

УДК 631.467.2 (1–751.1) (470.22)

ПОЧВЕННЫЕ НЕМАТОДЫ ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗОВ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

На особо охраняемых природных территориях Республики Карелия изучены сообщества почвенных нематод хвойных и лиственных лесных биоценозов с учетом их широтного положения. Для оценки сообществ нематод использованы следующие параметры: таксономическое разнообразие, плотность популяций, эколого-трофическая структура и эколого-популяционные индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть. Результаты исследования показали, что липняки имеют высокое, а сосняки – самое низкое таксономическое разнообразие нематод. Выявлено преобладание бактериотрофов, микотрофов и нематод, ассоциированных с растениями, в почве всех типов лесных биоценозов. Рассмотренные эколого-популяционные индексы (SI, EI) позволяют оценить почвенные экосистемы исследованных лесных биоценозов как ненарушенные со сложными трофическими сетями и умеренным уровнем обогащения почв органикой, за исключением северотаежных лесов заповедника «Костомукшский», где отмечены низкие значения индекса структурирования, свидетельствующие о воздействии неблагоприятных факторов среды на почвенную экосистему. Установлено, что особенности северных широколиственных лесов по сравнению с более южными определяются, главным образом, разнообразием и относительным обилием нематод – паразитов растений. В статье впервые показана эффективность использования графического триангла, построенного на основе индексов, характеризующих трофическую сеть почв, который позволяет выявлять особенности сообществ почвенных нематод в зависимости от типа лесного биоценоза и локальных условий местообитаний.

Ключевые слова: почвенные нематоды; ООПТ; таксономическое разнообразие; плотность популяций; эколого-трофическая структура; эколого-популяционные индексы.

A. A. Sushchuk, E. M. Matveeva, D. S. Kalinkina. SOIL NEMATODES IN FOREST BIOCENOSSES OF PROTECTED AREAS IN REPUBLIC OF KARELIA

Soil nematode communities of coniferous and deciduous forests in protected areas of the Republic of Karelia were studied with regard to their latitudinal position. A series of parameters (taxonomic diversity, nematode population density, eco-trophic structure and ecological indices of soil food web) were used to assess the nematode communities. The highest nematode taxonomic diversity was observed in linden forests and the lowest one – in soils of pine forests. Bacterial-, fungal feeders and nematodes associated with plants dominated the soil nematode community structure in all types of forest biocoenoses. According to ecological indices of the food web (SI, EI), the soil ecosystems were assessed as undisturbed, with complex trophic linkages and a moderate level of soil organic

enrichment. One exception was northern taiga forests in Kostomukshsky Strict Nature Reserve, where low SI values indicated an impact of detrimental environmental factors on the soil ecosystems. It was found that the main distinction of northern deciduous forests from southerner ones is the diversity and relative abundance of plant parasitic nematodes. It was for the first time demonstrated here that the graphic triangle constructed from ecological indices of the food web can be effectively applied to identify the features of soil nematode communities specific to forest type and local habitat conditions.

Key words: soil nematodes; protected areas; taxonomic diversity; population density; eco-trophic structure; ecological indices.

Введение

Нематоды (круглые черви) представляют одну из наиболее многочисленных и разнообразных групп организмов, обитающих в почве. Использование нематод в качестве биологических индикаторов различных видов трансформации почвенных экосистем широко обсуждается в мировой литературе. Значительно меньшее число публикаций посвящено изучению особенностей сообществ нематод естественных биоценозов и вопросу широтного распределения группы. Известно, что климат и связанный с ним тип растительности оказывают значительное влияние на сообщества почвообитающих нематод [Nielsen et al., 2014]. Исследования нематод лесных биоценозов были выполнены несколько десятилетий назад, но полученные результаты и в настоящее время представляют большой интерес [Boag, 1974; Magnusson, 1983; Ruess, 1995; Alpei, 1998; Sohlenius, Bostrom, 2001]. Для территории Республики Карелия описана фауна почвообитающих нематод лесов заповедника «Кивач» [Груздева и др., 2006], сосняков ботанического сада Петрозаводского государственного университета [Груздева, 2001], биоценозов национального парка «Паанаярви» [Груздева и др., 2011].

Роль широтного градиента в формировании особенностей фауны почвенных нематод была проанализирована на основе полевых данных и теоретических обзоров, как в глобальном [Procter, 1984; Boag, Yeates, 1998; Nielsen et al., 2014; Kerfahi et al., 2016], так и региональном [Neher et al., 1998; Sohlenius, Bostrom, 1999] масштабе. Является общепризнанным, что разнообразие видов наземных организмов часто достигает максимума вблизи экватора и снижается к полюсам [Одум, 1975]. Имеются данные, демонстрирующие аналогичные широтные градиенты и для почвенных нематод [Nielsen et al., 2014]. Но закономерности, применимые к типичным наземным организмам, значительно менее характерны для первичных педобионтов [Чернов, 1975]. Существует ряд

работ, согласно которым нематоды почв проявляют тенденции, нехарактерные для большинства других групп организмов [Procter, 1984; Boag, Yeates, 1998; Kerfahi et al., 2016]. В связи с этим удобным полигоном для выявления зонально-географических закономерностей распределения почвенных организмов является вытянутая в широтном направлении территория Республики Карелия.

Усиливающаяся в настоящее время антропогенная трансформация экосистем приводит к постоянному сокращению естественных мест обитания живых организмов, в связи с чем дополнительную актуальность приобретает изучение ненарушенных биоценозов на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) как потенциальных эталонных участков для мониторинга условий обитания организмов и выявления закономерностей их широтного распространения.

Целью данной работы является анализ различных характеристик сообществ почвенных нематод лесных биоценозов на ООПТ в зависимости от особенностей растительного покрова и широтного положения биоценозов.

Материалы и методы

Исследования разнообразия фауны и структуры сообществ почвенных нематод лесных (сосняки, ельники, липняки) биоценозов Республики Карелия (РК) выполнены на территории заповедников «Костомукшский» (64°33' с. ш., 30°13' в. д.) и «Кивач» (62°15' с. ш., 33°58' в. д.), национального парка «Паанаярви» (66°12' с. ш., 30°37' в. д.), ботанического сада Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ) (61°50' с. ш., 34°23' в. д.), природного заказника «Кижский» (Кижские шхеры) (62°06' с. ш., 35°17' в. д.), природного парка «Валаамский архипелаг» (61°24' с. ш., 31°03' в. д.) и проектируемого природного парка «Ладожские шхеры» (61°39' с. ш., 30°50' в. д.). В качестве сравнения рассмотрены материалы по заповедникам, расположенным в Московской и Курской

областях: Приокско-Террасный (54°54' с. ш., 37°34' в. д.) и Центрально-Черноземный (51°31' с. ш., 36°16' в. д.) заповедники, ПТЗ и ЦЧЗ соответственно (рис. 1).

Мониторинговые исследования сообществ почвенных нематод на территории Республики Карелия проводились с 2001 по 2014 г. Отбор почвенных образцов выполняли в июле, наиболее оптимальном периоде для нематологических исследований (плотность популяций нематод более стабильна, без подъемов численности, приуроченных к началу и концу вегетационного сезона) [Кудрин, 2012]. Полученный материал лег в основу базы данных по нематодам почв лесных биоценозов региона. Отбор почвенных проб, выделение и фиксацию нематод выполняли по единым методикам. Почву отбирали методом множественных уколов на пробных площадках с использованием бура (d = 2 см). Нематод выделяли из почвы (навеска 30 г) модифицированным методом Бермана. Фиксацию материала производили при помощи ТАФ (триэтаноламин, формалин и вода в соотношении 2:7:91) [van Bezooijen,

2006]. Нематод помещали на временные глицериновые микропрепараты и определяли их систематическую принадлежность до уровня рода. Из одного почвенного образца идентифицировали не менее 300 особей. Каждый таксон нематод относили к одной из эколого-трофических групп: бактериотрофам (Б), микотрофам (М), политрофам (П), хищникам (Х), паразитам растений (Пр) и нематодам, ассоциированным с растением (Асп) [Yeates et al., 1993].

Для оценки состояния сообществ нематод и особенностей функционирования почвенных экосистем были использованы следующие параметры: плотность популяций (численность) нематод (экз./100 г почвы); таксономическое разнообразие (число родов); индекс разнообразия Шеннона H' ; эколого-трофическая структура сообществ; индекс зрелости сообществ нематод ΣMI [Bongers, 1990]; индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть (индекс структурирования SI и индекс обогащения EI почвенной трофической сети, индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве CI) [Ferris et al., 2001].

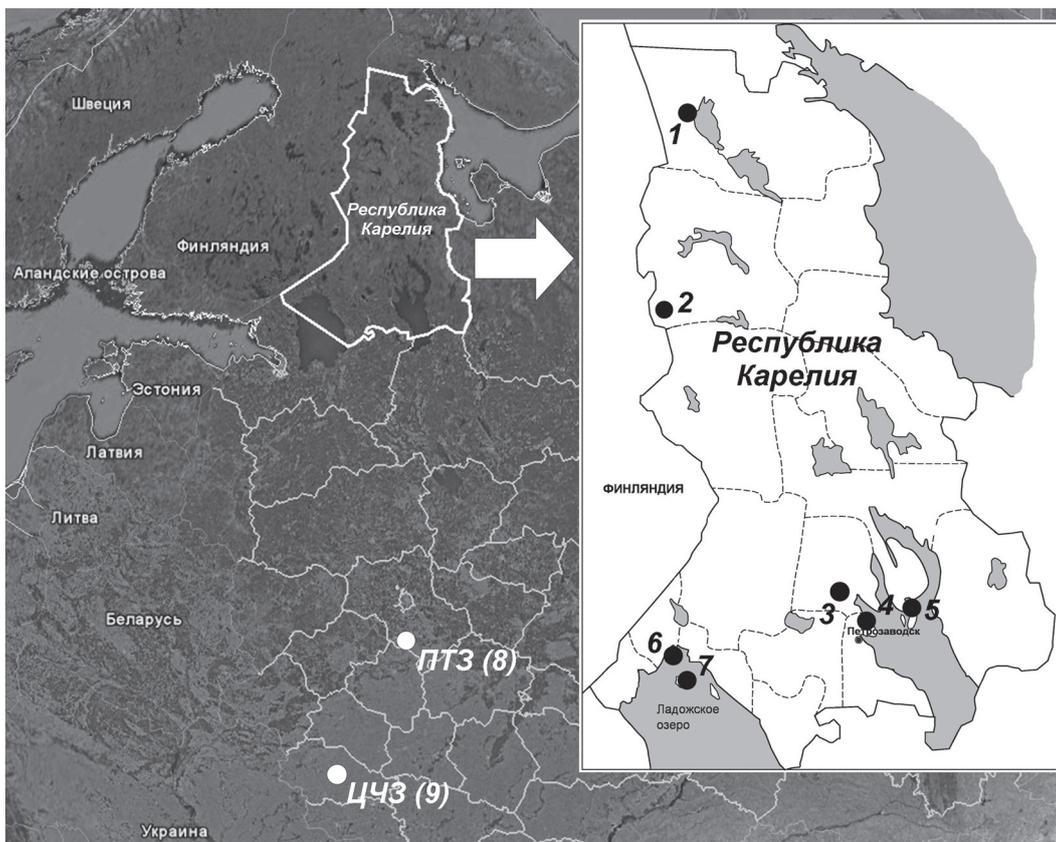


Рис. 1. Карта района исследования (места отбора почвенных проб):

1 – национальный парк «Паанаярви», 2 – заповедник «Костомукшский», 3 – заповедник «Кивач», 4 – ботанический сад ПетрГУ, 5 – природный заказник «Кижский» (Кижские шхеры), 6 – проектируемый природный парк «Ладжские шхеры», 7 – природный парк «Валаамский архипелаг», ПТЗ (8) – Приокско-Террасный заповедник, ЦЧЗ (9) – Центрально-Черноземный заповедник

Индекс ΣMI используется как индикатор нарушений почвенных экосистем, включая сукцессии сообществ нематод при восстановлении почв после нарушений. Этот индекс определяется на основе состава и соотношения таксонов нематод с различными экологическими особенностями, которые связаны с их морфологией, биологией и экологией и выражены в значениях, присвоенных каждому таксону по $c-p$ -шкале Бонгерса [Bongers, 1990]: от колонизаторов ($c - p = 1$), устойчивых к неблагоприятным условиям существования, с быстрыми темпами размножения, до персистеров ($c - p = 5$), чувствительных к действию факторов окружающей среды и имеющих характеристики, противоположные таковым у колонизаторов.

Индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть, рассчитаны с помощью формул, предложенных Феррисом с соавт. [Ferris et al., 2001]. Индекс EI (enrichment index) основан на чувствительности функциональных комплексов нематод, не связанных с растениями, к возрастанию доступности пищевых ресурсов и характеризует обогащение почвы органикой. При его определении учитываются бактериотрофы и микотрофы с $c - p = 1$ и 2 соответственно, т. е. группы, связанные в своей трофике с активностью первичных потребителей детрита. Индекс SI (structure index) вычисляется на основе функциональных комплексов нематод с высокими значениями (3–5) по $c-p$ -шкале (B_{3-5} , M_{3-5} , P_{4-5} , X_{3-5}) и отражает увеличение числа трофических связей в экосистеме, степень зрелости почвенной трофической сети, сложность и стабильность среды обитания в целом. Индекс CI (channel index) показывает преобладающий путь разложения органического вещества в почвенной экосистеме – с участием бактерий или почвенных грибов – и рассчитывается на основе численности нематод-бактериотрофов и микотрофов в сообществе. Низкие CI значения свидетельствуют об активном участии бактерий в разложении органики, высокие – о преобладании грибов в данном процессе.

Для определения статистически значимых различий между исследованными показателями использовали непараметрический тест (критерий Манна – Уитни). Различия между группами считали достоверными при $p < 0,05$. Для выявления различий между локальными сообществами почвенных нематод лесных биоценозов проводили построение графического триангла на основе эколого-популяционных индексов, характеризующих трофическую сеть почв (EI , SI , CI). Расчеты были выполнены с помощью программы PAST 1.68 [Hammer et al., 2001].

Для выполнения исследования использовали оборудование (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

Анализ различных характеристик сообществ почвенных нематод в зависимости от особенностей растительного покрова

Фауна почвенных нематод в лесных биоценозах ООПТ Республики Карелия представлена 77 таксонами нематод, около 50 % из которых (38 таксонов) являются общими для всех исследованных биотопов. Главным образом это бактериотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями (табл. 1). Сходство нематодофауны заповедников, расположенных южнее, с фауной Карелии меньше: только 19 таксонов являются общими, а 11 – специфичными. Более южные естественные леса (ПТЗ, ЦЧЗ) отличались наличием родов нематод – паразитов растений, которые на территории Республики Карелия пока не обнаружены (*Xiphinema*) или редки (*Pratylenchoides*, *Paratrichodoros*).

Анализ таксономического разнообразия нематод показал, что липняки выделялись наибольшим числом выявленных таксонов (40 родов) и высоким значением индекса Шеннона ($H' = 4,1$). Наименьшие значения количества таксонов нематод отмечены для сосняков (24 рода, $H' = 3,4$). Плотность популяций почвенных нематод в ельниках и липняках имела сходные значения (~5200–5300 экз./100 г почвы), в сосняках – снижалась (3400 экз.) (табл. 2). Относительно лиственных лесов полученные данные хорошо согласуются с литературными сведениями. Известно, что разнообразие фауны и общая численность почвенных нематод выше в лиственных лесах, чем в хвойных [Boag, 1974; Yeates, 2007; Renco et al., 2012]. Однако в лиственных лесах отмечено высокое варьирование численности нематод [Sohlenius, 1980]. При сравнении биоценозов с разными типами растительности (хвойные, широколиственные, влажные тропические леса, полярная пустыня, луг и др.) высказано предположение, что максимум видового богатства почвообитающих нематод приурочен к широколиственным лесам умеренного пояса [Boag, Yeates, 1998].

Изучение эколого-трофической структуры сообществ нематод выявило преобладание бактериотрофов, микотрофов и нематод,

Таблица 1. Список таксонов нематод, выявленных в почве лесных биоценозов на ООПТ Республики Карелия, в сравнении с другими регионами

Таксон	Трофическая группа	Присутствие/отсутствие таксона в биоценозе				
		Сосняк, РК, n=8	Ельник, РК, n=6	Липняк, РК, n=3	Липняк, ПТЗ, n=1	Дубняк, ЦЧЗ, n=1
<i>Acrobeles</i>	Б	-	-	+	-	+
<i>Acrobelloides</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Achromadora</i>	Б	+	-	+	-	+
<i>Alaimus</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Anaplectus</i>	Б	+	+	+	-	+
<i>Bastiana</i>	Б	+	+	+	+	-
<i>Bunonema</i>	Б	+	+	-	-	-
<i>Cephalobus</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Ceratoplectus</i>	Б	+	+	+	-	+
<i>Cervidellus</i>	Б	+	+	+	-	+
<i>Chiloplacus</i>	Б	+	+	+	-	+
<i>Cylindrolaimus</i>	Б	-	+	+	-	+
<i>Diplogaster</i>	Б	-	-	-	+	-
<i>Diplogasteritus</i>	Б	-	-	+	-	-
<i>Eucephalobus</i>	Б	+	-	-	+	+
<i>Eumonhystera</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Heterocephalobus</i>	Б	+	+	+	+	-
<i>Ironus</i>	Б	-	+	-	-	-
<i>Mesodiplogaster</i>	Б	+	-	-	-	-
<i>Mesorhabditis</i>	Б	-	-	+	+	+
<i>Metateratocephalus</i>	Б	+	+	+	+	-
<i>Monhystera</i>	Б	+	-	-	+	+
<i>Monhystrella</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Odontolaimus</i>	Б	-	+	+	-	+
<i>Oncholaimus</i>	Б	+	-	-	-	-
<i>Panagrolaimus</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Paramphidelus</i>	Б	+	+	-	-	+
<i>Pelodera</i>	Б	-	-	+	-	-
<i>Plectus</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Prismatolaimus</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Prodesmodora</i>	Б	+	+	+	-	-
<i>Protorhabditis</i>	Б	+	-	-	+	+
<i>Punctodora</i>	Б	-	-	-	-	+
<i>Rhabditis</i>	Б	+	+	+	+	-
<i>Teratocephalus</i>	Б	+	+	+	+	+
<i>Wilsonema</i>	Б	+	+	+	-	+
Cephalobidae	Б	-	-	-	-	+
Chromadoridae	Б	+	+	-	-	-
Diplogasteridae	Б	-	+	-	-	-
<i>Aphelenchoides</i>	М	+	+	+	+	+
<i>Aphelenchus</i>	М	+	+	+	-	+
<i>Deladenus</i>	М	-	+	-	-	-
<i>Ditylenchus</i>	М	+	+	+	-	+
<i>Diphtherophora</i>	М	-	+	+	+	+
<i>Doryllium</i>	М	-	-	-	+	-
<i>Tylencholaimus</i>	М	+	+	+	+	-
<i>Aporcelaimellus</i>	П	-	+	+	+	+
<i>Dorylaimus</i>	П	+	-	-	-	+
<i>Ecumenicus</i>	П	-	+	-	-	-

Окончание табл. 1

Таксон	Трофическая группа	Присутствие/отсутствие таксона в биоценозе				
		Сосняк, РК, n=8	Ельник, РК, n=6	Липняк, РК, n=3	Липняк, ПТЗ, n=1	Дубняк, ЦЧЗ, n=1
<i>Eudorylaimus</i>	П	+	+	+	+	+
<i>Laimydorus</i>	П	-	+	-	-	+
<i>Mesodorylaimus</i>	П	-	+	+	-	+
<i>Prodorylaimium</i>	П	-	-	+	-	-
<i>Dorylaimida</i>	П	-	-	-	+	-
<i>Clarkus</i>	Х	+	+	+	+	+
<i>Discolaimus</i>	Х	-	+	-	-	+
<i>Iotonchus</i>	Х	-	-	+	-	-
<i>Mononchus</i>	Х	-	-	-	+	-
<i>Mylonchulus</i>	Х	-	+	+	+	+
<i>Prionchulus</i>	Х	+	+	-	-	-
<i>Tobrilus</i>	Х	+	+	-	-	-
<i>Trischistoma</i>	Х	+	+	+	-	-
<i>Tripyla</i>	Х	+	+	+	+	-
Tripylidae	Х	-	+	-	-	-
<i>Aglenchus</i>	Аср	+	+	+	+	+
<i>Boleodorus</i>	Аср	-	-	-	-	+
<i>Coslenchus</i>	Аср	+	+	+	+	+
<i>Filenchus</i>	Аср	+	+	+	+	+
<i>Lelenchus</i>	Аср	+	+	+	+	+
<i>Malenchus</i>	Аср	+	+	+	+	+
<i>Tylenchus</i>	Аср	+	+	+	-	-
Tylenchidae	Аср	+	+	+	+	+
<i>Steinernema</i>	Пб	-	+	+	-	-
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	Пр	+	+	-	-	-
<i>Geocenamus</i>	Пр	+	-	-	-	-
<i>Ecphyadophora</i>	Пр	-	+	-	-	-
<i>Helicotylenchus</i>	Пр	+	+	+	-	+
<i>Heterodera</i>	Пр	+	+	+	-	-
<i>Paratrichodorus</i>	Пр	-	-	-	+	-
<i>Paratylenchus</i> sp.	Пр	-	-	+	+	+
<i>Paratylenchus straeleni</i>	Пр	+	+	+	-	-
<i>Pratylenchoides</i>	Пр	-	-	-	-	+
<i>Pratylenchus</i>	Пр	+	+	-	-	-
<i>Punctodera</i>	Пр	-	-	-	+	-
<i>Tylenchorhynchus</i>	Пр	+	+	+	+	+
<i>Xiphinema</i>	Пр	-	-	-	-	+
Criconematidae	Пр	-	+	+	+	-
Nematoda		+	-	-	+	-
88 таксонов		54	61	54	41	49

Примечание. Б – бактериотрофы, М – микотрофы, П – политрофы, Х – хищники, Пр – паразиты растений, Аср – нематоды, ассоциированные с растением, Пб – паразиты беспозвоночных, личинки обитают в почве. РК – Республика Карелия, ПТЗ – Приокско-Тerrasный заповедник, ЦЧЗ – Центрально-Черноземный заповедник.

ассоциированных с растениями, в почве всех типов лесных биоценозов. Наименьшая доля в структуре сообществ отмечена для фитопаразитических нематод. Такое соотношение эколого-трофических групп в сообществах почвенных нематод характерно для лесных экосистем в целом [Magnusson, 1983; Ruess,

1995; Sohlenius, Bostrom, 2001; Hanel, 2010]. Статистические различия относительного обилия трофических групп между разнотипными биоценозами показаны для бактериотрофов (высокие значения отмечены в сосняках), хищников (низкие значения в сосняках по сравнению с липняками) и нематод, ассоциированных

Таблица 2. Параметры, характеризующие разнообразие фауны и эколого-трофическую структуру сообществ почвенных нематод лесных биоценозов на ООПТ Республики Карелия

Параметр	Сосняк, <i>n</i> =8	Ельник, <i>n</i> =6	Липняк, <i>n</i> =3
Численность и таксономическое разнообразие			
Общая численность нематод, экз./100 г почвы	3406 ± 809 ^a	5214 ± 1369 ^a	5312 ± 2232 ^a
Среднее число родов нематод	24 ± 2,2 ^a	30 ± 3,4 ^{ab}	40 ± 0,9 ^b
Среднее число родов Пр	1 ± 0,5 ^a	2 ± 0,8 ^{ab}	3 ± 0,3 ^b
<i>H'</i>	3,4 ± 0,1 ^a	3,7 ± 0,2 ^{ab}	4,1 ± 0,2 ^b
Эколого-трофические группы, %			
Б	49,1 ± 4,8 ^a	39,1 ± 3,2 ^b	35,2 ± 5,2 ^b
М	24,4 ± 4,0 ^a	19,9 ± 4,5 ^a	23,3 ± 5,6 ^a
П	10,1 ± 3,3 ^a	9,8 ± 2,3 ^a	14,1 ± 5,4 ^a
Х	1,9 ± 1,0 ^a	2,8 ± 1,1 ^{ab}	4,4 ± 0,6 ^b
Аср	13,5 ± 2,7 ^a	26,3 ± 2,9 ^b	20,6 ± 10,5 ^{ab}
Пр	1,1 ± 0,5 ^a	2,1 ± 0,8 ^a	2,3 ± 0,6 ^a
Эколого-популяционные индексы			
ΣMI	2,5 ± 0,1 ^a	2,6 ± 0,1 ^a	2,7 ± 0,1 ^a
<i>SI</i>	70,2 ± 5,2 ^a	74,8 ± 6,7 ^{ab}	87,2 ± 0,7 ^b
<i>EI</i>	31,4 ± 5,8 ^a	43,2 ± 8,9 ^a	42,2 ± 1,0 ^a
<i>CI</i>	65,3 ± 11,2 ^a	36,7 ± 12,3 ^{ab}	18,5 ± 5,6 ^b

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: *n* – число исследованных биоценозов; Б – бактериотрофы, М – микотрофы, П – политрофы, Х – хищные нематоды, Аср – нематоды, ассоциированные с растениями, Пр – паразиты растений; *H'* – индекс Шеннона, ΣMI – индекс зрелости сообществ нематод, *SI* – индекс структурирования, *EI* – индекс обогащения почвенной трофической сети, *CI* – индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве. Значения с различными буквенными обозначениями статистически различаются ($p < 0,05$).

с растениями (высокие значения в ельниках по сравнению с сосняками) (табл. 2). В некоторых работах описана отличная от указанной выше структура сообществ нематод лиственных лесов: например, преобладание бактериотрофов и паразитов растений в почве березняков [Renpo et al., 2012].

В лесных биоценозах выявлены высокие значения индексов ΣMI и *SI*, что свидетельствует о высокой зрелости сообществ почвенных нематод, ненарушенности почвенных экосистем и сложности почвенных трофических сетей (табл. 2). Индекс *EI* имеет средние значения, т. е. уровень обогащения почвы доступной органикой умеренный. Сосняки среди лесных биоценозов характеризуются более низкими значениями ΣMI и *EI*, однако различия статистически незначимы. Тип биоценоза определяет значения индекса преобладающего пути разложения органики в почве *CI*: высокие значения обнаружены в сосняках (активное участие почвенных грибов в разложении органики), в ельниках индекс снижается, в липняках имеет наименьшее значение, что указывает на доминирование бактерий в деструкции органики. Статистические различия по данному показателю выявлены только между сосняками и липняками (табл. 2). Причиной высоких показателей *CI* в хвойных лесах может быть накопление

в подстилке трудноразлагаемых растительных остатков, трансформация которых осуществляется в основном грибами [Звягинцев и др., 2005]. С другой стороны, подстилка лиственных лесов имеет повышенное содержание элементов минерального питания, что обусловлено богатством лиственного опада азотом и зольными элементами и более высокой интенсивностью его минерализации [Солодовников, 2015]. Таким образом, состав лесной подстилки благоприятствует развитию почвенных микроорганизмов и нематод, использующих их как объект питания, что, как следствие, находит отражение в значениях индекса *CI* исследованных липняков.

Использование графического триангла, построенного на основе индексов, характеризующих трофическую сеть почв (*EI*, *SI*, *CI*), позволило выявить особенности сообществ почвенных нематод, как между различными типами лесных биоценозов, так и в зависимости от локальных условий местообитаний (точки отбора проб). Широколиственные леса независимо от географического положения четко группируются по данным индексам. Хвойные леса делятся на две группы: первая сформирована сообществами нематод с высокими значениями индекса *CI* и низкими *EI*, вторая группа имеет сильно варьирующие значения *EI* и *CI* и, таким образом,

становится отчасти близка к широколиственным лесам, отчасти – к хвойным лесам первой группы. Большой размах значений индексов отмечен для ельников и сосняков заповедника «Кивач» (рис. 2), что обусловлено высокой мозаичностью напочвенного покрова [Крышень и др., 2006].

Изменение различных характеристик сообществ почвенных нематод в широтном градиенте

Выявлены особенности сообществ почвенных нематод в зависимости от широтного положения биоценозов в пределах РК. Северные заповедные ельники характеризуются самыми низкими показателями разнообразия фауны и численности нематод. По мере продвижения в более южные районы республики наблюдается увеличение общей численности нематод, индекса разнообразия Шеннона, доли фитопаразитических нематод в сообществе, индексов структурирования *SI* и обогащения *EI*. С другой стороны, в широтном градиенте снижается

индекс *CI* (табл. 3). Это позволяет косвенно сделать вывод о значительной активности почвенных грибов в деструкции органики в почвенных экосистемах Севера. Для сосновых лесов четко выраженных географических закономерностей в изменении большинства нематологических параметров не выявлено. Однако для эколого-популяционных индексов показана тенденция увеличения индексов *SI*, *EI* и снижения индекса *CI* в направлении с севера на юг. Исследованные сосняки заповедной территории ботанического сада ПетрГУ относятся к скальным и отличаются от других биоценозов по ряду показателей – общей численности нематод, числу таксонов нематод, представленности паразитов растений, доле в сообществе нематод, трофически связанных с растениями (*Аср* и *Пр*) (табл. 4). Известно, что сосновые леса считаются азональными, т. е. они распределены от границы лесов к югу, пересекая рубежи широтных зон вплоть до подзоны южных степей. Распространение сосновых лесов определяется не столько зонально-географическими параметрами, сколько обусловлено

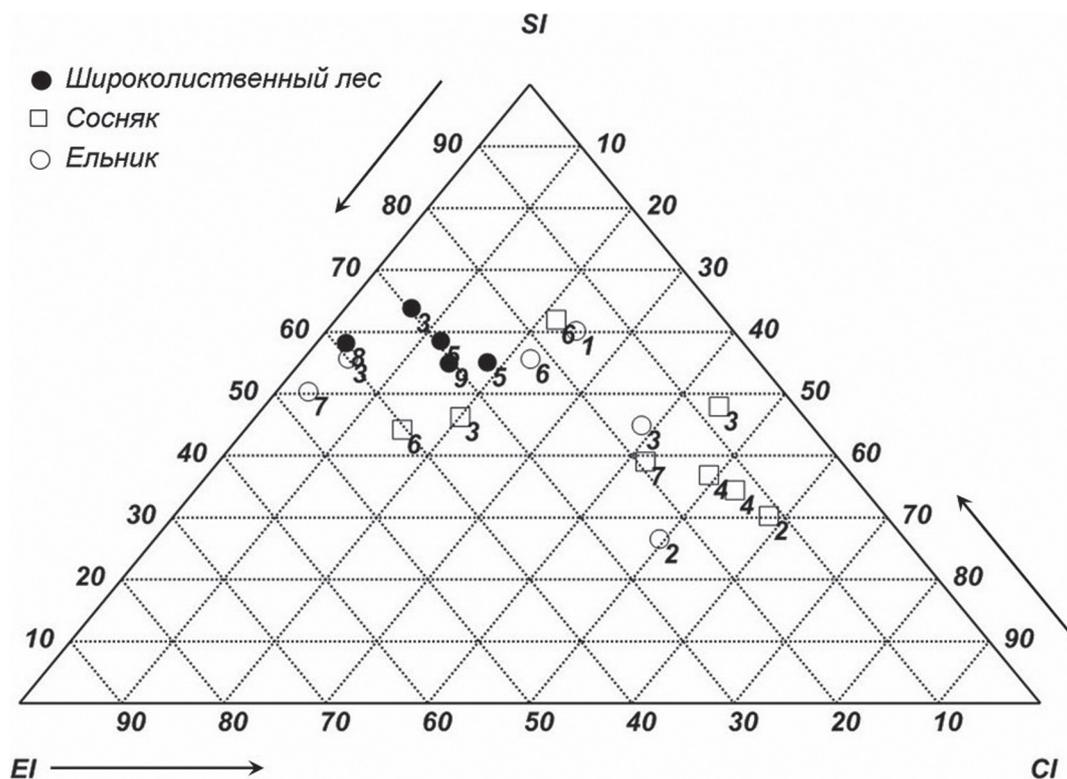


Рис. 2. Графический триангл, основанный на соотношении эколого-популяционных индексов сообществ почвенных нематод (индекс структурирования *SI*, индекс обогащения *EI* почвенной трофической сети, индекс преобладающего пути разложения органики в почве *CI*) лесных биоценозов разных типов на ООПТ Республики Карелия:

1 – национальный парк «Паанаярви», 2 – заповедник «Костомукшский», 3 – заповедник «Кивач», 4 – ботанический сад ПетрГУ, 5 – природный заказник «Кижский» (Кижские шхеры), 6 – проектируемый природный парк «Ладожские шхеры», 7 – природный парк «Валаамский архипелаг», 8 – Приокско-Тerrasный заповедник, 9 – Центрально-Черноземный заповедник

экологическими, главным образом топоэдафическими, условиями. Их распространение связано с песчаными, каменистыми, скелетными почвами. При этом обычно они сосредоточены на бедных почвах и кислых горных породах.

Кроме того, сосняки разных типов характеризуются низким разнообразием на флористическом уровне [Юрковская, 2014]. Вышеперечисленные особенности сосняков в совокупности могут объяснить отсутствие заметных трендов

Таблица 3. Параметры, характеризующие разнообразие фауны и эколого-трофическую структуру сообществ почвенных нематод еловых лесов ООПТ Республики Карелия

Параметр	Север Карелии*, n = 2	Кивач, n = 2	Акватория Ладожского озера**, n = 2
Численность и таксономическое разнообразие			
Общая численность нематод, экз./100 г почвы	2754	5913	9083
Среднее число родов нематод	24	36	29
Среднее число родов Пр	2	2	2
H'	3,1	4,0	3,8
Эколого-трофические группы, %			
Б	34,0	44,8	38,6
М	23,1	17,0	19,6
П	10,6	9,4	9,3
Х	0,1	5,0	3,3
Аср	31,0	21,3	26,6
Пр	1,2	2,5	2,6
Эколого-популяционные индексы			
ΣMI	2,4	2,7	2,5
SI	61,1	79,3	84,0
EI	29,9	44,6	55,1
CI	56,9	33,6	19,7

Примечание. *Объединены биотопы, исследованные на территории заповедника «Костомукшский» и национального парка «Паанаярви»; **объединены биотопы, исследованные на территории Ладожских шхер и Валаамского архипелага (здесь и в табл. 4).

Таблица 4. Параметры, характеризующие разнообразие фауны и эколого-трофическую структуру сообществ почвенных нематод сосновых лесов ООПТ Республики Карелия

Параметр	Костомукшский, n = 1	Кивач, n = 2	Бот. сад, n = 2	Акватория Ладожского озера**, n = 3
Численность и таксономическое разнообразие				
Общая численность нематод, экз./100 г почвы	1511	5745	1364	3839
Среднее число родов нематод	19	18	32	25
Среднее число родов Пр	1	0	3	1
H'	2,7	3,3	3,6	3,6
Эколого-трофические группы, %				
Б	58,0	55,9	46,2	43,4
М	23,2	16,4	22,0	31,7
П	5,8	18,1	3,2	10,7
Х	1,0	0,1	1,3	3,7
Аср	11,1	9,5	24,0	10,1
Пр	0,9	0,0	3,3	0,4
Эколого-популяционные индексы				
ΣMI	2,6	2,4	2,6	2,5
SI	46,2	81,4	63,9	74,9
EI	17,5	35,2	23,9	38,4
CI	88,9	56,3	91,2	46,2

Таблица 5. Параметры, характеризующие разнообразие фауны и эколого-трофическую структуру сообществ почвенных нематод широколиственных лесов ООПТ Республики Карелия в сравнении с другими регионами

Параметр	Кивач, <i>n</i> = 1	Кижские шхеры, <i>n</i> = 2	ПТЗ, <i>n</i> = 1	ЦЧЗ, <i>n</i> = 1
Численность и таксономическое разнообразие				
Общая численность нематод, экз./100 г почвы	897	7519	1134	1135
Среднее число родов нематод	38	41	41	49
Среднее число родов Пр	4	3	5	5
<i>H'</i>	3,6	4,3	4,8	4,5
Эколого-трофические группы, %				
Б	24,7	40,4	49,2	59,3
М	25,2	22,4	12,5	5,7
П	4,2	19,0	4,2	9,2
Х	3,6	4,9	5,2	2,7
Аср	40,1	10,9	18,3	12,2
Пр	2,1	2,4	10,5	10,8
Эколого-популяционные индексы				
ΣMI	2,7	2,6	2,7	2,7
<i>SI</i>	87,9	86,8	72,4	70,9
<i>EI</i>	40,9	42,8	48,4	39,3
<i>CI</i>	8,9	23,2	3,6	18,9

изменения исследованных нематологических параметров (численность, таксономическое разнообразие) в широтном градиенте.

Наименьшие значения индекса *SI* отмечены в хвойных лесах заповедника «Костомукшский» (рис. 2), что связано с отсутствием или низкой долей в структуре сообществ нематод, относящихся к К-стратегам (политрофы, хищники). Показатель свидетельствует об упрощении и нестабильности трофической сети, приуроченной к почвенным экосистемам, испытывающим воздействие неблагоприятных факторов среды (природных или антропогенных). Полученный результат, по-видимому, связан с отрицательными последствиями деятельности крупного промышленного предприятия, расположенного в регионе, – Костомукшского горно-обогатительного комбината.

Сопоставление биотопов с широколиственными лесами в широтном градиенте показало увеличение разнообразия фауны, относительного обилия нематод из трофической группы бактериотрофов и снижение микотрофов с севера на юг (табл. 5). Заповедники более южных регионов четко выделяются высокой долей нематод – паразитов растений в сообществе (10,5–10,8%), что нехарактерно для лесных биоценозов Карелии в целом (1,1–2,4%) (табл. 2, 5). Полученные результаты согласуются с данными крупномасштабного исследования сообществ нематод на примере разнотипных экосистем шести континентов [Nielsen et al., 2014], где было установлено, что

единственной трофической группой нематод, демонстрирующей связь с широтой местности, являются паразиты растений, которые имели большую численность в низких широтах по сравнению с высокими.

Широколиственные леса Карелии, рассмотренные в статье, включают материковые (Кивач) и островные (Кижские шхеры) липняки. В качестве особенностей островных биоценозов следует отметить высокую общую численность нематод и вклад политрофов в структуру сообществ нематод (табл. 5), что является отражением наличия более плодородных шунгитовых почв и островной изоляции.

Заключение

Исследование сообществ почвенных нематод лесных биоценозов на ООПТ позволило установить связь различных нематологических параметров с особенностями растительного покрова и выявить закономерности широтного распространения нематод. Результаты показали, что высоким таксономическим разнообразием нематод выделяются липняки, самым низким – сосняки. Однако таксономический состав оказался менее информативным по сравнению с другими параметрами, принятыми в нематологии и связанными с морфологией, биологией и экологией отдельных таксонов. Рассмотренные эколого-популяционные индексы позволили оценить почвенные экосистемы исследованных лесных биоценозов на ООПТ

как ненарушенные со сложными трофическими сетями и умеренным уровнем обогащения почв органикой, за исключением северотаежных лесов (ельник и сосняк) заповедника «Костомукшский», где отмечены низкие значения индекса структурирования, свидетельствующие об упрощении и нестабильности трофических сетей, приуроченных к почвенным экосистемам, испытывающим воздействие неблагоприятных факторов (природных или антропогенных). Кроме того, выявлено, что в естественных биоценозах индекс путей разложения органического вещества почвы *CI* связан с типом растительного покрова; на основе данного параметра четко разделяются хвойные (с преобладанием грибов в деструкции органики) и широколиственные (с доминированием бактерий) леса.

В ельниках на территории Республики Карелия с севера на юг показано увеличение численности нематод, разнообразия фауны, индексов *SI* и *EI*, снижение индекса *CI*. В сосновых лесах заметные тренды изменения исследованных нематологических параметров в широтном градиенте отсутствовали. В широколиственных лесах заповедников, расположенных в Московской и Курской областях, установлено увеличение обилия паразитов растений в эколого-трофической структуре сообществ нематод при их сопоставлении с таковыми в Карелии.

Впервые показана эффективность использования триангла, построенного на основе эколого-популяционных индексов, который позволяет разделять типы лесных биоценозов и выявлять особенности сообществ нематод в локальных местообитаниях.

Исследования были выполнены в рамках государственного задания (темы №№ 0221-2014-0004, 0221-2014-0030) и частично поддержаны РФФИ (№ 15-04-07675_a).

Литература

Груздева Л. И. Фауна почвообитающих нематод сосняка скального // *Hortus Botanicus*. 2001. Т. 1. С. 66–68.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е. Фауна почвенных нематод различных типов леса заповедника «Кивач» // *Труды КарНЦ РАН*. 2006. Вып. 10. С. 14–21.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Суцук А. А. Разнообразие фауны нематод естественных биоценозов Карелии // *Нематоды естественных и трансформированных экосистем*. Сб. науч. статей. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 54–56.

Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв: Учебник. М.: Изд-во МГУ, 2005. С. 163, 225.

Крышень А. М., Рудковская О. А., Преснухин Ю. В., Тимофеева В. В. Морфоструктура напочвенного покрова основных типов лесных сообществ заповедника «Кивач» (средняя тайга) // *Труды КарНЦ РАН*. 2006. Вып. 10. С. 54–62.

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. 20 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Солодовников А. Н. Показатели плодородия почв под лиственными и хвойными лесами в среднетаежной подзоне Северо-Запада России // *Современные проблемы науки и образования*. 2015. № 6. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=23221> (дата обращения: 13.02.2017).

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Юрковская Т. К. Широтные рубежи растительного покрова и экотоны вдоль Зеленого пояса Фенноскандии // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2014. № 6. С. 53–63.

Alphei J. Differences in soil nematode community structure of beech forests: Comparison between a mull and a moder soil // *Applied Soil Ecology*. 1998. Vol. 9. P. 9–15.

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

Boag B. Nematodes associated with forest and woodland trees in Scotland // *Annals of applied biology*. 1974. Vol. 77. P. 41–50.

Boag B., Yeates G. W. Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems // *Biodiversity and Conservation*. 1998. Vol. 7. P. 617–630.

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

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

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

Hanel L. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia // *Applied soil ecology*. 2010. Vol. 46. P. 355–371. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.10.005

Kerfahi D., Tripathi B. M., Porazinska D. L., Park J., Go R., Adams J. M. Do tropical rain forest soils have greater nematode diversity than High Arctic tundra? A metagenetic comparison of Malaysia and Svalbard // *Global Ecology and Biogeography*. 2016. Vol. 25. P. 716–728. doi: 10.1111/geb.12448

Magnusson C. Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover // *Holarctic Ecology*. 1983. Vol. 6, no. 2. P. 175–182.

Neher D. A., Easterling K. N., Fiscus D., Campbell C. L. Comparison of nematode communities in agricultural soils of North Carolina and Nebraska // *Ecological Applications*. 1998. Vol. 8. P. 213–223.

Nielsen U. N., Ayres E., Wall D. H., Li G., Bardgett R. D., Wu T., Garey J. R. Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23, no. 9. P. 968–978. doi: 10.1111/geb.12177

Procter D. L. C. Towards a biogeography of free-living soil nematodes. I. Changing species richness, diversity and densities with changing latitude // *Journal of Biogeography*. 1984. Vol. 11. P. 103–117.

Renco M., Cermak V., Cerevkova A. Composition of soil nematode communities in native birch forests in Central Europe // *Nematology*. 2012. Vol. 14, no. 1. P. 15–25. doi: 10.1163/138855411X575430

Ruess L. Nematode fauna in spruce forest soils: A qualitative/quantitative comparison // *Nematologica*. 1995. Vol. 41. P. 106–124.

Sohlenius B. Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems // *Oikos*. 1980. Vol. 34, no. 2. P. 186–194.

Sohlenius B., Bostrom S. Effects of climate change on soil factors and metazoan microfauna (nematodes, tardigrades and rotifers) in a Swedish tundra soil – a soil transplantation experiment // *Applied Soil Ecology*. 1999. Vol. 12. P. 113–128.

Sohlenius B., Bostrom S. Annual and long-term fluctuations of the nematode fauna in a Swedish Scots pine forest soil // *Pedobiologia*. 2001. Vol. 45. P. 408–429. doi: 10.1078/0031-4056-00096

Yeates G. W. Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils // *Canadian journal of forest research*. 2007. Vol. 37. P. 216–225. doi: 10.1139/X06-172

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.

Поступила в редакцию 28.11.2016

References

Chernov Ju. I. Prirodnaja zonal'nost' i zhivotnyj mir sushi [Natural zonation and terrestrial wild animals]. Moscow: Mysl', 1975. 222 p.

Gruzdeva L. I. Fauna pochvoobitajushchih nematod sosnjaka skal'nogo [Fauna of soil nematodes of a rocky pinery]. *Hortus Botanicus [Hortus Botanicus]*. 2001. Vol. 1. P. 66–68.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E. Fauna pochvennyh nematod razlichnyh tipov lesa zapovednika «Kivach» [Fauna of soil nematodes of different forest types in the Kivach Reserve]. *Trudy KarNC RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2006. Iss. 10. P. 14–21.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Sushchuk A. A. Raznoobrazie fauny nematod estestvennyh biocenozov Karelii [Diversity of nematode fauna in natural biocenoses of Karelia]. *Nematody estestvennyh i transformirovannyh jekosistem. Sb. nauch. statej [Nematodes of Natural and Transformed Ecosystems. Coll. of Scientific Papers]*. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2011. P. 54–56.

Jurkovskaja T. K. Shirotnye rubezhi rastitel'nogo pokrova i jekotony vdol' Zelenogo pojasa Fennoskandii [The latitudinal boundaries of the vegetation cover and the ecotones along the Green Belt of Fennoscandia]. *Trudy KarNC RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2014. No. 6. P. 53–63.

Kryshen' A. M., Rudkovskaja O. A., Presnushin Ju. V., Timofeeva V. V. Morfostruktura napochvennogo pokrova osnovnyh tipov lesnyh soobshchestv zapovednika "Kivach" (srednjaja tajga) [Ground cover morphostructure of major forest community types in the Kivach Strict Nature Reserve (middle taiga)]. *Trudy KarNC RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2006. Iss. 10. P. 54–62.

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]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Syktyvkar, 2012. 20 p.

Odum Ju. Osnovy jekologii [Fundamentals of ecology]. Moscow: Mir, 1975. 740 p.

Solodovnikov A. N. Pokazateli plodorodija pochv pod listvennymi i hvojnymi lesami v srednetaezhnoj podzone Severo-Zapada Rossii [Indicators of deciduous and coniferous forest soil fertility in the middle-taiga subzone of North-West Russia]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovanija [Modern Problems of Science and Education]*. 2015. No. 6. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=23221> (accessed: 13.02.2017).

Zvjagincev D. G., Bab'eva I. P., Zenova G. M. Biologija pochv: uchebnik [Soil biology]. Moscow: Izd-vo MGU, 2005. P. 163–225.

Alphei J. Differences in soil nematode community structure of beech forests: Comparison between a mull and a moder soil. *Applied Soil Ecology*. 1998. Vol. 9. P. 9–15.

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

Boag B. Nematodes associated with forest and woodland trees in Scotland. *Annals of applied biology*. 1974. Vol. 77. P. 41–50.

Boag B., Yeates G. W. Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems. *Biodiversity and Conservation*. 1998. Vol. 7. P. 617–630.

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

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

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

Hanel L. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia. *Applied soil ecology*. 2010. Vol. 46. P. 355–371. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.10.005

Kerfahi D., Tripathi B. M., Porazinska D. L., Park J., Go R., Adams J. M. Do tropical rain forest soils have greater nematode diversity than High Arctic tundra? A metagenetic comparison of Malaysia and Svalbard. *Global Ecology and Biogeography*. 2016. Vol. 25. P. 716–728. doi: 10.1111/geb.12448

Magnusson C. Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover. *Holarctic Ecology*. 1983. Vol. 6, no. 2. P. 175–182.

Neher D. A., Easterling K. N., Fiscus D., Campbell C. L. Comparison of nematode communities in agricultural soils of North Carolina and Nebraska. *Ecological Applications*. 1998. Vol. 8. P. 213–223.

Nielsen U. N., Ayres E., Wall D. H., Li G., Bardgett R. D., Wu T., Garey J. R. Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23, no. 9. P. 968–978. doi: 10.1111/geb.12177

Procter D. L. C. Towards a biogeography of free-living soil nematodes. I. Changing species richness,

diversity and densities with changing latitude. *Journal of Biogeography*. 1984. Vol. 11. P. 103–117.

Renčo M., Cermak V., Cerevkova A. Composition of soil nematode communities in native birch forests in Central Europe. *Nematology*. 2012. Vol. 14, no. 1. P. 15–25. doi: 10.1163/138855411X575430

Ruess L. Nematode fauna in spruce forest soils: A qualitative/quantitative comparison. *Nematologica*. 1995. Vol. 41. P. 106–124.

Sohlenius B. Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos*. 1980. Vol. 34, no. 2. P. 186–194.

Sohlenius B., Bostrom S. Effects of climate change on soil factors and metazoan microfauna (nematodes, tardigrades and rotifers) in a Swedish tundra soil – a soil transplantation experiment. *Applied Soil Ecology*. 1999. Vol. 12. P. 113–128.

Sohlenius B., Bostrom S. Annual and long-term fluctuations of the nematode fauna in a Swedish Scots pine forest soil. *Pedobiologia*. 2001. Vol. 45. P. 408–429. doi: 10.1078/0031-4056-00096

Yeates G. W. Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils. *Canadian journal of forest research*. 2007. Vol. 37. P. 216–225. doi: 10.1139/X06-172

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.

Received November 28, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

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

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

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:

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

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

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