

Изменяются ли сообщества почвенных нематод в результате интродукции и длительного культивирования древесных растений на территории Субарктики?

Д. С. КАЛИНКИНА, А. А. СУЩУК, Е. М. МАТВЕЕВА

Институт биологии – обособленное подразделение
Федерального исследовательского центра
“Карельский научный центр РАН” (ФИЦ КарНЦ РАН)
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: kalinkinads@gmail.com

Статья поступила 24.10.2023

После доработки 17.01.2024

Принята к печати 02.02.2024

АННОТАЦИЯ

Изучены сообщества почвенных нематод в подкроновых пространствах древесных растений, интродуцированных и длительное время культивируемых в ботаническом саду о. Большой Соловецкий (Архангельская область, Россия). В качестве контроля исследованы сообщества почвенных нематод естественных лесных биоценозов (сосняк, ельник, березняк). В результате проведенного исследования показано повышение общего таксономического разнообразия и численности нематод, а также доли паразитов растений в эколого-трофической структуре сообществ нематод в почве под интродуцированными деревьями по сравнению с естественными лесами. Примененные эколого-популяционные индексы (индекс структурирования SI, индекс обогащения EI) менялись разнонаправленно, поэтому не являлись эффективным инструментом при оценке последствий интродукции для почвенной экосистемы. В результате проведения корреляционного анализа была получена достоверная положительная связь между содержанием С и N в почве и группой паразитов растений, достоверная отрицательная связь между С : N и микротрофами, а также pH и таксономическим разнообразием нематод, бактериотрофами и EI. Впервые на территории России обнаружена энтомопатогенная нематода *Steinermetta affine* Bovien.

Ключевые слова: почвенные нематоды, древесные интродуценты, Субарктика, таксономическое разнообразие, структура сообществ, абиотические факторы.

ВВЕДЕНИЕ

Адвентизация флоры в последние десятилетия приобрела мировой масштаб в связи с глобальными климатическими процессами (потепление, трансграничный атмосферный перенос и т. д.) и возрастающим антропогенным воздействием на природные экосистемы.

Северные экосистемы Субарктики, характеризующиеся экстремальными природными условиями, медленным круговоротом веществ и энергии, переувлажненными и бедными почвами с низкой биологической продуктивностью, слабой устойчивостью и способностью к самовосстановлению, относятся к наибо-

лее уязвимым с точки зрения антропогенного вмешательства в закономерности их формирования и функционирования. Большое значение в обогащении флоры региона, а значит, и всех его экосистем имеет интродукция растений – их преднамеренное внесение в природу конкретной природной зоны и последующее культивирование.

Поскольку продуктивность и активность почвенной биоты в каждой географической зоне сбалансирована соответственно конкретным климатическим, эдафическим, ландшафтным и другим условиям, то любые их изменения заставляют почвенную биоту адаптироваться, использовать различные механизмы выживания в неблагоприятных условиях, таких как высокая продуктивность в течение короткого летнего периода или ограничение разнообразия и метаболизма [Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 2001; Мелехина, 2011; Лейрих, 2012]. Нематоды, как одна из наиболее многочисленных, эврибионтных, разнообразных по типам питания и быстро реагирующих на любые изменения в окружающей среде групп почвенных животных, широко используются в качестве индикаторов биологически и экологически значимых антропогенных нагрузок [Bongers, 1990, 2001; Ettema, Bongers, 1993; Wasilewska, 1997; Матвеева, Сущук, 2016; Юркевич и др., 2020]. В настоящее время сообщества почвенных нематод в биоценозах, заселенных различными травянистыми и древесными инвазивными растениями, достаточно активно изучаются исследователями по всему миру [van der Putten et al., 2005; Porazinska et al., 2007; Renco, Balezentiene, 2015; Lozzaro et al., 2018; Cerevkova et al., 2020; Renco et al., 2021].

Так, под влиянием растительных инвазий изменялась общая численность нематод и паразитов растений [Yeates, Williams, 2001, Morriën et al., 2012; Renco, Balezentiene, 2015; Cerevkova et al., 2020], разнообразие фауны [Renco, Balezentiene, 2015, Yeates, Williams, 2001] и происходила перестройка структуры их сообществ [Renco, Balezentiene, 2015; Cerevkova et al., 2020].

В то же время особенности фауны почвенных нематод в условиях интродукции и длительного культивирования растений характеризуются гораздо менее пристальным

вниманием в литературе. Имеются немногочисленные литературные данные, которые в некоторой степени касаются данного вопроса, на примере питомников древесных пород [Skwiercz, 2012; Chalanska, Labanowski, 2014], аgroценозов с плодово-ягодными культурами [Таболин, 2010; Pokharel et al., 2015], рекультивируемых ландшафтов с посадками лиственных и хвойных деревьев [Hanel, 2008; Zhao et al., 2021; Tu et al., 2022] и условий закрытого грунта в ботанических садах [Gubin, Sigareva, 2014].

В целом, экосистемы Субарктики и Арктики Европейского Севера в отношении почвенных нематод на сегодняшний день мало изучены. Имеются некоторые данные о фауне нематод островов Белого моря [Груздева, Коваленко, 2005], Республики Коми [Кудрин и др., 2019], Мурманской области (Россия), Финляндии и Норвегии [Сущук, Матвеева, 2014], Швеции [Sohlenius, Boström, 2001]. Вышеперечисленными исследованиями показано, что сообщества почвенных нематод в условиях северной тайги и тундры характеризуются доминированием таких эколого-трофических групп, как бактериотрофы, микотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, и практически полным отсутствием хищников и паразитов растений.

Исследования, проведенные авторами в ботанических садах на территории Республики Карелия и Мурманской области, показали, что в местах посадок растений-интродуцентов возрастает численность, относительное обилие и таксономическое разнообразие группы паразитов растений при сравнении с естественными лесными биоценозами [Калинкина и др., 2016, 2019; Сущук и др., 2016].

Учитывая изложенное выше, целью работы является выявление отличительных особенностей сообществ нематод в почве подкроновых пространств интродуцированных и длительное время культивируемых на территории Субарктики деревьев в сравнении с естественными лесными биоценозами. Дополнительный акцент будет сделан на нематодах, трофически связанных с растениями (паразиты растений и нематоды, ассоциированные с растениями), так как данные группы имеют наиболее тесную трофическую связь с растением и могут быть в большей степени подвержены влиянию дендроинтродукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования

Исследования выполнены в 2014 г. на территории Ботанического сада ФГУК “Соловецкий государственный историко-архитектурный и природный музей-заповедник”, который расположен на территории о. Большой Соловецкий ($65^{\circ}05'$ с. ш.; $35^{\circ}65'$ в. д.), в 160 километрах от Северного полярного круга (подзона северной тайги). Сад с трех сторон окружен холмами, поросшими естественными лесами, преимущественно ельниками черничными, которые надежно защищают насаждения от холодных ветров и формируют здесь более мягкий микроклимат. Рельеф характеризуется сильной расчлененностью и наличием моренных холмов и гряд [Игловский, 2007]. Территория сада находится под умеренно теплым и избыточно влажным климатом. Среднегодовая температура воздуха составляет $0,9^{\circ}\text{C}$. В среднем за год выпадает 547 мм осадков, что способствует такой высокой влажности воздуха. Теплый период (выше 0°C) длится 190 дней, период вегетации составляет 128 дней. [Болотов и др., 2007]. Коллекция растений-интродуцентов создавалась с 1822 года. На данный момент коллекция ботанического сада насчитывает 426 видов, из которых 96 видов деревьев [Фокина и др., 2002]. Почва данной территории подзолистая, среднемощная на валунных ледниковых отложениях. Район ботанического сада характеризуется довольно богатыми окультуренными почвами, гумусовый горизонт которых достигает 2–5 см, подзолистый – 15–20 см [Леонова, Фролова, 2018].

Отбор почвенных образцов проводился в июле 2014 г. в пределах подкронового пространства семи видов деревьев: пихта бальзамическая (*Abies balsamea* (L.) Mill.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Lebed.), лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.), сосна сибирская (кедровая) (*Pinus sibirica* DuTour), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.). Растительный покров и почвенные характеристики в подкроновом пространстве деревьев представлены в табл. 1 и 2.

Для подкроновых пространств исследованных древесных интродуцентов характерно на-

личие обильного опада из неразложившихся растительных остатков (хвоя, листва).

В качестве контроля были использованы зональные природные комплексы, которые на территории Соловецкого архипелага представлены естественными лесами, типичными для Крайнего Севера.

Сосняк лишайниковый (о. Большой Соловецкий, $64^{\circ}99'74,49''$ с. ш., $35^{\circ}70'82,75''$ в. д.) располагается на слабодренированных пологих склонах гряд, где распространены маломощные слабоподзолистые каменисто-песчаные почвы. Древостой сформирован низкорослой сосной (*Pinus sylvestris* L.), в подросте *Populus tremula* L. Кустарничковый ярус сформирован можжевельником (*Juniperus communis* L., *J. sibirica*). Лишайники рода *Cladina* доминируют в напочвенном покрове, также присутствуют лерхенфельдия извилистая (*Deshamptisia flexuosa* (L.) Trin), марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.) и др.

Ельник-черничник (о. Большой Соловецкий, $65^{\circ}03'11''$ с. ш., $35^{\circ}39'38''$ в. д.) с густым кустарниковым подлеском из рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L. и можжевельника обыкновенного. Напочвенный покров представлен черникой, лархенфельдией извилистой, голокучником трехраздельным (*Gymnoscarpium dryopteris* L.).

Березовое криволесье в сочетании с вороничной тундрой (о. Большой Заяцкий, $64^{\circ}58'13''$ с. ш., $35^{\circ}39'19''$ в. д.). В напочвенном покрове доминирует вороника гермафротитная (*Empetrum hermafroditum* Hagerup), также присутствует лишайники рода *Cladina* и в небольшом количестве марьянник луговой (*Melampyrum pratense*), лерхенфельдия извилистая.

Отбор и обработка почвенных образцов

Образцы почвы массой 30 г были отобраны в местах произрастания древесных интродуцентов в пределах их подкронового пространства, в естественных лесах – случайным образом из каждого биоценоза в пределах типичного однородного участка растительности (2×2 м) с использованием почвенного бура (диаметр 20 мм) на глубину 0–10 см в девяти повторностях. Каждый почвенный образец был помещен в пластиковый пакет с замком

Т а б л и ц а 1

Растительный покров подкроновых пространств древесных интродуцентов

№	Состав напочвенного покрова (ТКЯ, МЛЯ, подрост)	Дата посадки	ОПП, %
1	Клевер луговой <i>Trifolium pratense</i> L., герань лесная <i>Geranium sylvaticum</i> L., бодяк разнолистный <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill, седмичник европейский <i>Trientalis europaea</i> L., горошек лесной <i>Vicia sylvatica</i> L., виды семейства Poaceae	2008	15
2	Золотарник обыкновенный <i>Solidago virgaurea</i> L., горошек мышиный <i>Vicia cracca</i> L., черника <i>Vaccinium myrtillus</i> L., брусника <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., иван-чай узколистный <i>Chaméron angustifolium</i> L., виды семейства Poaceae. В подросте рябина <i>Sorbus</i> sp.	1935	30
3	Подорожник большой <i>Plantago major</i> L., одуванчик лекарственный <i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg, клевер луговой, осот полевой <i>Sonchus arvensis</i> L., тысячелистник обыкновенный <i>Achillea millefolium</i> L., виды семейства Poaceae. На прилегающей территории высажен бадан толстолистный <i>Bergenia crassifolia</i> L. Fritsch.	1935	60
4	Наперстянка крупноцветковая <i>Digitalis grandiflora</i> Mill., горошек посевной <i>Vicia sativa</i> L., черника, золотарник обыкновенный, виды семейства Poaceae. На прилегающей территории высажен бадан толстолистный	1981	70
5	Горошек посевной <i>Vicia sativa</i> L., герань лесная, хвощ полевой <i>Equisétum arvénse</i> L., седмичник европейский, виды семейства Poaceae	Конец XIX	20
6	Хвощ полевой, незабудка <i>Myosotis</i> sp., одуванчик лекарственный, зверобой пятнистый <i>Hypericum maculatum</i> Crantz, тысячелистник обыкновенный <i>Achillea millefolium</i> L., колокольчик круглолистный <i>Campanula rotundifolia</i> L., василистник узколистный <i>Thalictrum angustifolium</i> L., подорожник большой <i>Plantago major</i> L., манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> auct., виды семейства Poaceae	1989	50
7	Мятлик луговой <i>Poa pratensis</i> L., мятлик узколистный <i>Poa angustifolia</i> L., герань лесная, золотарник обыкновенный, горошек мышиный, кладония оленья <i>Cladina rangiferina</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.	1935	30

П р и м е ч а н и е. ОПП – общее проективное покрытие растительности; ТКЯ – травяно-кустарничковый ярус; МЛЯ – мохово-лишайниковый ярус. Здесь и в табл. 3–6: 1 – пихта бальзамическая, 2 – пихта сибирская, 3 – лиственница сибирская, 4 – лиственница Гмелина, 5 – сосна сибирская, 6 – липа сердцевидная, 7 – дуб черешчатый.

Т а б л и ц а 2

Средние значения некоторых почвенных характеристик в подкроновом пространстве исследованных деревьев

Вид	C _{общ} , %	N _{общ} , %	C : N	pH
Дуб	3,8	0,15	29,5	6,1
Лиственница сибирская	10,4	0,21	57,7	5,7
Лиственница Гмелина	5,7	0,16	41,55	5,5
Сосна	9,8	0,37	30,89	5,6

П р и м е ч а н и е. C_{общ} – общий углерод; N_{общ} – общий азот; C : N – соотношение углерода к азоту.

(zip-lock) для предотвращения высыхания и в течение 48 часов доставлен в лабораторию паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН. В лабораторных условиях до экстракции почвенные пробы хранились при температуре 4 °C не более одной недели. Для выделения подвижных форм нематод из почвы использовался вороноч-

ный метод Бермана, экспозиция выделения 48 часов. В качестве фиксатора использовали ТАФ (триэтаноламин + формалин + вода, в соотношении 2 : 7 : 91) [van Bezooijen, 2006]. Идентификацию нематод (не менее 100 особей из каждой пробы) до рода (для половозрелых особей – до вида) проводили на временных глицериновых микроскопиче-

ских препаратах с помощью светового микроскопа Olympus серии CX41 при увеличении в 400–800 раз.

Обработка и анализ данных

Оценена общая численность почвенных нематод, а также плотность популяций паразитов растений и нематод, ассоциированных с растениями по отдельности (экз./100 г почвы), таксономическое разнообразие, эколого-трофическая структура сообщества, эколого-популяционные индексы. Таксономическая структура нематод в табл. 3 приведена в соответствии с классификацией, предложенной de Ley, Blaxter [de Ley, Blaxter, 2004; Abebe et al., 2006].

Каждый таксон нематод относили к одной из эколого-трофических групп: бактериотрофы (Б), микротрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Acp) [Yeates et al., 1993]. Кроме того, при анализе разнообразия фауны учтена трофическая группа энтомопатогенных нематод, но группа была исключена из дальнейшего анализа сообществ почвенных нематод, так как данные виды не принимают участия в почвенных процессах.

Для сообществ нематод рассчитан индекс зрелости ΣPI , представляющий собой количественную оценку состояния экосистемы на основе состава и соотношения таксонов нематод с различными экологическими преференциями, связанными с их морфологией, биологией и экологией, выраженных в значениях, присвоенных каждому таксону по специальной с-р шкале Бонгерса: от колонизаторов со значением 1, устойчивых к неблагоприятным условиям существования, до персистеров со значением 5, чувствительных к факторам окружающей среды [Bongers, 1990]. Также проанализированы индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть, введенные в нематологическую науку Феррисом с соавт. [Ferris et al., 2001]. При объединении трофической группы таксона [Yeates et al., 1993] и значения (от 1 до 5) по с-р шкале Бонгерса [Bongers, 1990] авторами концепции получены “функциональные группы” для выявления экологической специализации нематод внутри трофических групп. На основе функциональных групп рассчитываются эколого-популяционные индексы, ха-

рактеризующие почвенную трофическую сеть и позволяющие оценить состояние местообитания нематод как организмов-педобионтов. Это индекс структурирования (Structure index, SI), индекс обогащения (Enrichment index, EI) почвенной трофической сети и индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве (Channel index, CI) [Ferris et al., 2001]. Расчет экологических индексов и их интерпретация подробно рассмотрены в статье [Матвеева, Сушук, 2016].

Статистическая обработка проведена с использованием программы PAST 4.0 [Hammer et al., 2001], Excel. Формат представления данных в таблицах $M \pm SD$ (среднее значение \pm стандартное отклонение). Значимость различий оценивали с помощью непараметрического U-критерия Манна – Уитни (Mann – Whitney, U-test) для парных сравнений вследствие несоответствия распределения признаков нормальному. Различия между группами считали достоверными при $p < 0,05$. Для выявления специфики сообществ почвенных нематод, сформировавшихся под разными видами древесных интродуцентов на основе их таксономического разнообразия был использован метод кластерного анализа. Кластерный анализ проведен с использованием индекса сходства Жаккара. Исходная матрица состояла из n объектов (деревья-интродуценты), охарактеризованных по m признакам (относительное обилие таксонов нематод в подкорневом пространстве). Бутстреп-поддержка составляла 1000 итераций. Анализировали зависимость показателей, характеризующих сообщества нематод от значений почвенных факторов (для некоторых деревьев) с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена с поправкой Бонферрони.

Анализ почвенных свойств выполнен по общепринятым методикам [Аринушкина, 1970]. Оценивали общий углерод – сжигание по Тюрину со спектрофотометрическим окончанием (спектрофотометр СФ-2000, Россия), общий азот – сжигание по Къельдалю с титриметрическим и спектрофотометрическим окончанием; pH водной и солевой вытяжки – с потенциометрическим (pH метр Hanna). Данные получены с использованием оборудования ЦКП “Аналитическая лаборатория” ИЛ КарНЦ РАН.

Таблица 3

Таксономический список нематод в почве подкроновых пространств интродуцентов и естественных лесов

Вид	Деревья-интродуценты							Контроль		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Отряд Enoplida Filipjev, 1929										
Семейство Alaimidae Micoletzky, 1922										
<i>Alaimus primitivus</i> de Man, 1880	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
Семейство Amphidelidae Andrassy, 2002										
<i>Paramphidelus</i> Andrassy, 1977	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Отряд Triplonchida Cobb, 1919										
Семейство Trischistomatidae Zhao, 2011										
<i>Trischistoma</i> Cobb, 1913	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Семейство Prismatolaimidae Micoletzky, 1922										
<i>Prismatolaimus intermedius</i> Butschli, 1873	-	+	-	+	-	+	-	+	+	+
Отряд Dorylaimida Pearse, 1942										
Семейство Tylencholaimidae Filipjev, 1934										
<i>Tylencholaimus mirabilis</i> Butschli, 1873	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Tylencholaimus stecki</i> Steiner, 1914	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Tylencholaimus minimus</i> de Man, 1876	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Семейство Qudsianematidae Jairajpuri, 1963										
<i>Eudorylaimus</i> Andrassy, 1959	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eudorylaimus</i> sp. 1 Andrassy, 1959	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Eudorylaimus</i> sp. 2 Andrassy, 1959	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Labronema</i> Thorne, 1939	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Семейство Aporcelaimidae Heyns, 1965										
<i>Aporcelaimellus</i> Heyns, 1965	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Aporcelaimellus paraobtusicaudatus</i> Andrassy, 1986	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Семейство Dorylaimidae de Man, 1876										
<i>Mesodorylaimus bastiani</i> Andrássy, 1959	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
Отряд Mononchida Jairajpuri, 1963										
Семейство Mononchidae Jairajpuri, 1963										
<i>Clarkus papillatus</i> Bastian, 1970	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+
Семейство Mylonchulidae Jairajpuri, 1969										
<i>Mylonchulus</i> Cobb, 1916	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Отряд Plectida Malakhov, 1982										
Семейство Metateratocephalidae Eroshenko, 1973										
<i>Metateratocephalus</i> Eroshenko, 1973	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+
Семейство Teratocephalidae Andrassy, 1958										
<i>Teratocephalus</i> de Man, 1876	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Семейство Plectidae Orley, 1880										
<i>Plectus</i> Bastian, 1865	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>Plectus parietinus</i> Bastian, 1865	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Plectus longicaudatus</i> Butschli, 1873	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Plectus parvus</i> Bastian, 1865	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Anaplectus</i> de Coninck & Stekhoven, 1933	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Wilsonema otophororum</i> Cobb, 1913	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>Tylocephalus</i> Crossman, 1933	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Ceratoplectus</i> Andrassy, 1984	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Отряд Desmodorida De Coninck, 1965										
Семейство Desmodoridae Filipjev, 1922										
<i>Prodesmodora</i> Micoletzky, 1923	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Отряд Rhabditida Chitwood, 1933										
Семейство Panagrolaimidae Filipjev, 1931										
<i>Panagrolaimus rigidus</i> Fuchs, 1930	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+
Семейство Rhabditidae Orley, 1880										
<i>Rhabditis</i> Dujardin, 1845	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Семейство Cephalobidae Filipjev, 1931										
<i>Cervidellus</i> Thorne, 1937	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Acrobeloides butschli</i> de Man, 1884	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cephalobus persegnis</i> Butschli, 1973	+	-	+	-	+	-	-	-	+	+
<i>Eucephalobus oxyurooides</i> de Man, 1876	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Eucephalobus striatus</i> Thorne, 1937	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Chiloplacus</i> Thorne, 1937	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Heterocephalobus elongatus</i> de Man, 1880	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+
<i>Acrobeles</i> von Linstow, 1877	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Семейство Seinuridae Husain, Khan, 1967										
Семейство Aphelenchoididae Skarbilovich, 1947										
<i>Aphelenchoides</i> Fischer, 1894	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Seinura</i> Fuchs, 1931	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Семейство Aphelenchidae (Fuchs, 1937) Steiner, 1949										
<i>Aphelenchus</i> Bastian, 1865	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-
Семейство Anguinidae Nicoll, 1935										
<i>Ditylenchus</i> Filipjev, 1936	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-
Семейство Tylenchidae Orley, 1880										
<i>Filenchus</i> Andrassy, 1954	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>Malenchus</i> Andrassy, 1968	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>Aglenchus agricola</i> Andrassy, 1954	+	+	-	+	+	+	+	-	+	-
<i>Coslenchus costatus</i> de Man, 1921	+	+	-	+	+	-	-	+	+	+
<i>Coslenchus</i> sp. de Man, 1921	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lelenchus leptosoma</i> Andrassy, 1954	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+
<i>Cephalenchus leptus</i> Siddiqi, 1959	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Семейство Neotylenchidae Thorne, 1941										
<i>Deladenus</i> Andrassy, 1941	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Neotylenchidae</i> sp. Thorne, 1941	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Семейство Steinernematidae Filipjev, 1934										
<i>Steinernema</i> Travassos, 1927	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-
Семейство Tylenchulidae Skarbilovich, 1947										
<i>Paratylenchus straeleni</i> de Coninck, 1931	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+
<i>Paratylenchus nanus</i> Cobb, 1923	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Paratylenchus microdorus</i> Andrassy, 1959	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratylenchus</i> sp. Micoletzky, 1922	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Семейство Pratylenchidae Thorne, 1949										
<i>Pratylenchus</i> Thorne, 1949	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-
Семейство Bunonematidae Micoletzky, 1922										
<i>Bunonema</i> Jagerskold, 1905	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Семейство Hoplolaimidae Filip'ev, 1934										
<i>Helicotylenchus</i> sp. Steiner, 1945	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Helicotylenchus digonicus</i> Perry, 1959	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Семейство Merliniidae Ryss, 1998										
<i>Tylenchorhynchus</i> sp., Cobb, 1913	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Tylenchorhynchus dubius</i> Filipjev, 1936	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nagelus leptus</i> Allen, 1955	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Семейство Criconematidae Taylor, 1936										
<i>Criconematidae</i> sp. Taylor, 1936	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Семейство Diplogasteridae Micoletzky, 1922										
<i>Diplogasteridae</i> sp. Micoletzky, 1922	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
Отряд Triplonchida Cobb, 1919										
Семейство Diphtherophoridae Micoletzky, 1922										
<i>Diphtherophora</i> de Man, 1880	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-
Семейство Trichodoridae Thorne, 1935										
<i>Paratrichodorus pachydermus</i> Seinhorst, 1954	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-
Семейство Bastianidae De Coninck, 1935										
<i>Bastiania</i> de Man, 1876	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Отряд Araeolaimida De Coninck & Schuurmans Stekhoven, 1933										
Семейство Diplopeltidae Filipjev, 1918										
<i>Cylindrolaimus</i> de Man 1880	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Отряд Monhysterida Filipjev, 1929										
Семейство Monhysteridae DeMan, 1876										
<i>Eumonhystera</i> Andrassy, 1981	+	+	-	-	-	+	-	+	+	+
<i>Monhystrella</i> Cobb, 1918	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Общее количество родов	33	26	15	18	28	21	22	22	30	22

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 4–6: Контроль: 8 – сосняк, 9 – ельник, 10 – березняк.

Для выполнения исследования почвенных нематод использовано научное оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

тоды *Acp Malenches*, *Coslenches*, *Lelenches*. Таксоны *Paramphidelus*, *Mylonchulus*, *Anaplectus*, *Seinura*, *Acrobeles*, *Bastiania*, *Tylocephalus*, *Cephalenches*, *Nagelus* отмечены единично под интродуцентами, а *Trischistoma*, *Labronema*, *Ceratoplectus*, *Deladenus*, *Bunopema*, *Criconematidae* в естественных лесах, т. е. специфичные для интродукции и естественных лесов роды заметно различались. Разнообразие паразитов растений варьировало от 1 до 5 родов, наименьшее значение отмечено для лиственницы Гмелина. Среди фитопаразитических нематод наиболее часто под деревьями-интродуцентами встречались представители родов *Pratylenchus* и *Paratrichodorus*. В естественных лесах показатель оказался ниже – 0–2 таксона, найдены представители семейства *Criconematidae* и *Paratylenchus straeleni* de Coninck, 1931. Почва в подкроновом пространстве исследованных дендронит-родуцентов, а также естественных биоценозов более равномерно населена нематодами, ассоциированными с растениями (3–5 таксонов), за исключением лиственницы сибирской, для которой отмечен всего один вид нематод данной экологической группы.

Кроме того, в ходе изучения фауны паразитических нематод ботанического сада в ме-

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическое разнообразие

Фауна нематод в прикорневой почве растений-интродуцентов о. Большой Соловецкий представлена 48 родами нематод, из которых семь являются фитопаразитами по типу питания, один вид – энтомопатогенный (см. табл. 3). В естественных лесах обнаружено 37 родов, среди которых два – паразиты растений, энтомопатогенных нематод обнаружено не было. Наибольшее разнообразие нематод показано для пихты бальзамической, наименьшее – для двух видов лиственниц. Для всех исследованных биоценозов с интродуцентами отмечены такие таксоны нематод, как *Rhabditis*, *Tylencholaimus*, *Aphelenchoides*, *Eudorylaimus*, *Acrobeloides*. Последние три рода также повсеместно встречались в естественных лесах, а также бактериотрофы *Alaimus*, *Prismatolaimus*, *Panagrolaimus*, *Heterocephalobus*, *Eumonhystera*, *Monhystrella* и нема-

сте произрастания лиственницы сибирской были обнаружены личинки энтомопатогенной нематоды *Steinermetta affine* Bovien, 1937, нового для России вида.

Кластерный анализ, выполненный на основе относительного обилия всех таксонов нематод, найденных в результате исследования, показал объединение биоценозов в два обособленных кластера с высоким уровнем бутстреп-поддержки: естественные леса и деревья-интродуценты (рис. 1).

Численность нематод

Численность нематод в условиях интродукции деревьев на Большом Соловецком острове варьировала от 615 до 2175 экз./100 г почвы, более высокие значения этого показателя отмечены для хвойных пород по сравнению с лиственными (табл. 4). Также в среднем показатель снижается в естественных биоценозах для притундровых зональных комплексов (сосняк и березняк).

Численность нематод-паразитов растений в ризосфере большинства интродуцентов значительно варьировала от крайне низких показателей до высоких. По этому параметру

выделяется подкроновое пространство лиственницы сибирской, для которого отмечается высокая численность паразитов (1264 экз./100 г почвы). Среди последних наиболее многочисленным является род *Pratylenchus* (841 экз./100 г почвы). Достоверно более низкие значения численности паразитов растений отмечены в контрольных биоценозах, среди которых наиболее высокое значение отмечено для березняка (28 экз./100 г почвы). Для нематод, ассоциированных с растениями, тенденция сохраняется, наибольшие значения показателя отмечаются для хвойных пород интродуцентов, чем для лиственных. Естественные биоценозы по этому показателю занимают промежуточное положение.

Экологово-трофическая структура сообществ нематод

Экологово-трофическая структура сообществ нематод не показала единобразного ряда доминирования для исследованных древесных интродуцентов (табл. 5). В почве подкронового пространства большинства деревьев преобладают бактерио- и микотрофы. В то же время в некоторых случаях возрастает доля

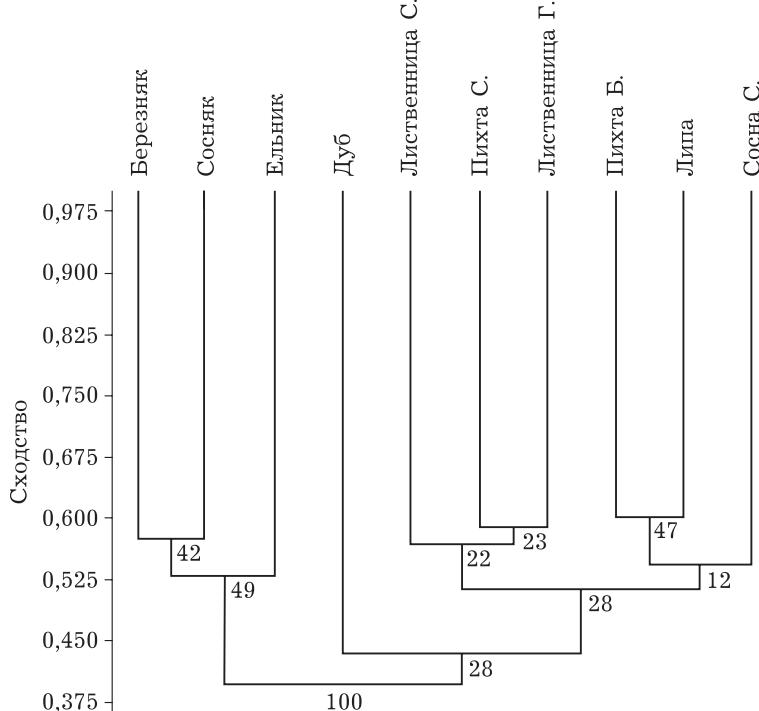


Рис. 1. Иерархическая кластеризация сообществ почвенных нематод с использованием индекса сходства Жаккара

Таблица 4

Численность нематод в почве под древесными интродуцентами и в естественных биоценозах

Интродуцент	Численность, экз./100 г почвы, $M \pm SD$			
	Общая	Паразиты растений	Нематоды, ассоциированные с растениями	
Хвойные породы	1 1000 ± 65^a	218 ± 36^a	29	$\pm 12^b$
	2 2175 ± 1114^b	112 ± 90^b	870	$\pm 461^a$
	3 1760 ± 774^b	1264 ± 534^c	16	$\pm 20^b$
	4 1775 ± 435^b	5 $\pm 23^d$	81	$\pm 107^c$
	5 1342 ± 523^c	208 ± 75^a	229	$\pm 104^d$
Лиственные породы	6 615 ± 547^{ac}	35 ± 30^b	65	$\pm 68^c$
	7 1165 ± 356^{ac}	97 ± 108^d	114	$\pm 108^f$
Естественные биоценозы	8 971 ± 395^{ac}	0 ^d	61	$\pm 73^c$
	9 1605 ± 67^b	6 $\pm 3^d$	227	$\pm 10^d$
	10 457 ± 89^a	28 ± 18^d	75	$\pm 54^c$

Причание. Здесь и в табл. 5, 6 значения с разными буквенными обозначениями внутри столбцов статистически достоверно различаются при $p < 0,05$. Данные представлены в формате $M \pm SD$, использован критерий Манна – Уитни, $n = 9$.

групп нематод, ассоциированных с растениями, паразитов растений или политрофов. Так, для лиственницы сибирской показан большой отрыв группы доминанта – паразиты растений, доля которой составляла больше 70 % от фауны, а для пихты сибирской – нематоды, ассоциированные с растениями, составляли основу сообщества (40,1 %). В среднем более высокая доля бактериотрофов, нематод, ассоциированных с растениями, и паразитов растений отмечена для хвойных интродуцентов, процент оставшихся групп (микотрофы, политрофы и хищники), напротив, возрастал в почве под лиственными породами.

Экологотрофическая структура в исследованных лесных биоценозах была сходной с условиями интродукции. Однако следует отметить, что в среднем доля группы бактериотрофов, политрофов повышается в контрольных биоценозах, а паразитов растений, напротив, понижается.

Экологотрофическая структура сообществ почвенных нематод в почве под древесными интродуцентами и в естественных биоценозах

Индекс зрелости сообществ нематод имел средние значения для всех исследованных биоценозов (2,50–2,68), некоторое снижение показателя отмечено в естественном сосняке (2,36) (табл. 6).

Таблица 5

Экологотрофическая структура сообществ почвенных нематод в почве под древесными интродуцентами и в естественных биоценозах

Интродуцент	Б	М	П	Х	Аср	Пр
Хвойные породы	1 $30,5 \pm 6,5^a$	$29,3 \pm 6,6^a$	$2,1 \pm 2,8^a$	$13,4 \pm 5,7^a$	$2,9 \pm 1,2^{ad}$	$21,8 \pm 3,5^a$
	2 $15 \pm 7,1^{bc}$	$37,6 \pm 8,2^{ad}$	$1,9 \pm 1,4^a$	$0,2 \pm 0,7^{bd}$	$40,1 \pm 14,4^b$	$5,2 \pm 3,7^b$
	3 $20,8 \pm 7,6^c$	$3,7 \pm 2,3^b$	$2,8 \pm 2,7^a$	0 ^{bd}	$0,9 \pm 1,3^c$	$71,8 \pm 9,5^c$
	4 $84,8 \pm 10,7^d$	$5,9 \pm 5,5^{be}$	$1,5 \pm 1,7^a$	$2,5 \pm 2,5^{cd}$	$4,5 \pm 6,2^d$	$0,8 \pm 1,1^d$
	5 $52,7 \pm 13,3^e$	$11,3 \pm 5,5^{ce}$	$1,0 \pm 2,2^a$	$2,4 \pm 3,2^c$	$17,1 \pm 8,2^{eg}$	$15,5 \pm 8,5^a$
Лиственные породы	6 $20,8 \pm 5,4^c$	$34,6 \pm 9,9^d$	$18,7 \pm 7,4^b$	$9,7 \pm 7,2^{ac}$	$10,5 \pm 4,0^{dfg}$	$5,7 \pm 4,2^b$
	7 $42,0 \pm 8,9^e$	$33,3 \pm 8,3^{ad}$	$3,9 \pm 5,1^a$	$2,8 \pm 2,5^c$	$9,7 \pm 5,4^{fg}$	$8,3 \pm 4,7^b$
Естественные биоценозы	8 $70,4 \pm 11,3^d$	$12,7 \pm 7,7^e$	$10,6 \pm 8,1^b$	0 ^{bd}	$6,3 \pm 4,1^{df}$	0 ^d
	9 $50,0 \pm 11,2^e$	$30,7 \pm 10,2^a$	$4,4 \pm 4,2^a$	$0,4 \pm 1,1^d$	$14,1 \pm 6,5^g$	$0,4 \pm 1,1^d$
	10 $46,9 \pm 10,5^e$	$9,6 \pm 6,7^e$	$18,8 \pm 6,9^b$	$2,4 \pm 2,8^c$	$16,4 \pm 7,7^{eg}$	$6,1 \pm 4,4^b$

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

Таблица 6

Экологопопуляционные индексы, рассчитанные для сообществ нематод верхнего корнеобитаемого слоя почвы древесных интродуцентов

Интродуцент	$\Sigma M I$	CI	EI	SI
Хвойные породы	1	2,59 ± 0,13 ^{ac}	25,0 ± 10,8 ^{acd}	41,8 ± 13,9 ^a
	2	2,50 ± 0,13 ^a	24,4 ± 29,5 ^{ad}	47,7 ± 22,3 ^a
	3	2,53 ± 0,21 ^{ac}	60,8 ± 45,5 ^{acdf}	19,6 ± 7,4 ^a
	4	2,61 ± 0,27 ^b	1,2 ± 1,3 ^b	90,3 ± 12,9 ^b
	5	2,64 ± 0,22 ^b	6,7 ± 7,06 ^c	86,7 ± 13,9 ^b
Лиственные породы	6	2,68 ± 0,08 ^c	24,3 ± 20,5 ^d	56,1 ± 15,7 ^a
	7	2,53 ± 0,22 ^a	11,6 ± 8,6 ^c	50,6 ± 18,9 ^a
Естественные биоценозы	8	2,36 ± 0,08 ^d	36,9 ± 3,8 ^d	33,6 ± 3,8 ^c
	9	2,57 ± 0,32 ^{ac}	82,6 ± 25,2 ^f	34,6 ± 10,5 ^c
	10	2,57 ± 0,20 ^{ac}	87,9 ± 20,3 ^f	27,9 ± 8,9 ^c

П р и м е ч а н и е . MI – индекс зрелости; CI – индекс преобладающего пути разложения органического вещества; EI – индекс обогащения; SI – индекс структурирования.

Индекс преобладающего пути разложения органического вещества (CI) для большинства деревьев-интродуцентов имел низкие значения, что свидетельствует о деструкции органики при активном участии бактерий, за исключением лиственницы сибирской (60,78), где грибы приобретают большую значимость в этом процессе в сравнении с бактериальным компонентом. В то же время для ельника и березняка грибы имеют главенствующее значение в разложении органики ($CI > 80$).

Индексы обогащения (EI) и структурирования (SI) почвенной трофической сети в среднем имели более высокие значения для био-

ценозов с интродуцентами по сравнению с естественными лесами (см. табл. 6).

Графическое представление в двухмерном пространстве условий почвенной трофической сети на основе индексов SI и EI позволило получить фаунистический профиль, с помощью которого для исследованных биотопов определены состояние трофических сетей и степень нарушенности почвенных экосистем (рис. 2). Установлено, что большинство исследованных биотопов располагается в квадратах В и С фаунистического профиля. Исследованные биотопы с хвойными интродуцентами (сосна, лиственница сибирская) расположились в других квадратах – А и D, также в квадрате D попадает естественный ельник.

Корреляционные связи между нематологическими данными и почвенными характеристиками

В результате изучения влияния некоторых почвенных характеристик на параметры сообществ нематод, исследованных в рамках данной работы, показана сильная достоверная положительная связь между содержанием углерода и азота в почве и численностью, относительным обилием, а также таксономическим разнообразием паразитов растений (табл. 7). В то же время показатель C : N характеризовался отрицательной корреляцией с группами нематод, облигатно или факультативно трофически связанными с мицелием грибов (Acp и M). Кроме того, была показа-

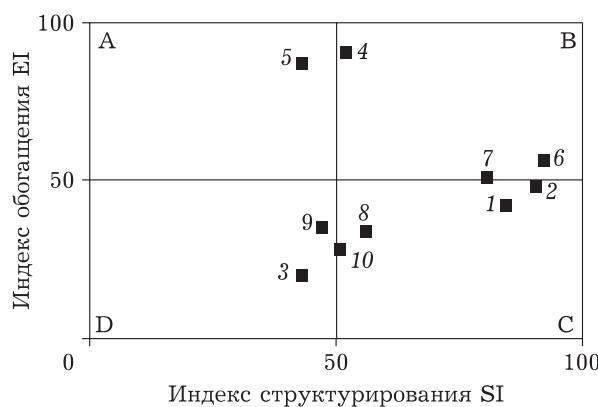


Рис. 2. Фаунистический профиль, характеризующий трофическую сеть в прикорневой почве древесных в условиях интродукции и в естественных биоценозах.

1 – пихта бальзамическая; 2 – пихта сибирская; 3 – лиственница сибирская; 4 – лиственница Гмелина; 5 – сосна сибирская; 6 – липа сердцевидная; 7 – дуб черешчатый; 8 – сосняк; 9 – ельник; 10 – березняк

на достоверная отрицательная связь между уровнем pH почвенного раствора и таксономическим разнообразием нематод, а также относительным обилием бактериотрофов и индексом обогащения почвенной трофической сети.

ОБСУЖДЕНИЕ

Почва в подкроновых пространствах исследованных интродуцентов субарктического ботанического сада характеризовалась более высокой общей численностью нематод, а также фитопаразитических нематод по сравнению с контрольными естественными лесами, для которых отмечаются закономерности, сходные с обнаруженными в лесных биоценозах Республики Карелия [Матвеева, Сущук, 2016]. Сходные результаты получены в исследованиях, касающихся возобновления лесных насаждений ценными видами древесных пород, плотность нематод повышалась на участках с высаженным деревом по сравнению с контролем [Tu et al., 2022]. Постоянный уход за территорией ботанического сада, наличие окультуренных, достаточно богатых почв, а также присутствие травянистых растений и обильного подроста в подкроновых пространствах деревьев в совокупности могли способствовать увеличению численности нематод [Boag, 1974; Wardle et al., 2003; Vike-toft et al., 2009].

На исследованной небольшой территории сада фауна нематод характеризовалась более высоким разнообразием как общим, так и группами паразитов растений по сравнению с естественными лесными биоценозами, что нашло отражение при иерархической классификации исследованных биотопов (см. рис. 1). Полученные результаты согласуются с исследованиями, проведенными нами ранее в центрах интродукции на территории Республики Карелия и Мурманской области [Калинкина и др., 2016, 2019]. Формированию разнообразной фауны нематод, вероятно, способствовал более мягкий микроклимат, сформировавшийся здесь за счет расположения сада в окружении трех холмов, которые обеспечивают ветрозащиту и более высокую прогреваемость почвы по сравнению с остальной территорией острова [Леонова, Фролова, 2018]. В то же время количество таксонов, обнаруженное под различными древесными интродуцентами,

Таблица 7
Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между нематологическими и почвенными параметрами

Параметр	Такс. разн.	Такс. разн. Аср	Б	М	Пр	Аср	Числ. Аср	Разн. Пр	EI	SI
pH _{вод}	0,4000	0	-0,6218*	0,4582	0,4435	0,0072	-0,0565	0,3968	0,3162	-0,6912*
pH _{KCl}	0,6325*	0,3163	-0,4916	0,6147*	0,3487	0,2695	0,1882	0,3033	0,3333	-0,5105
C, %	-0,8000*	-0,4000	-0,5214	-0,6855	0,7167*	-0,3145	-0,3018	0,7421*	0,7379*	-0,2464
N, %	-0,4000	-0,2000	-0,2105	-0,4355	0,4914	0,1824	0,1683	0,5239	0,7379*	0,1674
C : N	-1,0000	-0,8000*	-0,2606	-0,8219*	-0,3619	-0,6577*	-0,5927*	0,3908	0,2108	-0,1900
										-0,5600*

Причины. Такс. разн. – таксономическое разнообразие нематод; Такс. разн. Аср – таксономическое разнообразие нематод, ассоциированных с растениями; Б, М, Пр, Аср – относительное обилие бактериотрофов, микротрофов, паразитов растений, нематод, ассоциированных с растениями, соответственно; Числ. Пр – численность паразитов растений; Числ. Аср – численность нематод, ассоциированных с растениями; Разн. Пр – таксономическое разнообразие паразитов растений; EI – индекс обогащения; SI – индекс структурирования; pH_{вод} – кислотность (водная вытяжка); pH_{KCl} – кислотность (солевая вытяжка); С, % – общий углерод; N, % – общий азот; C : N – соотношение углерода к азоту. *Корреляция достоверна при $p < 0,05$.

значительно варьировало, например, наибольшее отмечено для пихты бальзамической – молодое дерево, которое было высажено в 2008 г., наименьшее – для лиственницы сибирской, посадки которой приурочены к началу XX в. Полученные результаты дают возможность предположить, что локальные характеристики местообитаний, сформированные в фитогенном поле каждого дерева, отражаются на таксономическом составе фауны нематод. В целом группа паразитов растений в условиях интродукции представлена в достаточно широком разнообразии: роды *Pratylenchus*, *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Tylenchorhynchus* поражают большой спектр растений-хозяев, включая декоративные и хозяйствственно-значимые травянистые и древесные формы [Рысс, 2012]; вид *Paratrichodorus pachydermus* Seinhorst, 1954 является вирусоносителем, способным инокулировать вирусы в растения и переносить их во время миграций в почве от одного растения к другому, что может приводить к значительным экономическим потерям [Kumari, 2010; Decraemer, Geraert, 2013]. В исследованных естественных лесах, расположенных недалеко от ботанического сада, разнообразие паразитов снижалось. Представители семейства Criconematidae и *Paratylenchus strelensi*, обнаруженные в естественных лесах, являются паразитами древесных растений и типичными обитателями лесов [Ерошенко, Волкова, 2004; Рысс, 2012].

Обнаруженный впервые на территории России вид энтомопатогенных нематод *Steinermetta affine*, идентификация которого была выполнена по морфологическим признакам и подтверждена с помощью молекулярно-филогенетического анализа, является широко распространенным на территории Европы. Это дает основания предполагать, что вид был завезен на остров с посадочным материалом [Kalinkina, Spiridonov, 2015].

Выявленная в результате исследования эколого-трофическая структура сообществ нематод значительно варьировала, что также может свидетельствовать в пользу влияния конкретного дерева на экосистемные свойства и, как следствие, на почвенную биоту [Keith et al., 2009]. Однако в целом отмеченное повышение доли паразитов растений в условиях интродукции и ее снижение в естествен-

ных биоценозах согласуются с результатами исследований, проведенных нами ранее [Калинкина и др., 2016]. Низкая доля паразитов растений в естественных лесах проиллюстрирована многими исследованиями по всему миру [Даниленко, 2000; Hanel, 2010; Hanel, Cerevkova, 2010; Кудрин, 2011; Renco et al., 2012; Kitagami, Matsuda, 2015; Матвеева, Сущук, 2016]. Исследованиями, проведенными в сосновом лесу Швеции, показано, что obligатные паразиты растений тяготеют к минеральному слою почвы по сравнению с подстилкой [Magnusson, 1983]. Поэтому, возможно, снижение мощности подстилки и преобладающая роль в проективном покрытии травянистых растений в подкроновых пространствах интродуцированных деревьев приводят к возрастанию доли фитопаразитов, что приближает исследованные биоценозы с интродуцентами к луговым, для которых характерно доминирование паразитов растений наряду с бактериотрофами [Chen et al., 2021].

На основании индекса зрелости сообществ нематод можно сделать вывод, что нематоды в исследованных биоценозах достаточно разнообразны (обнаружены виды с различными экологическими преференциями), их сообщества имеют высокий уровень зрелости и условия существования стабильны. Снижение индекса ΣMI в естественном сосняке свидетельствует о низкой зрелости сообщества нематод, здесь практически отсутствуют виды с более высокими требованиями к условиям окружающей среды, чувствительные к ее нарушениям, что также, вероятно, связано с совокупностью экстремальных условий тундровых экосистем и локальных эдафических условий.

Расчет индексов SI и EI показал, что большинство исследованных биотопов располагается в квадратах В и С фаунистического профиля, что указывает на структурированную трофическую сеть и ненарушенную почвенную экосистему. Однако, несмотря на положение естественных лесов (сосняк и березняк) в квадрате С фаунистического профиля, индекс SI имеет низкие, пограничные значения, что говорит об ухудшении условий существования для почвенной биоты. На основании более высоких значений индекса EI под древесными интродуцентами по сравнению с естественными лесами можно предположить, что количе-

ство доступной органики в почве выше на территории ботанического сада.

Среди древесных интродуцентов старовозрастные сосна кедровая и лиственница сибирская относятся к биотопам с той или иной степенью нарушенности почвенной экосистемы и упрощенной почвенной трофической сетью. Кроме того, почва в подкроновом пространстве лиственницы характеризуется низким таксономическим разнообразием, полным отсутствием группы хищников, супердоминированием группы паразитов растений (род *Pratylenchus*), низкими значениями индексов SI и EI. Для того же вида дерева, высаженного и бесконтрольно произрастающего длительное время в лесном массиве на территории южной Карелии, обнаружены более высокое таксономическое разнообразие нематод, низкая абсолютная и относительная численность паразитов растений [Калинкина и др., 2022].

Для дальнейшего анализа возможных причин возникновения отмеченных особенностей сообществ почвенных нематод (повышение численности, доли и разнообразия паразитов растений) под интродуцентами было оценено влияние некоторых почвенных показателей на нематод. Обеспеченность азотом и углеродом относится к наиболее важным экологическим факторам, действующим в почве; данные элементы являются незаменимыми для функционирования всех организмов. Количество и качество органического вещества почвы определяют ее формирование и, как следствие, влияют на состав и структуру растительного, бактериального и грибного компонентов [Федорец, Бахмет, 2003], что в совокупности является источником энергии для различных почвенных организмов, включая нематод. Доступность органического вещества и скорость его минерализации могут быть оценены на основании соотношения C : N, его высокие значения говорят о замедленных процессах разложения органики, низкие – об интенсивной деструкции и быстром высвобождении питательных веществ [Кузнецова и др., 2021].

Сравнение почвенных параметров, анализируемых в нашем исследовании под древесными интродуцентами, с литературными данными для естественных лесов средне- и северо-таежных подзон показало, что содержание С и N ниже, чем в лесах, а соотно-

шение C : N не отличается (высокие значения) (см. табл. 2) [Лукина и др., 2019; Кузнецова и др., 2021]. В целом полученные почвенные характеристики отражают наличие в районе исследования бедных почв с низкой интенсивностью разложения органического вещества.

Высокий уровень тесноты связи между содержанием органического вещества и паразитами растений, полученный в нашем исследовании, согласуется с результатами зарубежных авторов для луговых биоценозов [Yeates et al., 1997], однако существует и противоположные данные [Wasilewska, Biencowski, 1985]. Также имеются сведения, что паразиты растений во время питания на корнях растения могут приводить к высвобождению доступного углерода в ризосферу растения и изменению круговорота С, что также может объяснять полученную в нашем исследовании закономерность [Yeates et al., 1999; Nehler, Weicht, 2013].

Положительная значимая связь паразитов растений с N предположительно может быть связана, с одной стороны, с варьированием почвенного показателя в пределах невысоких значений и, с другой, с низкой проникаемостью кутикулы у фитопаразитов [Парамонов, 1962]. Также существуют данные о том, что внесение азота в виде удобрений в луговую почву приводило к увеличению биомассы корней, что положительно сказывалось на фитопаразитах [Liu et al., 2019]. Согласно литературным данным [Wei et al., 2012], азот может оказывать негативное влияние на нематод, о чем косвенно можно судить по наличию отрицательной связи между N и таксономическим разнообразием (статистически незначима при $p < 0,05$), а также долей бактериотрофов и микотрофов в нашем исследовании.

Отношение C : N напрямую не связано с нематодами, однако отражается на основных источниках питания для некоторых групп нематод [Chu et al., 2010; Ni et al., 2018]. Основными деструкторами органического вещества, доминирующими по биомассе в микробном сообществе в различных типах почв, являются грибы [Добровольская и др., 2015]. Более высокие показатели C : N в почве предпочтительны для грибов, поскольку они характеризуются меньшей потребностью в азоте, в их биомассе соотношение C : N выше, чем в бактериальной [Neely et al., 1991;

Osler, Sommerkorn, 2007; Frouz et al., 2013; Grosso et al., 2016].

Отмеченная отрицательная корреляция С : N с группами нематод-микотрофов и нематод, ассоциированных с растениями, в целом может быть обусловлена невысоким содержанием азота и углерода в исследуемой почве и, как следствие, низкой активностью почвенной биоты, включая грибной компонент, что тормозит разложение опада и миграцию соединений углерода. С одной стороны, полученная взаимосвязь согласуется с литературными данными по изучению влияния различных типов землепользования на сообщества почвенных нематод, полученными для залежных земель, а также для островных антарктических почв [Yergeau et al., 2007; Liu et al., 2023]. Также сходная закономерность была получена в экспериментальных условиях, где при низком соотношении С : N доминировали микотрофы [Gebremikael et al., 2016]. Кроме того, отрицательная корреляция между разнообразием и численностью грибов в почве и соотношением С : N показана для горных тундровых экосистем [Ni et al., 2018]. Противоположные результаты получены при проведении полевых экспериментов по изучению влияния добавления различных видов удобрений в почву лугов и агроценозов [Zhang et al., 2016; Liu et al., 2019]. Внесением N в луговую почву (т. е. показатель С : N снижался) уменьшалось численность микотрофов, а также общее таксономическое разнообразие, что приводило к упрощению почвенной пищевой сети и переходу на разложение органического вещества по бактериальному типу [Liu et al., 2019]. Авторы связывают полученные закономерности с подкислением почвы. В то же время существуют данные о положительной реакции микотрофов на подкисление почвы [Wasilewska, 1997]. Повышение показателя С : N приводило к достоверному увеличению относительного обилия многих родов микотрофов при применении удобрений в агроценозах [Zhang et al., 2016]. Также в исследованиях других авторов по изучению различных типов биоценозов (лес, луг, агроценоз) не было отмечено закономерностей между С : N и группой микотрофов [Renčo et al., 2020].

На отсутствие сходных реакций сообществ почвенных нематод на те или иные почвенные параметры указывают также следующие све-

дения: при анализе корреляций между почвенными абиотическими характеристиками и нематологическими параметрами в различных агроэкосистемах и почвах не было выявлено сравнимых взаимосвязей во всех шести исследованных комбинациях типа почвы и экосистемы, т. е. наблюдались контрастные корреляции, на основании чего авторы делают вывод об их специфичности к локальным условиям [Vonk et al., 2013].

Другая важная положительная зависимость высокой тесноты получена между уровнем pH и таксономическим разнообразием нематод. В целом, различные таксоны нематод могут иметь различную толерантность к уровню pH почвенного раствора [Boag, 1974; de Goede, Bongers, 1994], однако большая часть тяготеет к нейтральной реакции [Соловьева, 1986].

Таким образом, обзор литературы, касающейся взаимодействия почвенных нематод с различными параметрами окружающей их среды, не находит единого представления, и результаты, полученные авторами данной работы и другими исследователями, противоречивы и часто не согласуются друг с другом. Это позволяет сделать вывод о том, что, во-первых, конкретные микроклиматические факторы среды, а также их сочетания могут обнаруживать неожиданные корреляции с сообществами почвенных нематод, а во-вторых, необходимо проводить комплексную оценку действующих на организмы экологических факторов в каждом конкретном месте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительное исследование сообществ почвенных нематод в прикорневой почве интродуцированных древесных растений и в естественных лесных биоценозах позволило оценить изменения различных характеризующих их параметров, а также определить степень трансформации почвенной экосистемы при воздействии длительной интродукции древесных растений. Отмеченное в результате исследования повышение общего таксономического разнообразия и численности нематод, а также доли паразитов растений в эколого-трофической структуре сообществ по сравнению с естественными лесами, по-видимому, обусловлено благоприятными локальными климатическими и эдафическими условиями,

сформировавшимися в ботаническом саду, что связано с его местоположением и благоустройством территории. Вместе с тем каждое дерево формирует свое фитогенное поле, влияя на доступность водных ресурсов, поступление света, контролирует свойства почвы и окружающий растительный покров, т. е. влияние дерева на экосистемные свойства очевидно, но не однозначно, вследствие чего происходят отмеченные нами изменения в почвенной биоте.

Согласно значениям эколого-популяционных индексов почвенная экосистема большинства исследованных биоценозов не нарушена, почвенная трофическая сеть зрелая или структурированная. Однако эколого-популяционные индексы заметно варьировали и изменялись разнонаправленно, т. е. не показали эффективности в качестве индикаторов трансформации среды при длительной интродукции, как пример антропогенного вмешательства низкой интенсивности в почвенную экосистему.

Абиотические факторы среды, проанализированные в данном исследовании, оказали то или иное влияние на характеристики сообществ нематод, однако это не исчерпывающий перечень и он может быть дополнен, что поможет в дальнейшем всесторонне оценить взаимосвязь дерева-интродуцента, почвенных характеристик и сообществ нематод.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам Ботанического сада ФГУК “Соловецкий государственный историко-архитектурный и природный музей-заповедник” за помощь при геоботаническом описании напочвенной растительности.

Вклад авторов

Все авторы внесли существенный вклад в подготовку статьи. Калинкина Д. С., Сущук А. А. принимали участие в сборе, камеральной и статистической обработке данных. Калинкиной Д. С. написан первый вариант рукописи. Калинкина Д. С., Сущук А. А. и Матвеева Е. М. комментировали и реадектировали статью. Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

Финансирование

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Института биологии Карельского научного центра

Российской академии наук (№ госрегистрации 122032100130-3).

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 487 с.
- Болотов И. Н., Водовозова Т. Е., Грищенко И. В. Климат и микроклимат // Природная среда Соловецкого архипелага в условиях меняющегося климата / под ред. Ю. Г. Шварцмана, И. Н. Болотова. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. С. 31–44.
- Груздева Л. И., Коваленко Т. Е. Особенности фауны нематод островов архипелага Кузова в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: материалы IX Междунар. конф. Петрозаводск, 2005. С. 81–86.
- Даниленко Д. Г. Биоразнообразие и структура населения почвенных нематод подзоны средней тайги Республики Коми: дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2000. 146 с.
- Добровольская Т. Г., Звягинцев Д. Г., Чернов И. Ю., Головченко А. В., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Манучарова Н. А., Марфенина О. Е., Полянская Л. М., Степанов А. Л., Умаров М. М. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1097. doi: 10.7868/S0032180X15090038
- Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микроорганизмы тундровых и лесных подзолов Кольского Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. 184 с.
- Ерошенко А. С., Волкова Т. В. Эколого-фаунистический анализ корневых нематод хвойно-широколиственных лесов Уссурийского заповедника // Паразитические нематоды растений и насекомых / отв. ред. М. Д. Сонин. М.: Наука, 2004. С. 32–45.
- Игловский С. А. Географическое положение и рельеф // Природная среда Соловецкого архипелага в условиях меняющегося климата / под ред. Ю. Г. Шварцмана, И. Н. Болотова. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. С. 30–31.
- Калинкина Д. С., Сущук А. А., Геникова Н. В. Особенности сообществ почвенных нематод в различных зонах фитогенного поля дерева // Журн. общ. биологии. 2022. Т. 83, № 4. С. 243–255. doi: 10.31857/S004459622040054 [Kalinkina D. S., Sushchuk A. A., Genikova N. V. Features of soil nematode communities in different zones of the phytogeneous area of a tree // Biol. Bull. Rev. 2023. Vol. 13. P. 275–285. https://doi:10.1134/s2079086423030052]
- Калинкина Д. С., Сущук А. А., Матвеева Е. М., Зенкова И. В. Сообщества почвенных нематод подкронового пространства деревьев, интродуцированных на территории Полярно-альпийского ботанического сада // Сиб. экол. журн. 2019. Т. 26, № 1. С. 71–85. doi: 10.15372/SEJ20190106 [Kalinkina D. S., Sushc-

- huk A. A., Matveeva E. M., Zenkova I. V. Soil Nematode Communities under Crowns of Trees Introduced in Polar-Alpine Botanical Garden // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, N 1. P. 59–70. <https://doi.org/10.1134/S1995425519010074>
- Калинкина Д. С., Сущук А. А., Матвеева Е. М. Особенности сообществ почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений // Экология. 2016. № 5. С. 360–367. doi: 10.1134/S1067413616050052 [Kalinkina D. S., Sushchuk A. A., Matveeva E. M. Characteristics of soil nematode communities under conditions of woody plant introduction // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47, N 5. P. 473–479.]
- Кудрин А. А. Структура населения нематод в градиенте влажности пойменных осиново-березовых лесов Республики Коми // Изв. Пензенского гос. ун-та. Естественные науки. 2011. Т. 25. С. 362–367.
- Кудрин А. А., Конакова Т. Н., Таскаева А. А. Сообщества почвенных нематод различных тундровых фитоценозов, отличающихся степенью развития кустарничкового яруса // Экология. 2019. № 6. С. 419–428. doi: 10.1134/S036705971906009X [Kudrin A. A., Konakova T. N., Taskaeva A. A. Communities of soil nematodes of various tundra phytocenoses differing in the development level of the shrub layer // Russian Journal of Ecology. 2019. Vol. 50, N 6. P. 526–534. [https://doi.org/10.1134/S1067413619060092\]](https://doi.org/10.1134/S1067413619060092)
- Кузнецова А. И., Гераськина А. П., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Тихонова Е. В., Горнов А. В., Шевченко Н. Е., Тебенькова Д. Н., Ручинская Е. В. Влияние биотических и абиотических факторов на запасы почвенного углерода в лесах // Биоразнообразие и функционирование лесных экосистем / под ред. Н. В. Лукина. М.: Наука, 2021. С. 131–152.
- Лейрих А. Н. Холодоустойчивость почвообитающих беспозвоночных животных на северо-востоке Азии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2012. 34 с.
- Леонова В. А., Фролова А. В. К истории исследований кедровой рощи в ботаническом саду на Соловках // Лесн. вестн. 2018. Т. 22, № 3. С. 149–154. doi: 10.18698/2542-1468-2018-3-149-154
- Лукина Н. В., Орлова М. А., Бахмет О. Н., Тихонова Е. В., Тебенькова Д. Н., Казакова А. И., Крышень А. М., Горнов А. В., Смирнов В. Э., Шашков М. П., Ершов В. В., Князева С. В. Влияние растительности на характеристики лесных почв Республики Карелия // Почвоведение. 2019. № 7. С. 827–842. doi: 10.1134/S0032180X19050071
- Матвеева Е. М., Сущук А. А. Особенности сообществ почвенных нематод в различных типах естественных биоценозов: информативность параметров оценки // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 5. С. 551–560.
- Мелехина Е. Н. Таксономическое разнообразие и ареология орбитид (Oribatei) Европейского Севера России // Изв. Коми науч. центра РАН. Биол. науки. 2011. Вып. 2. С. 30–37.
- Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. Т. I. М.: Наука, 1962. 480 с.
- Паринкина О. М. Микрофлора тундровых почв. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 159 с.
- Рысс А. Ю. Мигрирующие паразитические нематоды корневой системы растений отряда Tylenchida // Фитопаразитические нематоды России / под ред. С. В. Зиновьевской, В. Н. Чижова. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 54–88.
- Соловьев Г. И. Экология почвенных нематод. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 247 с.
- Сущук А. А., Матвеева Е. М. Сообщества почвенных нематод тундровых экосистем // Влияние техногенной трансформации: материалы V Всерос. конф. с междунар. участием. Апатиты, 2014. Ч. 2. С. 72–75.
- Сущук А. А., Калинкина Д. С., Платонова Е. А. Сообщества почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus Botanicus. 2016. Т. 11. С. 157–170.
- Таболин С. Б. Нематодно-микозные инфекции ризосферы ягодных культур и биологические способы борьбы с ними: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 22 с.
- Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
- Фокина Т. Л., Ландратова А. С., Марковская Е. Ф. Интродуценты ботанического сада природно-историко-культурного комплекса Соловецких островов // Бюл. Гл. ботан. сада. 2002. Вып. 184. С. 8–17.
- Юркевич М. Г., Сущук А. А., Матвеева Е. М., Калинкина Д. С. Изменения сообществ почвообитающих нематод при постагротенной трансформации торфяных почв и растительности // Почвоведение. 2020. № 5. С. 627–638. doi: 10.31857/S0032180X20050160
- Abebe E., Andrassy I., Traunspurger W. Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Wallingford: CABI Publishing, 2006. 752 p.
- Boag B. Nematodes associated with forest and woodland trees in Scotland // Annals Appl. Biol. 1974. Vol. 77. P. 41–50.
- Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. Vol. 83. P. 14–19.
- Bongers T. Acute sensitivity of nematode taxa to CuSO₄ and relationships with feeding-type and life-history classification // Environmental Toxicol. Chem. 2001. Vol. 20, N 7. P. 1511–1516.
- Cerevkova A., Ivashchenko K., Miklisova D., Ananyeva N., Renco M. Influence of invasion by Sosnowsky's hogweed on nematode communities and microbial activity in forest and grassland ecosystems // Global Ecol. Conservat. 2020. Vol. 21. P. 1–11.
- Chalanska A., Labanowski G. The effect of edaphic factors on the similarity of parasitic nematodes in the soil sampled in nurseries of ornamental trees and shrubs // J. Horticultural Res. 2014. Vol. 22, N 1. P. 21–28.
- Chen H., Luo S., Li G., Jiang W., Qi W., Hu J., Ma M., Du G. Large-scale patterns of soil nematodes across grasslands on the Tibetan Plateau: relationships with climate, soil and plants // Diversity. 2021. Vol. 13. P. 369. <https://doi.org/10.3390/d13080369>
- Chu H. Y., Fierer N., Lauber C. L., Caporaso J. G., Knight R., Grogan P. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes // Environmental Microbiol. 2010. Vol. 12. P. 2998–3006. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02277.x>
- Decraemer W., Geraert E. Ectoparasitic nematodes // Plant nematology. 2nd Ed. / Eds.: R. Perry, M. Moens. 2013. P. 180–216.
- de Goede R. G. M., Bongers T. Nematode community structure in relation to soil and vegetation characteristics // Appl. Soil Ecol. 1994. Vol. 1. P. 29–44.

- de Ley P., Blaxter M. A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa // *Nematology Monographs and Perspectives*. 2004. Vol. 2. P. 633–653.
- Ettema C. H., Bongers T. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index // *Biol. & Fertility of Soils*. 1993. Vol. 16. P. 193–209.
- Ferris H. A., Bongers T., de Goede R. G. M. Framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // *Appl. Soil Ecol.* 2001. Vol. 18. P. 13–29.
- Frouz J., Livečková M., Albrechtová J., Chroňáková A., Cajthaml T., Pižl V., Háněl L., Starý J., Baldrian P., Lhotáková Z., Šimáčková H., Cepáková Š. Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites // *Forest Ecol. and Management*. 2013. Vol. 309. P. 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.013>
- Gebremikael M., Steel H., Buchan D., Bert W., de Neve S. Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions // *Sci. Rep.* 2016. Vol. 6. 32862. <https://doi.org/10.1038/srep32862>
- Grossi F., Bååth E., de Nicola F. Bacterial and fungal growth on different plant litter in Mediterranean soils: Effects of C/N ratio and soil pH // *Appl. Soil Ecol.* 2016. Vol. 108. P. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.020>
- Gubin A. I., Sigareva D. D. Species composition and structure of the communities of plant-parasitic and free-living soil nematodes in the greenhouses of botanical garden of Ukraine // *Vestnik Zoologii*. 2014. Vol. 48, N 3. P. 195–202.
- Hanel L. Nematode assemblages indicate soil restoration on colliery spoils afforested by planting different tree species and by natural succession // *Appl. Soil Ecol.* 2008. Vol. 40, N 1. P. 86–99.
- Hanel L. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia // *Appl. Soil Ecol.* 2010. Vol. 46. P. 355–371.
- Hanel L., Cerevkova A. Species and genera of soil nematodes in forest ecosystems of the Vihorlat Protected Landscape Area, Slovakia // *Helminthologia*. 2010. Vol. 47, N 2. P. 123–135.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontol. Electron.* 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.
- Kalinkina D. S., Spiridonov S. E. First report of *Steinerinema affine* (Bovien, 1937) Wouts, Mrácek, Gerdin and Bedding, 1982 from Russian Federation // *Russian Journal of Nematology*. 2015. Vol. 23, N 2. P. 153–154.
- Keith A. M., Brooker R. W., Osler G. H. M., Chapman S. J., Burslem F. R. P., van der Wall R. Strong impacts of belowground tree inputs on soil nematode trophic composition // *Soil Biol. Biochem.* 2009. Vol. 1, N 6. P. 1060–1065. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.009>
- Kitagami Y., Matsuda Y. Community and trophic structure of soil nematode in Japanese coastal pine forest // *Russian Journal of Nematology*. 2015. Vol. 23, N 2. P. 160.
- Kumari S. Description of *Paratrichodorus pachydermus* (Nematoda: Trichodoridae) from the Czech Republic // *Helminthologia*. 2010. Vol. 47. P. 196–198.
- Liu J., Chen Y., Du Ch., Liu X., Ma Q., Zhang X., Wang D. Interactive effects of nitrogen addition and litter on soil nematodes in grassland // *Eur. J. Soil Sci.* 2019. Vol. 70. Is. 3. P. 697–706. <https://doi.org/10.1111/ejss.12779>
- Liu X., Liang S., Tian Y., Wang X., Liang W., Zhang X. Effect of land use on soil nematode community composition and co-occurrence network relationship // *J. Integrative Agricult.* 2023. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2023.11.019>.
- Lozzaro L., Mazza G., d'Errico G., Fabiani A., Giuliani C., Inghilesi A. F., Lagomarsino A., Landi S., Lastrucci L., Pastorelli R., Roversi P. F., Torrini G., Tricarico E., Foggi B. How ecosystems change following invasion by *Robinia pseudoacacia*: insights from soil chemical properties and soil microbial, nematode, microarthropod and plant communities // *Sci. Total Environment*. 2018. Vol. 622–623. P. 1509–1518.
- Magnusson C. Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover // *Holarctic Ecol.* 1983. Vol. 6, N 2. P. 175–182.
- Morriën E., Duyts H., van der Putten W. H. Effects of native and exotic range-expanding plant species on taxonomic and functional composition of nematodes in the soil food web // *Oikos*. 2012. Vol. 121, N 2. P. 181–190.
- Neely C. L., Beare M. H., Hargrove W. L., Coleman D. C. Relationships between fungal and bacterial substrate-induced respiration, biomass and plant residue decomposition // *Soil Biol. Biochem.* 1991. Vol. 23. Is. 10. P. 947–954. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(91\)90175-J](https://doi.org/10.1016/0038-0717(91)90175-J)
- Neher D. A., Weicht T. R. Nematode Genera in Forest Soil Respond Differentially to Elevated CO₂ // *J. Nematol.* 2013. Vol. 45, N 3. P. 214–222.
- Ni Y., Yang T., Zhang K., Shen C., Chu H. Fungal communities along a small-scale elevational gradient in an alpine tundra are determined by soil carbon nitrogen ratios // *Front. Microbiol.* 2018. Vol. 9. P. 1815. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01815>
- Osler G. H. R., Sommerkorn M. Toward a complete soil C and N cycle: Incorporating the soil fauna // *Ecology*. 2007. Vol. 88. P. 1611–1621. doi: 10.1890/06-1357.1
- Pokharel R., Marahatta S. P., Handoo Z. A., Chitwood D. J. Nematode community structures in different deciduous tree fruits and grape in Colorado, USA and impact of organic peach and apple production // *Eur. J. Soil Biol.* 2015. Vol. 67. P. 59–68.
- Porazinska D. L., Pratt P. D., Giblin-Davis R. M. Consequences of *Melaleuca quinquenervia* invasion on soil nematodes in the Florida Everglades // *J. Nematol.* 2007. Vol. 39, N 4. P. 305–312.
- Renčo M., Balezentiene L. An analysis of soil free-living and plant-parasitic nematode communities in three habitats invaded by *Heracleum sosnowskyi* in central Lithuania // *Biol. Invasions*. 2015. Vol. 17. P. 1025–1039.
- Renčo M., Cerevkova A., Homolova Z. Nematode communities indicate the negative impact of *Reynoutria japonica* invasion on soil fauna in ruderal habitats of tatra national park in Slovakia // *Global Ecol. Conservat.* 2021. Vol. 26. e01470. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01470>
- Renčo M., Cermak V., Cerevkova A. Composition of soil nematode communities in native birch forests in Central Europe // *Nematology*. 2012. Vol. 14, N 1. P. 15–25.
- Renčo M., Gomoryova E., Cerevkova A. The effect of soil type and ecosystems on the soil nematode and microbial communities // *Helminthologia*. 2020. Vol. 57, N 2. P. 129–144. doi: 10.2478/helm-2020-0014
- Skwiercz A. T. Nematodes (NEMATODA) in polish forests. I. Species inhabiting soils of nurseries // *J. Plant Protection Res.* 2012. Vol. 52, N 1. P. 169–179.

- Sohlenius B., Boström S. Annual and long-term fluctuations of the nematode fauna in a Swedish Scots pine forest soil // *Pedobiologia*. 2001. Vol. 45. P. 408–429.
- Tu C., Lu Q., Zhand Y., Tian J., Gao Y., Liu Y., Yang H., Chen L., Zhang Y., Wang J., Xiao J. The soil nematode community indicates the soil ecological restoration of the *Pinus massoniana* plantation gap replanted with *Cinnamomum longipaniculatum* // *Ecol. Indicat.* 2022. Vol. 136. 108678 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108678>
- van Bezoijen J. Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University Press, 2006. 112 p.
- van der Putten W. H., Yeates G. W., Duyts H., Reis S. Invasive plants and their escape from root herbivory: a worldwide comparison of the root-feeding nematode communities of the dune grass *Ammophila arenaria* in natural and introduced ranges // *Biol. Invasions*. 2005. Vol. 7. P. 733–746. doi: 10.1007/s10530-004-1196-3
- Viketoff M., Bengtsson J., Sohlenius B., Berg M., Petchey O., Palmborg C., Huss-Danell K. Long-term effects of plant diversity and compositionon soil nematode communities in model grasslands // *Ecology*. 2009. Vol. 90, N 1. P. 90–99. <https://doi.org/10.1890/08-0382.1>
- Vonk J. A., Breure A. M., Mulder C. Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2013. Vol. 179. P. 133–138. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.08.007>
- Wardle D. A., Yeates G. W., Williamson W., Bonner K. I. The response of three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups // *Oikos*. 2003. Vol. 102, N 1. P. 45–56.
- Wasilewska L. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // *Russian Journal of Nematology*. 1997. Vol. 5, N 2. P. 113–126.
- Wasilewska L., Bienkowski P. Experimental study on the occurrence and activity of soil nematodes in decomposition of plant material // *Pedobiologia*. 1985. N 1. P. 41–57.
- Wei C., Zheng H., Li Q., Lü X., Yu Q., Zhang H., Chen Q., He N., Kardol P., Liang W. et al. Nitrogen Addition Regulates Soil Nematode Community Composition through Ammonium Suppression // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. e43384.
- Yeates G. W., Bardgett R., Cook R., Hobbs P. J., Bowling P. J., Potter J. F. Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic management regimes // *J. Appl. Ecol.* 1997. Vol. 34. P. 453–470.
- 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 outlайн for soil ecologists // *J. Nematol.* 1993. Vol. 25, N 3. P. 315–331.
- Yeates G. W., Newton P. C. D., Ross D. J. Response of soil nematode fauna to naturally elevated CO₂ levels influenced by soil pattern // *Nematology*. 1999. Vol. 1. P. 285–293.
- Yeates G. W., Williams P. A. Influence of three invasive weeds and site factors on soil microfauna in New Zealand // *Pedobiologia*. 2001. Vol. 4. P. 367–383.
- Yergeau E., Bokhorst S., Huiskes A. H. L., Boscher H. T. S., Aerts R., Kowalchuk G. A. Size and structure of bacterial, fungal and nematode communities along an Antarctic environmental gradient // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2007. Vol. 59. Is. 2. P. 436–451. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00200.x>
- Zhang Z., Zhang X., Mahamood M., Zhang Sh., Huang Sh., Liang W. Effect of long-term combined application of organic and inorganic fertilizers on soil nematode communities within aggregates // *Sci. Rep.* 2016. Vol. 6 (1). 31118. doi: 10.1038/srep31118
- Zhao C., Guo E., Shao Y., Zhang W., Zhang C., Liu Y., Li Y., Zou X., Fu Sh. Impacts of litter addition and root presence on soil nematode community structure in a young *Eucalyptus* plantation in southern China // *Forest Ecol. Management*. 2021. Vol. 479. 118633. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118633>

Are soil nematode communities altered by tree introduction and prolonged cultivation in Subarctic region?

D. S. KALINKINA, A. A. SUSHCHUK, E. M. MATVEEVA

*Institute of Biology of the Karelian Research Centre
of the Russian Academy of Sciences (KarRC RAS)
11, Pushkinskaya str., Petrozavodsk, 185910, Russia
E-mail: kalinkinads@gmail.com*

This study is focused on soil nematode communities in under-crown areas of tree plants introduced to and cultivated for a long time in the botanical garden on Is. Bolshoy Solovetsky (Arkhangelsk Region, Russia). Soil nematode communities of natural forests (pine-, spruce-, birch stands) were studied as the control. The study has demonstrated that the taxonomic diversity and abundance of nematodes, as well as the share of plant parasites in the trophic structure of nematode communities in the soil under introduced trees were higher compared to natural forests. The ecological indices (structure index SI, enrichment index EI) changed non-uniformly and so had poor performance as tools for evaluating the consequences of the plant introductions for the soil ecosystem. Correlation analysis revealed a significant positive relationship between the content of carbon and nitrogen in soil and the absolute and relative abundance and the taxonomic diversity of plant parasites, as well as a significant negative relationships between C: N and fungal feeders, also between the soil pH and the taxonomic diversity of nematodes and the relative abundance of bacterial feeders and EI. The entomopathogenic nematode *Steinernema affine* Bovien revealed on the island has been reported for the first time in Russia.

Key words: soil nematodes, introduced tree plants, subarctic region, taxonomic diversity, community structure, abiotic factors.