus</i>           | Х  | 4                                     | -   | -   | +           | -                   |
| <i>Clarkus</i>              | Х  | 4                                     | -   | -   | +           | +                   |
| <i>Iotonchus</i>            | Х  | 4                                     | -   | -   | +           | -                   |
| <i>Mononchus</i>            | Х  | 4                                     | -   | -   | +           | -                   |
| <i>Mylonchulus</i>          | Х  | 4                                     | -   | -   | +           | -                   |



|                         |     |   |   |    |    |    |
|-------------------------|-----|---|---|----|----|----|
| <i>Onchulus</i>         | X   | 3 | – | –  | +  | –  |
| <i>Seinura</i>          | X   | 3 | – | +  | –  | –  |
| <i>Tobrilus</i>         | X   | 3 | – | –  | +  | –  |
| <i>Tripyla</i>          | X   | 3 | – | –  | +  | –  |
| <i>Aglenchus</i>        | Асп | 2 | – | +  | +  | –  |
| <i>Coslenchus</i>       | Асп | 2 | – | +  | +  | +  |
| <i>Filenchus</i>        | Асп | 2 | – | +  | +  | +  |
| <i>Lelenchus</i>        | Асп | 2 | – | –  | +  | –  |
| <i>Malenchus</i>        | Асп | 2 | – | +  | +  | +  |
| <i>Tylenchus</i>        | Асп | 2 | – | –  | +  | +  |
| <i>Paratylenchus</i>    | Пр  | 2 | – | +  | +  | –  |
| <i>Globodera</i>        | Пр  | 3 | – | –  | –  | +  |
| <i>Helicotylenchus</i>  | Пр  | 3 | – | –  | +  | –  |
| <i>Heterodera</i>       | Пр  | 3 | – | –  | +  | –  |
| <i>Pratylenchus</i>     | Пр  | 3 | – | –  | +  | +  |
| <i>Tylenchorhynchus</i> | Пр  | 3 | – | +  | +  | +  |
| <b>64 таксона</b>       |     |   |   | 32 | 55 | 27 |

*Примечание.* Б – бактериотрофы, М – микотрофы, П – политрофы, Х – хищники, Пр – паразиты растений, Асп – нематоды, ассоциированные с растением [Yeates et al., 1993]; 1–5 – значение таксона по с–р шкале Бонгерса [Bongers, 1990]; *Steinernema*\* – паразит беспозвоночных, личинки обитают в почве. Rh-r – представители отряда Rhabditida с r-стратегиями, Rh-K – представители отряда Rhabditida с K-стратегиями, Ad-Б – нематоды-бактериотрофы из экологической группы Adenophorea [Sohlenius et al., 2011].

показывает кластеризацию локальных сообществ почвенных нематод разнотипных агроценозов на две группы: пропашные агроэкосистемы и сеяные луга. Сеяный луг с культурой клевера и ценоз с борщевиком занимали промежуточное положение, однако биотоп с борщевиком был ближе к кластеру с пропашными культурами.

Для объяснения выявленных различий между локальными сообществами почвенных нематод все таксоны были объединены в эколого-трофические группы (см. табл. 1). Анализ группирования выявил особенности структуры сообществ нематод в зависимости от типа агроценоза, проявившиеся в изменении процентного соотношения отдельных трофических групп и, как следствие, рядов их доминирования (табл. 2). Под пропашными культурами эколого-трофическая структура сообществ нематод характеризовалась абсолютным преобладанием бактериотрофов; вклад этой группы в фауну составлял 71,9%. Микотрофы в большинстве случаев являлись субдоминантами. Нематоды остальных трофических групп (политрофы, хищные нематоды и фитотрофы) имели низкую численность. В структуре сообществ нематод лугов с посевами различных многолетних трав заметно увеличивалась значимость нематод-фитотрофов (от 0,7 до 28,1%) и снижался вклад бактериотрофов в фауну (от 71,9 до 33,3%). Структура сообщества нематод ценоза с борщевиком показала некоторое

сходство с таковой под пропашными культурами: наблюдалось доминирование бактерио- и микотрофов. Однако отмечено низкое относительное обилие всеядных нематод (политрофов) и увеличение вклада в фауну паразитических нематод (см. табл. 2).

Выявленные особенности эколого-трофической структуры сообществ нематод позволили разделить исследованные биотопы на две группы на основе результатов ординации ценозов методом главных компонент (рис. 2). Объединение в одну группу большинства пропашных культур (капуста, морковь, картофель) и ценоза с борщевиком основано на высокой доле бактериотрофов в структуре сообществ нематод. Луга с посевами тимopheевки и сложной травосмеси выделяются за счет высокой доли нематод-фитотрофов (*Пр* и *Асп*) в фауне. При этом около 70% различий между сообществами (вдоль первой главной компоненты) обусловлены соотношением бактериотрофов и фитотрофов. Значительно меньшая часть различий (23% дисперсии вдоль второй главной компоненты) связана с высокой долей микотрофов в структуре сообществ свеклольного поля и сеяного луга с клевером, что отражается на их обособленности от других агроценозов.

Также было установлено, что таксономический состав и плотность популяций нематод в почвах сельскохозяйственных полей значительно варьируют в зависимости от выращиваемой культуры внутри одного и того же агроце-

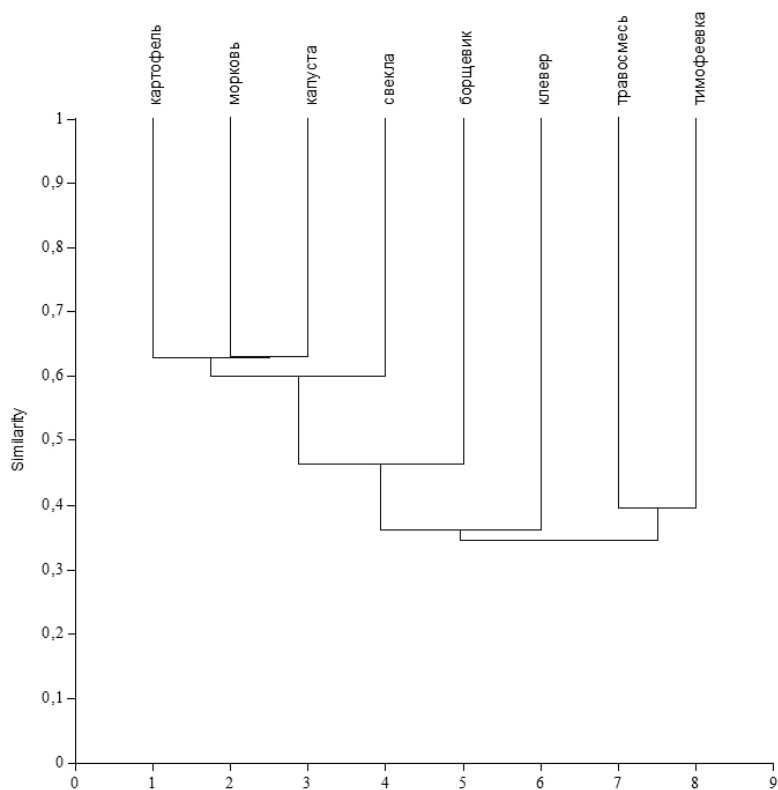


Рис. 1. Дендрограмма таксономического сходства сообществ почвенных нематод в различных типах агроценозов.

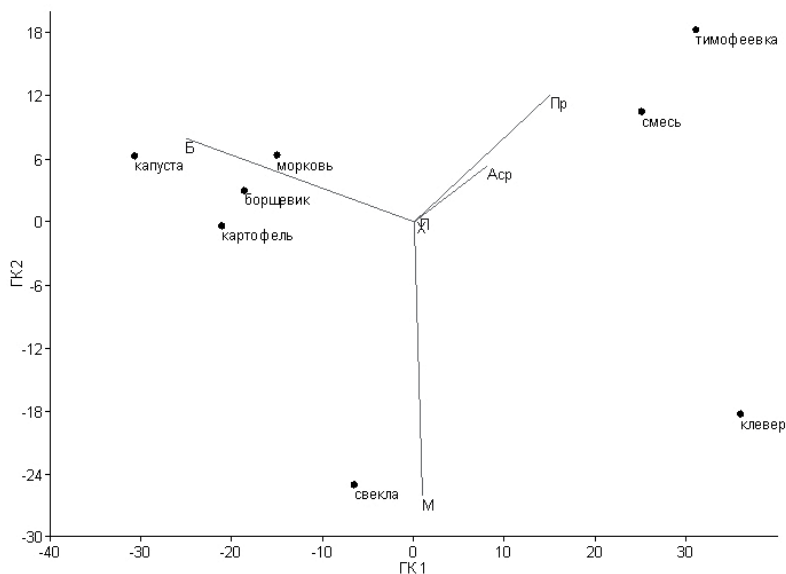


Рис. 2. Ординация сообществ почвенных нематод на основе эколого-трофического группирования таксонов

ноза (табл. 3). Самые высокие показатели были отмечены в почвах сеяных лугов: количество родов изменялось от 28 до 45 таксонов, численность составляла более 3000 экз./100 г почвы. Под пропашными культурами численность нематод была значительно ниже (по средним значениям) и сильно различалась внутри группы в зависимости от вида выращиваемого растения (от 232 до 2388 экз./100 г почвы).

Севооборот влиял в первую очередь на плотность популяций и в меньшей степени – на количество таксонов нематод. Например, выращивание моркови или свеклы после картофеля имело следствием достоверное снижение (в 3,7–4,3 раза) плотности популяций нематод и обеднение таксономического состава фауны. При последующем выращивании капусты (после моркови) численность нематод резко

Таблица 2. Структура сообществ почвенных нематод в различных типах агроценозов

| Тип агроценоза, культура   | Эколого-трофическое группирование, % |             |            |            |             |             |
|--|--------------------------------------|-------------|------------|------------|-------------|-------------|
|  | Б                                    | М           | П          | Х          | Аср         | Пр          |
| <b>Пропашные культуры</b><br><b>Б→М→П→Аср→Пр→Х</b>                                     | <b>71,9</b>                          | <b>19,4</b> | <b>4,0</b> | <b>0,2</b> | <b>3,8</b>  | <b>0,7</b>  |
| Отдельные культуры   |                                      |             |            |            |             |             |
| Картофель<br>Б→М→П→Пр→Аср→Х  | 75,2                                 | 17,3        | 3,4        | 0,7        | 0,9         | 2,4         |
| Морковь<br>Б→Аср→М→П   | 70,3                                 | 9,6         | 6,4        | 0          | 13,7        | 0           |
| Капуста<br>Б→М→П→Пр  | 85,1                                 | 11,5        | 2,8        | 0          | 0           | 0,5         |
| Свекла<br>Б→М→П→Аср  | 56,9                                 | 39,2        | 3,2        | 0          | 0,7         | 0           |
| <b>Вид-интродуцент (борщевик у границ картофельного поля)</b><br><b>Б→М→Пр→Аср→П→Х</b> | <b>74,4</b>                          | <b>14,9</b> | <b>1,1</b> | <b>1,1</b> | <b>3,5</b>  | <b>5,0</b>  |
| <b>Сеяные луга</b><br><b>Б→Пр→Аср→М→П→Х</b>  | <b>33,3</b>                          | <b>15,4</b> | <b>4,5</b> | <b>1,1</b> | <b>17,6</b> | <b>28,1</b> |
| Отдельные культуры   |                                      |             |            |            |             |             |
| Сеяный луг с посевами тимофеевки<br>Пр→Б→Аср→М→П→Х                                     | 38,2                                 | 4,3         | 1,9        | 1,0        | 15,6        | 39,0        |
| Сеяный луг с посевами клевера<br>М→Б→Пр→Аср→П→Х  | 23,1                                 | 34,1        | 3,7        | 1,2        | 16,9        | 21,0        |
| Сеяный луг с посевами сложной травосмеси<br>Б→Пр→Аср→П→М→Х                             | 38,5                                 | 7,7         | 8,0        | 1,2        | 20,3        | 24,3        |

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

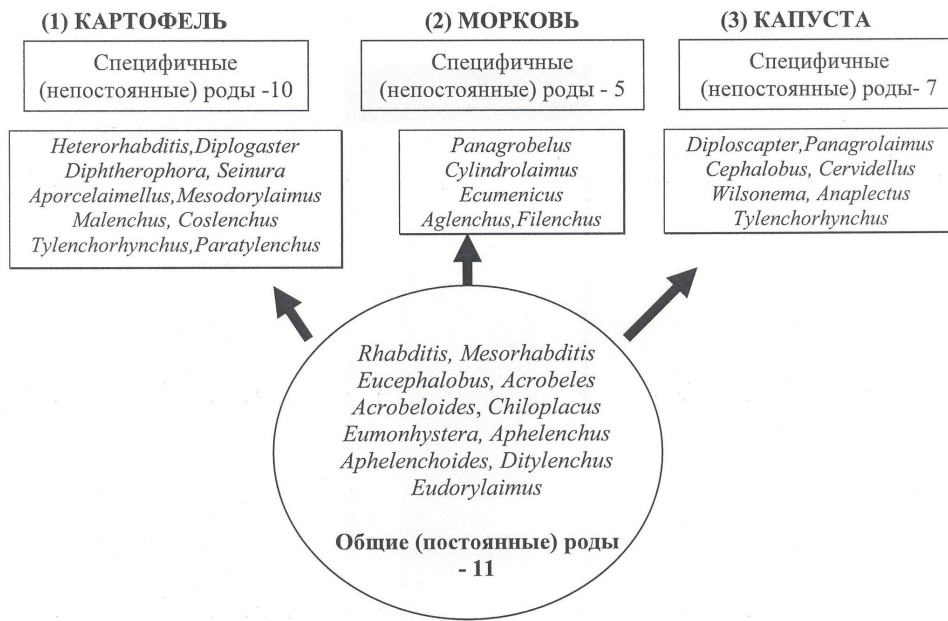
Таблица 3. Характеристика сообществ почвенных нематод в различных типах агроценозов

| Культура  | Предшественник             | Кол-во родов | Плотность популяций нематод         |                          |
|---|----------------------------|--------------|-------------------------------------|--------------------------|
|   |                            |              | экз./100 г почвы                    | экз./1 м <sup>2</sup>    |
| <b>Пропашные культуры, общее количество родов – 32</b>        |                            |              |                                     |                          |
| Морковь   | Картофель                  | 16           | 232 ± 8 <sup>а, в, г, д, е, ж</sup> | 116 × 10 <sup>3</sup>    |
| Капуста   | Морковь                    | 18           | 2388 ± 688 <sup>б, в, д</sup>       | 1194 × 10 <sup>3</sup>   |
| Свекла  | Картофель                  | 16           | 264 ± 41 <sup>в, г, д, е, ж</sup>   | 132 × 10 <sup>3</sup>    |
| Картофель   | Капуста                    | 21           | 989 ± 83 <sup>д, е, ж</sup>         | 494,5 × 10 <sup>3</sup>  |
|   |                            |              | <b>среднее: 968</b>                 |                          |
| <b>Вид-интродуцент (борщевик у границ картофельного поля)</b> | Картофель                  | 27           | 1241 ± 119 <sup>д, е, ж</sup>       | 620,5 × 10 <sup>3</sup>  |
| <b>Сеяные луга, общее количество родов – 55</b>               |                            |              |                                     |                          |
| <b>Сеяный луг</b> с посевами многолетних трав                 | Тимофеевка (3 года)        | 32           | 3751 ± 167                          | 1875,5 × 10 <sup>3</sup> |
| <b>Сеяный луг</b> с посевами многолетних трав                 | Клевер                     | 28           | 3824 ± 230                          | 1912 × 10 <sup>3</sup>   |
| <b>Сеяный луг</b> с посевами многолетних трав                 | Злаки (сложная травосмесь) | 45           | 3145 ± 270                          | 1572,5 × 10 <sup>3</sup> |
|   |                            |              | <b>среднее: 3573</b>                |                          |

Примечание. Здесь и в табл. 4 различия индексов статистически значимы (p < 0,05) по отношению к варианту: а – с капустой, б – со свеклой, в – с картофелем, г – с борщевиком, д – с тимофеевкой, е – с клевером, ж – со сложной травосмесью.



Система севооборотов «Картофель – морковь – капуста»



Система севооборота «Картофель – свекла»

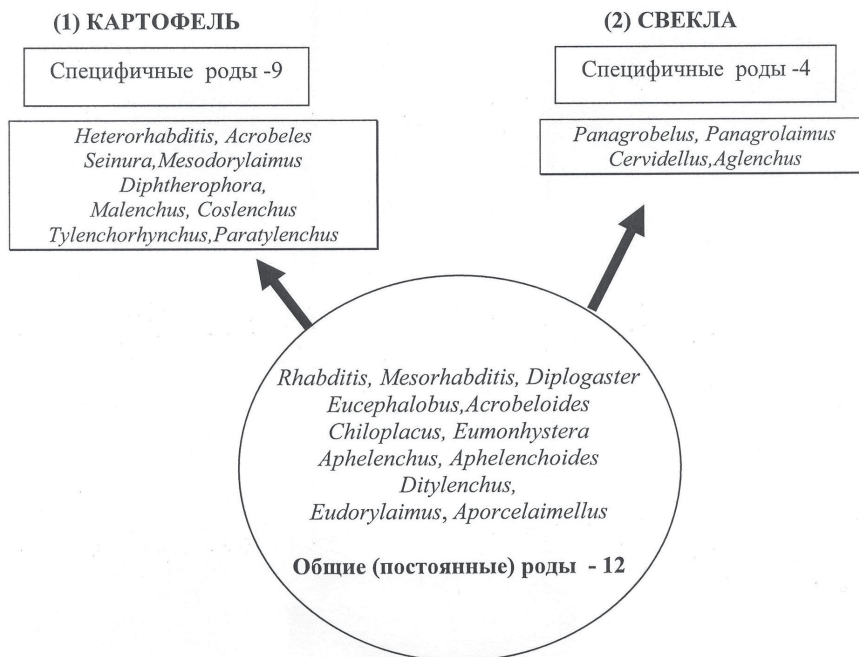


Рис. 3. Таксономическое разнообразие почвенных нематод в системах севооборотов «картофель – морковь – капуста» и «картофель – свекла»

возрастала (в 10 раз), а таксономическое разнообразие почти не менялось. При смене культуры капусты на картофель количество родов увеличивалось, а численность нематод снижалась (табл. 3).

Сравнение фаунистического состава почвенных нематод под пропашными культурами показало, что 11–12 родов были общими и составляли постоянную основу фауны нематод

всех исследованных сельскохозяйственных полей. Это нематоды-бактериотрофы из сем. Rhabditidae и сем. Cephalobidae, микотрофы родов *Aphelenchus*, *Aphelenchoides*, *Ditylenchus*. Специфичный компонент фауны, изменяющийся в зависимости от выращиваемой культуры, состоит из 4–7 родов для свеклового, морковного и капустного полей, и 10 родов – для картофельного поля (рис. 3). Интро-

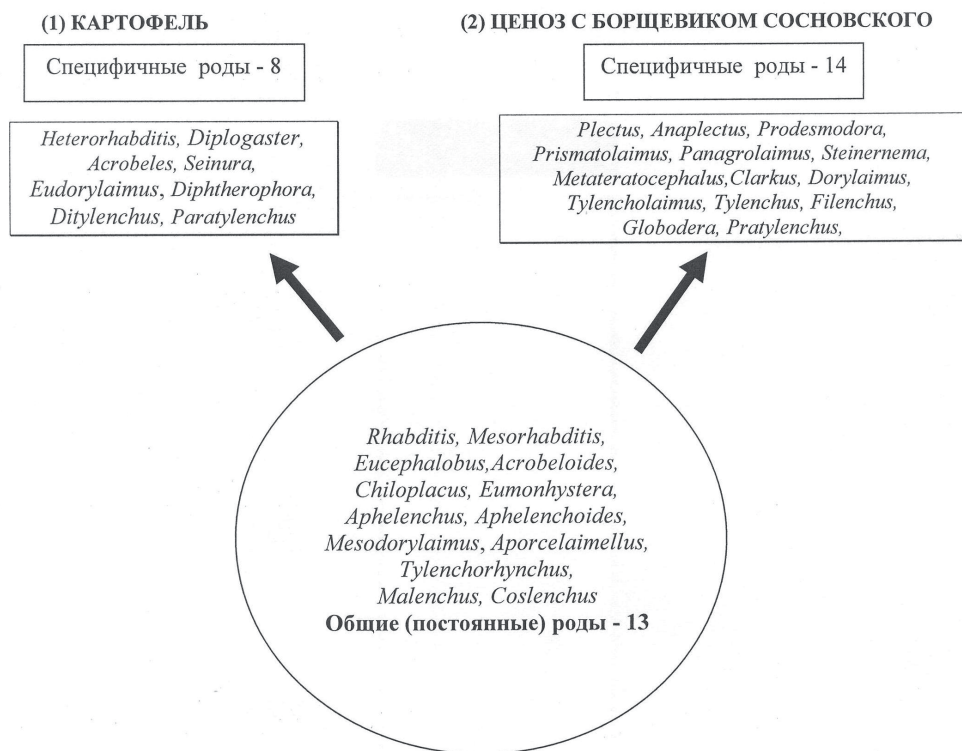


Рис. 4. Таксономическое разнообразие почвенных нематод картофельного поля и ценоза с борщевиком Сосновского

Таблица 4. Эколого-популяционные индексы сообществ почвенных нематод в различных типах агроценозов

| Культура  | Индексы     |                                  |                                     |                                     |
|---|-------------|----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
|   | $\Sigma MI$ | $CI$                             | $SI$                                | $EI$                                |
| <b>Пропашные культуры</b>                                     |             |                                  |                                     |                                     |
| Морковь   | 2,2         | 15,3 ± 4,8 <sup>е</sup>          | 44,6 ± 4,5 <sup>а, б, в, г, е</sup> | 81,8 ± 4,6 <sup>а, г, д, е, ж</sup> |
| Капуста   | 2,0         | 8,4 ± 0,4 <sup>б, г, е, ж</sup>  | 20,1 ± 5,3 <sup>д, е, ж</sup>       | 66,3 ± 2,4 <sup>в, г, д, ж</sup>    |
| Свекла  | 2,0         | 24,3 ± 2,4 <sup>в, е</sup>       | 26,6 ± 1,4 <sup>д, е, ж</sup>       | 73,2 ± 2,0 <sup>г, д, ж</sup>       |
| Картофель   | 2,4         | 10,5 ± 0,6 <sup>г, д, е, ж</sup> | 30,2 ± 3,6 <sup>д, ж</sup>          | 76,1 ± 2,2 <sup>г, д, е, ж</sup>    |
| <b>среднее</b>  | <b>2,15</b> | <b>14,6</b>                      | <b>30,3</b>                         | <b>74,3</b>                         |
| <b>Вид-интродуцент (борщевик у границ картофельного поля)</b> | <b>2,5</b>  | <b>20,4 ± 2,8</b>                | <b>16,3 ± 5,9</b>                   | <b>48,8 ± 3,3</b>                   |
| <b>Сеяные луга</b>  |             |                                  |                                     |                                     |
| Сеяный луг с посевами тимофеевки                              | 2,5         | 35,5 ± 9,2                       | 41,7 ± 2,6 <sup>г, ж</sup>          | 29,2 ± 4,6 <sup>г, е</sup>          |
| Сеяный луг с посевами клевера                                 | 2,9         | 37,2 ± 1,1 <sup>г</sup>          | 45,9 ± 6,7 <sup>г, ж</sup>          | 67,5 ± 0,5 <sup>г, ж</sup>          |
| Сеяный луг с посевами сложной травосмеси злаков)              | 2,8         | 30,8 ± 4,9                       | 67,9 ± 3,3 <sup>г</sup>             | 29,2 ± 1,8 <sup>г</sup>             |
| <b>среднее</b>  | <b>2,73</b> | <b>34,5</b>                      | <b>51,8</b>                         | <b>41,9</b>                         |

дукция чужеродного вида борщевика Сосновского *H. sosnowskyi* на сельскохозяйственные поля и формирование устойчивой популяции (в границах картофельного поля) привела к увеличению плотности популяций нематод (см. табл. 3) и таксономического разнообразия фауны за счет специфичных родов, редких для агроценозов (*Anaplectus*, *Plectus*, *Prismatolaimus*, *Prodesmodora*, *Metateratocephalus* – бактериотрофы из группы Adenophorea) (рис. 4, табл. 1).

В эколого-трофической структуре сообществ нематод также выявлены особенности, обусловленные видами выращиваемых культурных растений. Для пропашных культур отмечены различия во вкладе в фауну группы микотрофов (свекольное поле) и нематод, ассоциированных с растениями (морковное поле). Среди сеяных лугов выделяется биотоп с посевами клевера благодаря высокой доле микотрофов в сообществе (см. табл. 2).

Использование экологических классификаций нематод [Bongers, 1990; Yeates et al., 1993; Sohlenius, 2002; Sohlenius et al., 2011] в совокупности позволило выявить зависимость состава таксонов с различными экологическими предпочтениями внутри эколого-трофической группы бактериотрофов от типа агроценоза. Анализ группы нематод-бактериотрофов, которая характеризуется наибольшим таксономическим разнообразием (31 таксон), показал, что бактериотрофы *r*-стратеги, типичные колонизаторы с *c-r* значением 1, были более характерны для пропашных агроэкосистем, хотя и содержали роды, общие для всех агроценозов. Бактериотрофы *K*-стратеги с *c-r* значением 2 встречались более равномерно под пропашными культурами и на сеяных лугах, но были мало представлены в ценозе с борщевиком. Другие бактериотрофы, входящие в ветви эноплий и хромадорий (отряды Enoplida, Tripionchida, Chromadorida, Desmodorida, Plectida, Monhysterida, Araeolaimida), определенные по классификации как Adenophorea и имеющие значения от 2 до 4 по *c-r* шкале, преобладали в почвах сеяных лугов (см. табл. 1).

#### **Эколого-популяционные индексы, характеризующие сообщества почвенных нематод различных типов агроценозов**

Установлены изменения эколого-популяционных индексов сообществ нематод в зависимости от типа агроценоза (см. табл. 4). Средние значения большинства индексов для сообществ нематод, обитающих в почве под пропашными культурами, имели низкие значения ( $\Sigma MI = 2,15$ ;  $CI = 14,6$ ;  $SI = 30,3$ ), за исключением индекса обогащения почвенной тро-

фической сети  $EI$ , который имел высокие значения (74,3). В почвах сеяных лугов, наоборот, большинство индексов имели более высокие ( $\Sigma MI = 2,73$ ;  $CI = 34,5$  и  $SI = 51,8$ ), а индекс  $EI$  – более низкие (41,9) значения. При интродукции борщевика на сельскохозяйственные поля в сообществах нематод наблюдались сходные с сеяными лугами изменения исследуемых индексов, за исключением индекса структурирования почвенной трофической сети  $SI$ , имеющего самые низкие значения (16,3), причем различия всех индексов были статистически достоверны. Влияние вида выращиваемого растения на индексы сообществ почвенных нематод наиболее сильно было выражено под пропашными культурами (см. табл. 4).

Графическое представление в двухмерном пространстве условий почвенной трофической сети (индексы  $SI$  и  $EI$ ) (см. табл. 4), предложенное Феррисом с соавторами [Ferris et al., 2001], позволило получить фаунистический профиль, с помощью которого для исследованных агроценозов определены состояние трофических сетей и степень нарушений почвенных экосистем (рис. 5). Установлено, что под пропашными культурами почвенная трофическая сеть определена в квадрат А фаунистического профиля (низкие  $SI$  и высокие  $EI$  значения), что указывает на поступление большого количества органического вещества в почву, и экосистема оценивается как высоконарушенная. Луговой биотоп с посевами клевера располагается в том же квадрате, что и пропашные культуры, благодаря сходным значениям индексов. Ценоз с борщевиком и сеяный луг с тимофеевкой определены в квадрат D (низкие  $EI$  и  $SI$  значения), на основании этого трофическая сеть рассматривается как деградированная, а почвенная экосистема находится в условиях стресса. Луговой биотоп с посевами сложной травосмеси находится в квадрате С (низкие  $EI$  и высокие  $SI$  значения), что указывает на структурированную трофическую сеть и ненарушенную почвенную экосистему (см. рис. 5).

#### **Обсуждение**

Исследование характеристик сообществ почвенных нематод агроценозов с монокультурами Южной Карелии (поля с пропашными культурами, сеяные луга) позволило проанализировать влияние выращиваемых сельскохозяйственных культур на свободноживущих и фитопаразитических нематод, сравнить монодоминантные растительные сообщества агроценозов (пропашные культуры) и биотопы с видом-интродуцентом *Heracleum sosnowskyi*,

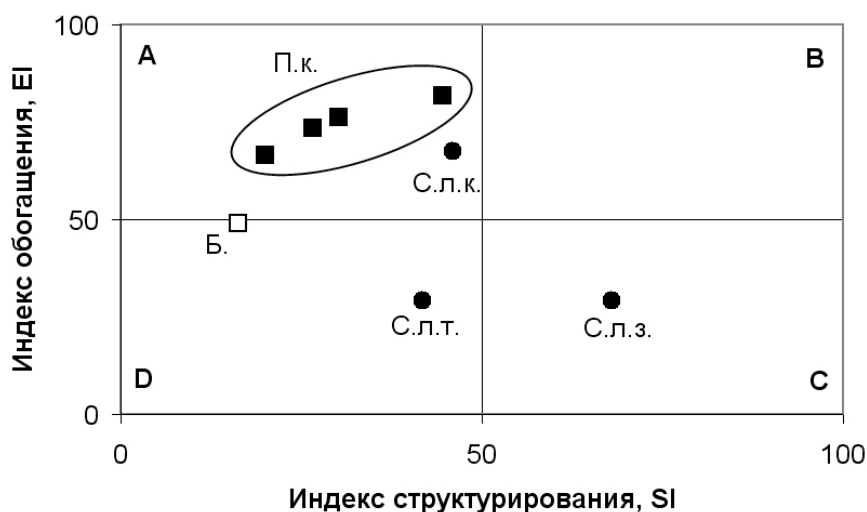


Рис. 5. Фаунистический профиль, характеризующий почвенную трофическую сеть агроценозов разных типов. Квадрат – высоконарушенные почвенные экосистемы (disturbed), В – зрелые экосистемы с низким или средним уровнем нарушения (maturing), С – структурированные ненарушенные экосистемы (structured), D – деградированные почвенные экосистемы, находящиеся в условиях стресса (degraded) [Ferris et al., 2001]. П. к. – пропашные культуры, Б – биотоп с борщевиком, С. л. т. – сеяный луг с тимopheевкой, С. л. к. – сеяный луг с клевером, С. л. з. – сеяный луг с травосмесью злаков

проверить биоиндикационные возможности использования нематод для выявления особенностей агроценозов.

Полученные результаты показывают, что сообщества почвенных нематод под исследованными пропашными культурами (картофель, капуста, свекла, морковь) характеризуются низким таксономическим разнообразием, доминированием бактериотрофов в фауне, резкими колебаниями численности в зависимости от выращиваемой культуры (см. табл. 2, 3). Подобные изменения состава фауны и структуры сообществ выявлены под воздействием различных факторов трансформации среды – загрязнения, сельскохозяйственных мероприятий, рубок леса; они характерны для начальных этапов восстановительных сукцессий [Yeates, Bongers, 1999; Georgieva et al., 2002; Матвеева и др., 2008; Chen et al., 2009; Груздева, Суцук, 2010; Груздева и др., 2011б; Суцук, Груздева, 2011].

Изменения плотности популяций и состава фауны нематод в пахотном слое являются результатом повторяющихся нарушений, вызванных ежегодной вспашкой. В этих условиях малоспециализированные виды нематод с коротким жизненным циклом быстро размножаются и последовательно увеличивают численность. Классические исследования фауны нематод в пахотном слое почвы [Wasilewska, 1979; Sohlenius, Sandor, 1987] показали, что для пропашных агроэкосистем установлена высокая доля в сообществе малоспециализированных нематод-бактериотрофов из сем. Rhabditidae

и Cephalobidae, и низкая – нематод сем. Plectidae и Tylenchidae. Подобная закономерность отмечена и в данной работе: рабдитиды и цефалобиды имели высокое разнообразие, численно преобладали и составляли ядро фауны нематод пахотных почв независимо от вида выращиваемого растения. Кроме того, общими видами являлись и микотрофы родов *Aphelenchus*, *Aphelenchoides*, *Ditylenchus*, которые устойчивы к неблагоприятным условиям среды (см. рис. 3). Такой состав фауны нематод отражает обогащенную трофическую сеть в почве пропашных культур, которая характеризуется наличием значительного количества органических остатков и упрощенной структурой, что связано с повторяющимся нарушением почвенного покрова при проведении агротехнических мероприятий. Нематоды из сем. Plectidae и Tylenchidae были представлены как специфичные таксоны, появляющиеся под одной и исчезающие под другой культурой.

Сообщество нематод территории, занимаемой устойчивой популяцией вида-интродукта *H. sosnowskyi* (на окраине картофельного поля), показывает сходство с картофельным полем по спектру общих видов (бактериотрофы из отр. Rhabditida с r- и K-стратегиями), но отличается более высоким таксономическим разнообразием из-за отсутствия ежегодной обработки почвы. Здесь отмечены редкие для агроценозов нематоды родов *Plectus*, *Anaplectus*, *Prodesmodora*, *Prismatolaimus*, *Metateratocephalus* (бактериотрофы из группы Adenophorea), что сближает этот биотоп с сеянными



лугами (см. табл. 1, рис. 4). Таксономический состав фауны нематод определяет обособленное положение ценоза в дендрограмме сходства исследованных агроценозов (см. рис. 1), а вклад определенных эколого-трофических групп нематод в структуру сообщества показывает его близость к пропашным культурам (см. рис. 2). Однако в данном биотопе выявлено минимальное значение индекса структурирования почвенной трофической сети  $SI$  (см. табл. 4), указывающего на упрощение и дестабилизацию почвенной экосистемы. Учитывая агрессивность борщевика в отношении других видов растений, требуется дальнейшее изучение нематологической ситуации в таких ценозах.

Сеяные луга с посевами многолетних трав характеризуются более разнообразной фауной (см. табл. 1), высокой общей численностью нематод (см. табл. 3), значительным вкладом нематод-фитотрофов в фауну (см. табл. 2), сбалансированным соотношением эколого-популяционных индексов сообществ (см. табл. 4), что свидетельствует о развитой и сложной (структурированной) почвенной экосистеме. Многокомпонентные сеяные луга по всем характеристикам сообществ почвенных нематод соответствуют поздним стадиям экологической сукцессии.

Эколого-трофическая структура сообществ нематод свидетельствует о том, что в различных типах агроценозов группа паразитических нематод имеет наиболее сильно варьирующие количественные показатели. Например, фитопаразиты почти полностью отсутствуют в почве под пропашными культурами, но занимают позицию субдоминантов или доминантов в почве сеяных лугов (см. табл. 2). Такие изменения были отмечены и другими авторами [Wardle et al., 2003; Vikeftoft, 2008; Vikeftoft, Sohlenius, 2011]. Общей особенностью всех агроценозов является низкая доля в сообществе хищных нематод и политрофов, которые имеют высокие значения по шкале Бонгерса (4, 5) и чувствительны к любым нарушениям среды обитания. Известно, что представители этих трофических групп резко сокращают численность после негативного воздействия на среду их обитания и медленно увеличивают популяции после снятия стрессового фактора [Wasilewska, 1989; Georgieva et al., 2002; Pen-Mouratov et al., 2008; Груздева и др., 2010]. В нашем исследовании такая тенденция показана для политрофов: в различных типах агроценозов численность их невелика, максимальная плотность популяций отмечена в почве луга с посевами сложной травосмеси. Хищные нематоды во всех вариантах имели очень низкую численность.

Таким образом, данное исследование выявило параметры сообществ нематод, которые позволяют четко разграничить почвенные экосистемы под пропашными культурами и сеяными лугами. Это фаунистический состав с выделением ядра общих таксонов, трофическая структура с определением вклада каждой группы в фауну и эколого-популяционные индексы. Биоиндикационные возможности нематод для оценки условий почвенной трофической сети и степени нарушенности почв сельскохозяйственных земель проиллюстрированы с помощью фаунистического профиля нематод (см. рис. 5). Например, на его основании можно с уверенностью сказать, что для пропашных культур агротехнические приемы, используемые для получения высоких урожаев (вспашка, окучивание, прополка, внесение удобрений), являются более сильным фактором, влияющим на почвенных нематод, чем выращиваемая сельскохозяйственная культура. В случае с сеяными лугами вид культивируемого растения имеет решающее значение.

В целом рассмотренные характеристики сообществ почвенных нематод достаточно информативны и могут быть использованы для выявления особенностей агроценозов и оценки состояния почвенных экосистем.

Для лучшего понимания влияния типа агроценоза на фауну почвенных нематод и расширения представлений о реакции фитонематод на агротехнические мероприятия в условиях северных экосистем необходим следующий этап исследований с привлечением количественных почвенных параметров (уровень  $pH$ , содержание азота, углерода, фосфора и калия), а также данных о применении минеральных и органических удобрений. Это позволит точнее выявить взаимосвязи между характеристиками почв и сообществами нематод.

*Исследования выполнены в рамках ГЗ, тема 0221-2014-0004, и частично поддержаны Программой фундаментальных исследований ОН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» (№ 01201262102), а также Министерством образования и науки Российской Федерации (соглашение № 8101).*

## Литература

Груздева Л. И. Фауна почвообитающих нематод сосняка скального // Hortus Botanicus. Петрозаводск: ПетрГУ, 2001а. № 1. С. 66–68.

Груздева Л. И. Фауна почвообитающих нематод в естественных и трансформированных биоценозах

Карелии // Эколого-паразитологические исследования животных и растений европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2001б. С. 64–68.

*Груздева Л. И., Коваленко Т. Е., Матвеева Е. М.* Почвенные нематоды как компонент материковых и островных экосистем // Труды КарНЦ РАН. Серия Биология. Биогеография Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2001. Вып. 2. С. 110–118.

*Груздева Л. И., Матвеева Е. М.* Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // Труды Центра паразитологии. Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов. М.: Наука, 2010. С. 71–80.

*Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е.* Фауна нематод луговых ценозов островов Белого моря, Онежского и Ладожского озер // Труды КарНЦ РАН. Серия Биология. Биогеография Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2005. Вып. 7. С. 45–53.

*Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е., Суцук А. А.* Нематоды как индикаторы состояния и степени изменений почвенной экосистемы в условиях северо-запада России // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 1. С. 100–112.

*Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Суцук А. А.* Разнообразии фауны нематод естественных биоценозов Карелии // Нематоды естественных и трансформированных экосистем: сборник научных статей. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2011а. С. 54–56.

*Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Суцук А. А.* Почвенные нематоды лесных сообществ на различных стадиях восстановления после рубки // Нематоды естественных и трансформированных экосистем: сборник научных статей. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2011б. С. 56–59.

*Груздева Л. И., Суцук А. А.* Влияние степени зараженности почвы картофельной цистообразующей нематодой на структуру сообществ почвенных нематод // Паразитология. 2008. Т. 42, № 6. С. 510–516.

*Груздева Л. И., Суцук А. А.* Тенденции восстановления сообществ нематод после деградации почвенного покрова // Известия РАН. Серия Биологическая. 2010. № 6. С. 750–755.

*Кирьянова Е. С., Кралль Э. Л.* Паразитические нематоды растений и методы борьбы с ними. Том 1. Л.: Наука, 1969. 443 с.

*Матвеева Е. М., Груздева Л. И., Коваленко Т. Е.* Структура сообществ почвенных нематод при заражении полей картофельной цистообразующей нематодой // Материалы межд. конф. «Проблемы современной паразитологии» и III съезда Паразитологического общества при РАН. СПб., 2003. Т. II. С. 13–15.

*Матвеева Е. М., Груздева Л. И., Коваленко Т. Е., Иешко Е. П.* Почвенные нематоды как индикаторы индустриального загрязнения // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 69–77.

*Матвеева Е. М., Груздева Л. И., Коваленко Т. Е., Суцук А. А.* Почвенные нематоды как биоиндикато-

ры техногенного загрязнения таежных экосистем // Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск. 2008. Вып. 14. С. 63–75.

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

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

*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.

*Chen G., Qin J., Shi D., Zhang Y., Ji W.* Diversity of soil nematodes in areas polluted with heavy metals and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in Lanzhou, China // Environmental Management. 2009. Vol. 44. P. 163–172.

*DuPont S. T., Ferris H., Van Horn M.* Effects of cover crop quality and quantity on nematode-based soil food webs and nutrient cycling // Applied Soil Ecology. 2009. Vol. 41. P. 157–167.

*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.

*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.

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

*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](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)).

*Neher D. A., Wu J., Barbercheck M. E., Anas O.* Ecosystem type affects interpretation of soil nematode community measures // Applied Soil Ecology. 2005. Vol. 30. Issue 1. P. 47–64.

*Pavao-Zuckerman M. A., Coleman D. C.* Urbanization alters the functional composition, but not taxonomic diversity, of the soil nematode community // Applied Soil Ecology. 2007. Vol. 35. P. 329–339.

*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.

*Rossouw J., van Rensburg L., Claassens S., van Rensburg P. J. Jansen.* Nematodes as indicators of eco-



system development during platinum mine tailings reclamation // *The Environmentalist*. 2008. Vol. 28. Issue 2. P. 99–107.

Shao Y., Zhang W., Shen J., Zhou L., Xia H., Shu W., Ferris H., Fu S. Nematodes as indicators of soil recovery in tailings of a lead/zinc mine // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. Vol. 40. Issue 8. P. 2040–2046.

Sohlenius B., Sandor A. Vertical distribution of nematodes in arable soil under grass (*Festuca pratensis*) and barley (*Hordeum distichum*) // *Biology and Fertility of Soils*. 1987. Vol. 3. P. 19–25.

Sohlenius B. Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil // *Applied Soil Ecology*. 2002. Vol. 10. P. 261–277.

Sohlenius B., Boström S., Viketoft M. Effects of plant species and plant diversity on soil nematodes – a field experiment on grassland run for seven years // *Nematology*. 2011. Vol. 13 (1). P. 115–131.

Tomar V. V. S., Ahmad W. Food web diagnostics and functional diversity of soil inhabiting nematodes in a natural woodland // *Helminthologia*. 2009. Vol. 46, Issue 3. P. 183–189.

Viketoft M. Effects of six grassland plant species on soil nematodes: a glasshouse experiment // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. Vol. 40. P. 906–915.

Viketoft M., Sohlenius B. Soil nematode populations in a grassland plant diversity experiment run for seven years // *Applied Soil Ecology*. 2011. Vol. 48. P. 174–184.

Wardle D. A., Yeates G. W., Williamson W., Bonner K. I. The response of a three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups // *Oikos*. 2003. Vol. 102. P. 45–56.

Wasilewska L. The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agroecosystems // *Polish Ecological Studies*. 1979. Vol. 5. P. 97–145.

Wasilewska L. Impact of human activities on nematode communities in terrestrial ecosystems // *Ecology of arable land – perspectives and challenges*. Clarholm M., Bergström L. (Eds.). Kluwer Academic Publishers. 1989. P. 123–132.

Yeates G. W. Modification and qualification of the nematode maturity index // *Pedobiologia*. 1994. Vol. 38. P. 97–101.

Yeates G. W., Bongers T. Nematode diversity in agroecosystems // *Agriculture, ecosystems and environment*. 1999. Vol. 74. P. 113–135.

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, № 3. P. 315–331.

Zhang X., Li Q., Zhu A., Liang W., Zhang J., Steinberger Y. Effects of tillage and residue management on soil nematode communities in North China // *Ecological Indicators*. 2012. Vol. 13. P. 75–81.

Поступила в редакцию 15.05.2013

## References

Fedorets N. G., Medvedeva M. V. Jekologo-mikrobiologicheskaja ocenka sostojanija pochv goroda Petrozavodska [Eco-microbiological assessment of soils state in city of Petrozavodsk]. Petrozavodsk: Karel'skij nauchnyj centr RAN. 2005. 96 s.

Gruzdeva L. I. Fauna pochvoobitajushih nematod sosnjaka skal'nogo [Fauna of soil nematodes of rocky pinery]. *Hortus Botanicus*. Petrozavodsk: PetrGU, 2001a. № 1. S. 66–68.

Gruzdeva L. I. Fauna pochvoobitajushih nematod v estestvennyh i transformirovannyh biocenozah Karelii [Soil nematode fauna of natural and transformed biocenoses in Karelia]. *Jekologo-parazitologicheskie issledovanija zhivotnyh i rastenij evropejskogo Severa [Ecological and parasitological studies of animals and plants of European North]*. Petrozavodsk: Karel'skij nauchnyj centr RAN. 2001b. S. 64–68.

Gruzdeva L. I., Kovalenko T. E., Matveeva E. M. Pochvennye nematody kak komponent materikovyh i ostrovnyh jekosistem [Soil nematodes as a component of continental and island ecosystems]. *Trudy KarNC RAN. Serija Biologija. Biogeografija Karelii [Proceedings of KarRC RAS. Series «Biology». Biogeography of Karelia]*. Petrozavodsk: KarNC RAN. 2001. Vyp. 2. S. 110–118.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M. Rasshirenie areala kartofel'noj cistoobrazujushhej nematody na Severo-Zapade Rossii [Spreading of potato cyst-forming nematode in North-West Russia]. *Trudy Centra parazitologii [Proceedings of Parasitology Centre]*. T. XLVI: Bioraz-

noobrazie i jekologija parazitov. Moscow: Nauka, 2010. S. 71–80.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E. Fauna nematod lugovyh cenozov ostrovov Belogo morja, Onezhskogo i Ladozhskogo ozer [Nematode fauna of meadow cenoses in islands of White Sea, Lakes One-go and Ladoga]. *Trudy KarNC RAN. Serija Biologija. Biogeografija Karelii [Proceedings of KarRC RAS. Series «Biology». Biogeography of Karelia]*. Petrozavodsk: KarNC RAN. 2005. Vyp. 7. S. 45–53.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E., Sushhuk A. A. Nematody kak indikatory sostojanija i stepeni izmenenij pochvennoj jekosistemy v uslovijah severo-zapada Rossii [Nematodes as indicators of soil ecosystem state and level of change in North-West Russia]. *Uspehi sovremennoj biologii [Achievements of Modern Biology]*. 2010. T. 130, № 1. S. 100–112.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Sushhuk A. A. Raznoobrazie fauny nematod estestvennyh biocenozov Karelii [Diversity of nematode fauna in natural biocenoses of Karelia]. *Nematody estestvennyh i transformirovannyh jekosistem: sbornik nauchnyh statej [Nematodes of natural and transformed ecosystems. Collected scientific papers]*. Petrozavodsk: Karel'skij nauchnyj centr RAN. 2011a. S. 54–56.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Sushhuk A. A. Pochvennye nematody lesnyh soobshhestv na razlichnyh stadijah vosstanovlenija posle rubki [Soil nematodes of forest communities at different stages of recovery after clear-cutting]. *Nematody estestvennyh i trans-*

formirovannyh jekosistem: sbornik nauchnyh statej [Nematodes of natural and transformed ecosystems. Collected scientific papers]. Petrozavodsk: Karel'skij nauchnyj centr RAN. 2011b. S. 56–59.

Gruzdeva L. I., Sushchuk A. A. Vlijanie stepeni zarazhenosti pochvy kartofel'noj cistoobrazujushhej nematodoy na strukturu soobshhestv pochvennyh nematod [Effect of soil infection with potato cyst-forming nematodes on community structure of soil-inhabiting nematodes]. *Parazitologija*. 2008. T. 42, № 6. S. 510–516.

Gruzdeva L. I., Sushchuk A. A. Tendencii vosstanovlenija soobshhestv nematod posle degradacii pochvennogo pokrova [Tendencies of nematode communities to recover after soil cover degradation]. *Izvestija RAN. Serija Biologicheskaja [Proceedings of RAS. Series «Biology»]*. 2010. № 6. S. 750–755.

Kir'janova E. S., Krall' Je. L. Paraziticheskie nematody rastenij i metody bor'by s nimi [Plant-parasitic nematodes and their management]. Tom 1. Leningrad: Nauka, 1969. 443 s.

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I., Kovalenko T. E. Struktura soobshhestv pochvennyh nematod pri zarazhenii polej kartofel'noj cistoobrazujushhej nematodoy [Community structure of soil nematodes in fields infected with potato cyst-forming nematode]. *Materialy mezhd. konf. «Problemy sovremennoj parazitologii» i III sjezda Parazitologicheskogo obshhestva pri RAN [Proceedings of international conference «Problems of modern parasitology» and III Congress of Parasitological Society of RAS]*. St. Petersburg, 2003, T. II. S. 13–15.

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I., Kovalenko T. E., Ieshko E. P. Pochvennye nematody kak indikator industrial'nogo zagryaznenija [Soil nematodes as indicators of industrial pollution]. *Jekologo-parazitologicheskie issledovanija zhivotnyh i rastenij Evropejskogo Severa [Ecological and parasitological studies of animals and plants of European North]*. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2001. S. 69–77.

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I., Kovalenko T. E., Sushchuk A. A. Pochvennye nematody kak bioindikator tehnogenogo zagryaznenija taezhnyh jekosistem [Soil nematodes as bioindicators of technogenic pollution of taiga ecosystems]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN [Proceedings of KarRC RAS]*. Petrozavodsk. 2008. Vyp. 14. S. 63–75.

Sushchuk A. A., Gruzdeva L. I. Vlijanie tehnogenogo zagryaznenija promyshlennyh centrov Karelii na soobshhestva pochvennyh nematod [Effect of anthropogenic pollution of Karelian industrial centres on soil nematode communities]. *Izvestija PGPU im. V. G. Belinskogo [Proceedings of V. G. Belinskii PSPU]*. 2011. № 25. S. 441–448.

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

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

Chen G., Qin J., Shi D., Zhang Y., Ji W. 2009. Diversity of soil nematodes in areas polluted with heavy metals and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in Lanzhou, China. *Environmental Management*. Vol. 44. P. 163–172.

DuPont S. T., Ferris H., Van Horn M. 2009. Effects of cover crop quality and quantity on nematode-based soil food webs and nutrient cycling. *Applied Soil Ecology*. Vol. 41. P. 157–167.

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

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

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

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

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. Past: paleontological statistics software package for educational and data analysis. *Paleontological Electronica*. 4 (1). 9 p. ([http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)).

Neher D. A., Wu J., Barbercheck M. E., Anas O. 2005. Ecosystem type affects interpretation of soil nematode community measures. *Applied Soil Ecology*. Vol. 30. Issue 1. P. 47–64.

Pavao-Zuckerman M. A., Coleman D. C. 2007. Urbanization alters the functional composition, but not taxonomic diversity, of the soil nematode community. *Applied Soil Ecology*. Vol. 35. P. 329–339.

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

Rossouw J., van Rensburg L., Claassens S., van Rensburg P. J., Jansen. 2008. Nematodes as indicators of ecosystem development during platinum mine tailings reclamation. *The Environmentalist*. Vol. 28. Issue 2. P. 99–107.

Shao Y., Zhang W., Shen J., Zhou L., Xia H., Shu W., Ferris H., Fu S. 2008. Nematodes as indicators of soil recovery in tailings of a lead/zinc mine. *Soil Biology and Biochemistry*. Vol. 40. Issue 8. P. 2040–2046.

Sohlenius B., Sandor A. 1987. Vertical distribution of nematodes in arable soil under grass (*Festuca pratensis*) and barley (*Hordeum distichum*). *Biology and Fertility of Soils*. Vol. 3. P. 19–25.

Sohlenius B. 2002. Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil. *Applied Soil Ecology*. Vol. 10. P. 261–277.

Sohlenius B., Boström S., Viketoft M. 2011. Effects of plant species and plant diversity on soil nematodes – a field experiment on grassland run for seven years. *Nematology*. Vol. 13 (1). P. 115–131.

Tomar V. V. S., Ahmad W. 2009. Food web diagnostics and functional diversity of soil inhabiting nematodes in a natural woodland. *Helminthologia*. Vol. 46, Issue 3. P. 183–189.

Viketoft M. 2008. Effects of six grassland plant species on soil nematodes: a glasshouse experiment. *Soil Biology and Biochemistry*. Vol. 40. P. 906–915.

Viketoft M., Sohlenius B. 2011. Soil nematode populations in a grassland plant diversity experiment run for seven years. *Applied Soil Ecology*. Vol. 48. P. 174–184.

Wardle D. A., Yeates G. W., Williamson W., Bonner K. I. 2003. The response of a three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups. *Oikos*. Vol. 102. P. 45–56.

Wasilewska L. 1979. The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agroecosystems. *Polish Ecological Studies*. Vol. 5. P. 97–145.

Wasilewska L. 1989. Impact of human activities on nematode communities in terrestrial ecosystems. *Ecology of arable land – perspectives and challenges*.

Clarholm M., Bergström L. (eds.). Kluwer Academic Publishers. P. 123–132.

Yeates G. W. 1994. Modification and qualification of the nematode maturity index. *Pedobiologia*. Vol. 38. P. 97–101.

Yeates G. W., Bongers T. 1999. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, ecosystems and environment*. Vol. 74. P. 113–135.

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

Zhang X., Li Q., Zhu A., Liang W., Zhang J., Steinberger Y. 2012. Effects of tillage and residue management on soil nematode communities in North China. *Ecological Indicators*. Vol. 13. P. 75–81.

Received May 15, 2013

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Матвеева Елизавета Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
тел.: (8142) 783622, 769810  
эл. почта: matveeva@krc.karelia.ru

### Сушук Анна Алексеевна

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
тел.: (8142) 762706, 769810  
эл. почта: anna\_sushchuk@mail.ru

### Калинкина Дарья Сергеевна

аспирант  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
тел.: (8142) 762706, 769810  
эл. почта: dania\_22@mail.ru

## CONTRIBUTORS:

### Matveeva, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
tel.: (8142) 783622, 769810  
e-mail: matveeva@krc.karelia.ru

### Sushchuk, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
tel.: (814 2) 762706, 769810  
e-mail: anna\_sushchuk@mail.ru

### Kalinkina, Darya

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
tel.: (814 2) 762706, 769810  
e-mail: dania\_22@mail.ru