

Сообщества почвенных нематод подкронового пространства деревьев, интродуцированных на территории полярно-альпийского ботанического сада

Д. С. КАЛИНКИНА¹, А. А. СУЩУК¹, Е. М. МАТВЕЕВА¹, И. В. ЗЕНКОВА²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ “КарНЦ РАН”
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: kalinkinads@gmail.com

² Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ “КНЦ РАН”
184209, Апатиты, м-н Академгородок, 14А

Статья поступила 19.02.2018

После доработки 05.06.2018

Принята к печати 08.06.2018

АННОТАЦИЯ

Изучены сообщества нематод в прикорневой почве древесных растений, интродуцированных на открытых участках Полярно-альпийского ботанического сада КНЦ РАН в Мурманской обл. В условиях интродукции выявлены нематоды, принадлежащие к 48 таксономическим категориям при наибольшем разнообразии бактериотрофов (56 % от общего числа выявленных таксонов) и паразитов растений (21 %). Показана тенденция снижения количества родов в ряду “лиственная порода – хвойная порода – естественный биоценоз”; аналогичная закономерность показана для группы паразитов растений. Найдены редкие для Северо-Запада России таксоны паразитов. Обнаружен адаптивный механизм у нематод вида *Rhabditis producta* Schneider, 1866, связанный с задержкой откладки яиц и их последующим развитием до личинок в полости тела самок, который имеет большое значение для выживания потомства в неблагоприятных условиях окружающей среды на Севере. В рамках проведенного исследования установлена достоверная корреляция между таксономическим разнообразием нематод и большинством исследованных почвенных свойств (рН, зольность, N, P); относительным обилием политрофов и нематод, ассоциированных с растениями и содержанием органического вещества, органического углерода, а также соотношением C : N; относительным обилием группы нематод – паразитов растений и площадью проективного покрытия растительности.

Ключевые слова: почвенные нематоды, древесные интродуценты, ботанический сад, структура сообществ, нематоды-паразиты растений, Мурманская обл.

Изучение природных закономерностей формирования сообществ педобионтов и их адаптаций к экстремальным и изменяющимся условиям природной среды, а также выявление последствий деятельности человека, в частности инвазии чужеродных видов в

местные, исторически сложившиеся сообщества являются актуальными направлениями развития фундаментальной биологической науки. Приоритетным объектом для проведения исследований по этим направлениям являются нематоды (лат. *Nematoda*) – круг-

лые черви, имеющие распространенные по всему миру и достигающие высокого видового и экологического разнообразия и обилия.

Проблема биологических инвазий, называемых специалистами “биологическим загрязнением”, 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. Важным фактором, способствующим заносу и распространению фитопаразитических нематод в нехарактерных для них экосистемах, является преднамеренная интродукция различных видов растений. Кроме того, адвентизация флоры оказывает опосредованное влияние на микроклиматические характеристики среды обитания педобионтов, приводя к изменениям структуры их сообществ и варьированию степени агрессивности рас паразитических организмов, которые за пределами их традиционных мест обитания создают угрозу для аборигенной флоры. В настоящее время широко обсуждаемым вопросом в нематологической литературе является изучение влияния инвазии различных видов травянистых и древесных растений на сообщества почвенных нематод [van der Putten et al., 2005; Porazinska et al., 2007; Lozzaro et al., 2017]. Гораздо меньшее внимание отводится воздействию планомерной интродукции и выращиванию новых видов растений на особенности фауны почвенных нематод в целом и группы фитопаразитов, в частности. Существуют только отрывочные данные, касающиеся данного вопроса, на примере питомников древесных пород [Skwierz, 2012; Chalanska, Labanowski, 2014], агроценозов с плодово-ягодными культурами [Таболлин, 2010; Pokharel et al., 2015], рекультивируемых ландшафтов с посадками лиственных и хвойных деревьев [Hanel, 2008] и условий закрытого грунта в ботанических садах [Gubin, Sigareva, 2014]. К настоящему времени авторами статьи проведены исследования в нескольких центрах интродукции на территории Республики Карелия, которые показали, что корнеобитаемый слой в местах посадок растений-интродуцентов характеризуется более высокими численностью, относительным обилием и таксономическим разно-

образием группы паразитов растений по сравнению с естественными биоценозами региона [Калинкина и др., 2016; Суцук и др., 2016]. Также дополнительную актуальность придают региональные особенности территории исследования. Кольская Субарктика характеризуется экстремальными природными условиями, выражающимися в переувлажненности и бедности почв, коротком периоде вегетации, что обуславливает специфические черты педобионтов, обитающих здесь. В целом почвенные животные в условиях холодного климата вынуждены вырабатывать различные приспособительные механизмы выживания, такие как высокая продуктивность в течение короткого летнего периода или ограничение разнообразия и метаболизма [Паринкина, 1989; Мелехина, 2011]. Сведения о почвенных нематодах тундровых экосистем Европейского Севера на сегодняшний день малочисленны. В литературных источниках имеются данные о фауне нематод островов Белого моря [Груздева и др., 2005], Мурманской области (Россия), Финляндии и Норвегии [Суцук, Матвеева, 2014], Швеции [Sohlenius, Boström, 2001], а также северного Урала [Ryss, 1992]. 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.

Часто изучение сообществ почвенных нематод в субполярных областях проводится в составе крупномасштабных исследований в сравнении с экосистемами других географических зон. Так, рядом исследований почвенных нематод в широтном градиенте показано, что в условиях высоких широт наблюдается снижение таксономического разнообразия и выровненности сообществ нематод [Boag, Yeates, 1998; Nielsen et al., 2014]. Другими авторами, напротив, получена тенденция к увеличению таксономического разнообразия при продвижении к высоким широтам, или каких-либо закономерностей не отмечено [Procter, 1984; Wu et al., 2011].

В связи с вышеизложенной актуальностью исследования и отсутствием детальных ра-

бот, посвященных сообществам почвенных нематод под влиянием дендроинтродукции в экосистемах Севера, определена цель настоящей работы – изучение особенностей фауны почвенных нематод, в том числе фитопазителей, в прикорневой почве древесных растений, интродуцированных в условиях открытого грунта в заполярном регионе (Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина).

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН (ПАБСИ КНЦ РАН) расположен в северотаежной подзоне Мурманской области у подножия Хибинской горы Вудъяврчорр (67°38' с. ш.; 33°40' в. д.). Район характеризуется специфическим горным микроклиматом с высоким количеством осадков (до 800 мм/год) и непродолжительным сезонном вегетации (около 110 дней); период с положительной температурой воздуха длится около 168 дней. Несмотря на холодный, влажный горный микроклимат, на протяжении нескольких десятилетий на значительной площади ботанического сада в условиях открытого грунта успешно выращивают виды растений, нетипичные для Мурманской обл. и других заполярных регионов. К настоящему времени общее число древесных интродуцентов ПАБСИ приближается к 400 видам, и для большинства из них данная территория является самой северной точкой произрастания [Жиров, Лукьянова, 2009]. Занос чужеродных видов беспозвоночных возможен здесь как при посадке завозных растений, так и посеве семенного материала или при внесении на делянки специализированных почвенных смесей. Специалисты ПАБСИ КНЦ РАН успешно разрабатывают методы защиты тепличных растений от вредоносных видов насекомых (например, трипсов) и паукообразных (клещей), однако проблеме инвазии нематод в почвах теплиц и в открытом грунте ботанического сада внимания не уделялось. Интересные сведения об особенностях сообществ почвенных нематод могут быть получены и для естественных биоценозов Кольской Субарктики как эталонных участков для сравнительного анализа с сообществами нематод в условиях дендроинтродукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор образцов проводили в 2014 и 2017 гг. в верхнем корнеобитаемом слое почвы в пределах подкroнового пространства восьми видов хвойных и широколиственных пород деревьев, произрастающих на двух открытых стационарах ПАБСИ КНЦ РАН. Расстояние между деревьями-интродуцентами в пределах каждого стационара составляло несколько метров, между интродуцентами разных стационаров – десятки метров. Список исследованных деревьев и видов, образующих растительный покров их подкroновых пространств, приведен в табл. 1. Почвенные образцы отбирали на глубину 10 см в девяти повторностях.

В качестве контроля выбрали типичное для предгорий и горно-лесного пояса Хибин разреженное березовое криволесье чернично-мохово-разнотравное в непосредственной близости от ботанического сада, недалеко от оз. Малый Вудъявр (67°39'48,8" с. ш.; 33°36'53,6" в. д.).

Березовое криволесье чернично-мохово-разнотравное – древесный ярус разреженный, состоит из березы извилистой *Betula pubescens* Ehrh (B.p.). Хорошо развит напочвенный покров с проективным покрытием около 90 %. В травяно-кустарничковом ярусе произрастают: золотарник *Solidago* sp., иван-чай *Chamerion* sp., луговик извилистый *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, черника *Vaccinium myrtillus* L., марьянник *Melampyrum* sp., мытник *Pedicularis* sp., голубика *Vaccinium uliginosum* L., ястребинка *Hieracium* sp., брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., седмичник *Trientalis* sp., можжевельник *Juniperus* sp. Моховый ярус – политрихум *Polytrichum* sp. и плевроциум *Pleurozium* sp.

Почвы на территории ботанического сада и в его окрестностях представлены Al-Fe-гумусовыми подзолами с мощностью органо-генного горизонта до 10 см. Анализ почвенных свойств выполнен по общепринятым методикам [Аринушкина, 1970] на базе химического отдела лаборатории наземных экосистем Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ “Кольский НЦ РАН”. Оценивали следующие параметры: величину pH почвенной вытяжки – потенциометрическим

Т а б л и ц а 1

Растительный покров подкroновых пространств исследованных интродуцентов

Вид дерева-интродуцента	Растения подкroновых пространств	Общее проективное покрытие, %
Пихта сибирская <i>Abies sibirica</i> Ledeb. (A.s.)	Манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm., иван-чай узколистный <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub, хвощ полевой <i>Equisetum arvense</i> L., сныть обыкновенная <i>Aegopodium podagraria</i> L., виды сем. Poacea	50
Лиственница сибирская <i>Larix sibirica</i> Lebed. (L.s.)	Иван-чай узколистный <i>Chamerion angustifolium</i> , герань луговая <i>Geranium pratense</i> L., клевер луговой <i>Trifolium pratense</i> L., кукушкин лен обыкновенный <i>Polytrichum commune</i> Hedw, коровяк обыкновенный <i>Verbascum thapsus</i> L., хвощ полевой <i>Equisetum arvense</i> L., виды семейства Poacea; в подросте рябина обыкновенная <i>Sorbus aucuparia</i> L.	40
Липа сердцевидная <i>Tilia cordata</i> Mill. (T.c.)	Манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm, герань луговая <i>Geranium pratense</i> L., клевер луговой <i>Trifolium pratense</i> L., чина луговая <i>Lathyrus pratensis</i> L., виды семейства Poacea	70
Клен остролистный <i>Acer platanoides</i> L. (A.p.)	Манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm., лютик ползучий <i>Ranunculus repens</i> L., чина луговая <i>Lathyrus pratensis</i> L., бодяк полевой <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., золотарник обыкновенный <i>Solidago virgaurea</i> L., герань луговая <i>Geranium pratense</i> L., виды сем. Poacea	60
Клен татарский <i>Acer tataricum</i> L. (A.t.)	Манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm, лютик <i>Ranunculus</i> sp., виды сем. Poacea	10
Вяз шершавый <i>Ulmus glabra</i> Huds (U.g.)	Манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm, клевер луговой <i>Trifolium pratense</i> L., золотарник обыкновенный <i>Solidago virgaurea</i> L., тысячелистник обыкновенный <i>Achillea millefolium</i> L., щавель обыкновенный <i>Rumex acetosa</i> L., виды семейства Poacea	40
Дуб черешчатый <i>Quercus robur</i> L. (Q.r.)	Манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm, тысячелистник обыкновенный <i>Achillea millefolium</i> L., клевер луговой <i>Trifolium pratense</i> L., лютик ползучий <i>Ranunculus repens</i> L., щавель кислый <i>Rumex acetosa</i> L., золотарник обыкновенный <i>Solidago virgaurea</i> L., виды сем. Poacea	60
Ясень американский <i>Fraxinus americana</i> L. (F.a.)	Манжетка обыкновенная <i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm., клевер луговой <i>Trifolium pratense</i> L., сныть обыкновенная <i>Aegopodium podagraria</i> L., щавель обыкновенный <i>Rumex acetosa</i> L., колокольчик круглолистный <i>Campanula rotundifolia</i> L., виды сем. Poacea	40

методом, содержание органического вещества – в виде потерь при прокаливании (ППП, %), органический углерод (С, %) – сжиганием по Тюрину, общий азот (N, %) – сжиганием по Кьельдалю с титриметрическим окончанием, подвижный фосфор (Р, мг/кг) – вытяжкой по Кирсанову со спектрофотметрическим окончанием, подвижный калий (К, мг/кг) – атомно-абсорбционным методом. Почвенные параметры в местах исследования приведены в табл. 2.

Обработка нематологического материала включала: выделение нематод из почвы (навеска 30 г) модифицированным методом Бермана; фиксацию материала при помощи ТАФ (триэтанолламин, формалин и вода в соотно-

шении 2 : 7 : 91); изготовление временных глицериновых препаратов, на которых производили идентификацию нематод, половозрелых особей до вида, личинок – до рода [van Bezooijen, 2006]. Для выполнения нематологических исследований использовали оборудование центра коллективного пользования научным оборудованием «Центр коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»».

Оценка состояния сообществ почвенных нематод проводили по следующим параметрам: таксономическое разнообразие, плотность популяций нематод (экз./100 г сырой почвы), эколого-трофическая структура.

Т а б л и ц а 2

Параметры почвы в подкроновом пространстве исследованных древесных пород

Порода	pH	Зольность, %	ППП, %	C _{орг} , моль/кг	C _{орг} , %	N _{общ} , моль/кг	N _{общ} , %	C : N	K, мг/кг	P, мг/кг
A.s.	5,60	63,0	46,1	15,02	18,05	0,56	0,79	26,8	490,96	64,42
L.s.	5,56	74,1	34,1	10,4	12,53	0,41	0,57	25,4	293,68	90,38
T.c.	5,60	73,7	36,7	9,2	11,02	0,56	0,78	16,4	483,75	69,06
A.p.	6,01	68,7	43,9	12,9	15,60	0,64	0,90	20,3	372,67	92,34
A.t.	6,15	80,3	27,1	8,3	9,99	0,41	0,58	20,3	393,61	91,09
U.g.	6,04	80,3	31,1	11,9	14,33	0,48	0,67	24,9	660,38	134,52
Q.r.	6,06	86,2	20,1	7,9	9,48	0,41	0,58	19,2	465,61	115,05
F.a.	6,08	79,6	28,6	7,6	9,14	0,44	0,62	17,3	255,24	76,71
B.p.	4,60	22,5	91,8	36,3	43,63	1,29	1,82	28,2	896,02	56,50

П р и м е ч а н и е. PPP – потери при прокаливании; B.p. – контрольный участок березового криволе-
сья, образованного березой извилистой *Betula pubescens* Ehrh; обозн. пород см. в табл. 1.

Разнообразие фауны нематод также оце-
нено на основе расчетов индексов Маргале-
фа, Шеннона, Симпсона и индекса Чао вто-
рого уровня (Chao2). Алгоритм Chao2 выбран
как наиболее сбалансированный и показыва-
ющий достаточно хорошую эффективность
прогноза общего видового богатства [Шити-
ков и др., 2010].

Эколого-трофическое группирование не-
матод осуществляли на основе классифика-
ции Йейтса [Yeates et al., 1993], адаптиро-
ванной авторами статьи к русскоязычной тер-
минологии с выделением шести трофических
групп: бактериотрофы (Б), микотрофы (М),
политрофы (П), хищники (Х), нематоды, ас-
социированные с растениями (Аср) и пара-
зиты растений (Пр).

Вследствие малого числа повторностей
при статистической обработке данных исполь-
зовали *H*-критерий Краскела – Уоллиса. Раз-
личия между группами считали достоверными
при $p < 0,05$. Числовые данные представле-
ны в форме $M \pm SE$ (среднее значение $\pm$ стан-
дартная ошибка среднего).

Для выявления специфики сообществ поч-
венных нематод, сформировавшихся под раз-
ными видами древесных интродуцентов, а
также для сравнения с естественным биоце-
нозом, использовали метод главных компо-
нент, кластерный и корреляционный анали-
зы. Кластеризацию выполняли с применением
евклидовой меры расстояний с целью вклю-
чения в анализ не только видового состава
нематод (по принципу присутствие/отсутст-

вие), но и количественных признаков (чис-
ленность нематод каждого таксона, экз./100 г
почвы). Зависимость различных показателей
сообществ нематод от особенностей раститель-
ного покрова и значений почвенных парамет-
ров анализировали с использованием коэф-
фициента ранговой корреляции Спирмена.

Расчеты выполнены при помощи програм-
мы PAST 1.68. [Hammer et al., 2001], Statisti-
ca 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

**Таксономическое разнообразие и числен-
ность почвенных нематод.** Результаты иссле-
дования показали, что фауна почвенных не-
матод в корнеобитаемом слое почвы расте-
ний-интродуцентов ПАБСИ представлена
48 таксонами нематод, 11 из которых явля-
ются общими. К их числу относятся следую-
щие роды: *Rhabditis*, *Plectus*, *Alaimus*, *Eudory-
laimus*, *Clarkus*, *Aphelenchoides*, *Tylencholaimus*,
Malenchus, *Aglenchus*, *Filenchus*, *Pratylenchus*.
Общими для всех исследованных древесных
пород, включая березовое криволестье, оказа-
лись всего четыре таксона: бактериотрофы
рода *Plectus* (*Plectus* sp.), микотрофы из рода
Aphelenchoides, политрофы рода *Eudorylai-
mus* и ассоциированные с растениями нема-
тоды рода *Malenchus*. В свою очередь, толь-
ко в контрольном березовом криволестье об-
наружены бактериотрофы видов *Monhystrella*
plectoides Cobb, 1918, *Plectus parietinus* Basti-
an, 1865, *Rhabditis* sp., *Steinernema* sp., *Tera-*

Т а б л и ц а 3

Таксономическое разнообразие нематод в почве подкроновых пространств исследованных древесных пород

Таксоны нематод	Древесная порода								
	A.s.	L.s.	T.c.	A.p.	A.t.	U.g.	Q.r.	F.a.	B.p
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Бактериотрофы									
<i>Achromadora</i> sp.	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Acrobeldoides buetschlii</i>	+	+	+	–	+	+	+	+	+
<i>Anaplectus granulosus</i>	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alaimus primitivus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Bunonema</i> sp.	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cephalobus persegnis</i>	–	–	–	–	+	–	+	–	–
<i>Cervidellus</i> sp.	+	+	–	–	–	+	–	+	–
<i>Chiloplacus</i> sp.	–	–	+	–	–	–	+	–	–
<i>Eucephalobus striatus</i>	+	–	+	–	+	+	+	+	–
<i>E. oxyuroides</i>	+	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eumonhystera</i> sp.	–	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>Heterocephalobus elongatus</i>	+	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Metateratocephalus</i> sp.	+	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Monhystrella plectoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Panagrolaimus rigidus</i>	+	+	–	+	+	+	+	+	–
<i>Plectus longicaudatus</i>	–	+	–	+	–	–	–	–	–
<i>P. parietinus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>P. rhizophilus</i>	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>P. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	–	–	–	+	–	+	–	–	+
<i>Prodesmodora</i> sp.	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Protorhabditis</i> sp.	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Rhabditis producta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>R. sp.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Steinernema</i> sp.*	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Teratocephalus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Нематода**	–	–	+	+	–	+	–	–	–
Микотрофы									
<i>Aphelenchoides</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aphelenchus avenae</i>	–	–	–	–	+	+	+	+	–
<i>Diphtherophora</i> sp.	–	–	+	–	+	+	+	+	–
<i>Ditylenchus</i> sp.	+	+	+	–	+	+	+	+	+
<i>Tylencholaimus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	–
Политрофы									
<i>Aporcelaimellus</i> sp.	+	+	+	+	–	+	–	+	–
<i>Enchodelus</i> sp.	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Eudorylaimus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesodorylaimus</i> sp.	+	–	–	+	+	–	+	+	–
Хищники									
<i>Clarkus papillatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	–
Нематоны, ассоциированные с растениями									
<i>Aglenchus agricola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Coslenchus costatus</i>	–	+	–	–	+	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Filenchus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Lelenchus leptosoma</i>	+	+	–	+	+	+	+	–	–
<i>Malenchus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tylenchus</i> sp.	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Паразиты растений									
<i>Cephalenchus leptus</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Helicotylenchus pseudorobustus</i>	+	–	+	+	–	+	+	+	–
<i>Nagelus leptus</i>	+	–	+	+	+	+	+	+	–
<i>Paratylenchus bukowinensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>P. nanus</i>	–	–	–	–	+	–	–	+	–
<i>P. straeleni</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>P. sp.</i>	+	+	–	–	–	–	–	+	–
<i>Paratrichodorus pachydermus</i>	–	–	–	+	–	+	+	–	–
<i>Rotylenchus robustus</i>	–	–	+	+	+	–	+	–	–
<i>Pratylenchus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.	+	–	+	–	–	+	+	–	–
Всего таксонов	27	23	25	24	26	28	29	26	14
Chao 2	27	30	30	27	35	29	35	27	14
Индекс Маргалефа	3,68	2,47	4,0	3,55	3,44	3,94	3,96	2,77	1,30
Индекс Симпсона	0,87	0,85	0,78	0,82	0,78	0,77	0,79	0,46	0,64
Индекс Шеннона	3,60	3,29	2,85	3,13	3,05	3,20	3,30	1,86	2,23

П р и м е ч а н и е. (+/–) – присутствие/отсутствие таксона; * – паразиты беспозвоночных, личинки обитают в почве; ** – единичные поврежденные особи; обозн. пород см. в табл. 1.

tocephalus sp. и фитопаразит *Paratylenchus straeleni* de Coninck, 1931. Наиболее разнообразно представлены трофические группы бактериотрофов (27 таксонов, или 56 % от общего числа выявленных таксонов в условиях интродукции) и паразиты растений (10 таксонов, или 21 %). Микотрофы, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, насчитывали от четырех до шести таксонов, или 8–11 % общего разнообразия. Хищные нематоды представлены единственным видом *Clarkus papillatus* Bastian, 1865, найденным в прикорневой почве всех интродуцентов.

Среди исследованных интродуцентов, наибольшим таксономическим разнообразием почвенных нематод отличались посадки дуба черешчатого и вяза шершавого (29 и 28 видов соответственно), наименьшим – лиственницы сибирской – 23 вида. В то время как почва в березовом криволесье выделялась самым низким значением этого показателя – 13 родов (14 видов), что подтверждается самым низким значением индекса Маргалефа (1,30) (табл. 3). Прогнозирование общего ви-

дового богатства на основе алгоритма Chao2 для всех исследованных точек позволяет предположить, что оно оценено на достаточном уровне, более чем на 73 % (см. табл. 3). Значения индексов Шеннона и Симпсона показали, что для большинства интродуцентов характерно более высокое видовое богатство и выровненность фауны нематод по сравнению с естественным биоценозом, исключением среди листовенных интродуцентов является ясень американский с минимальными значениями показателей (1,86 и 0,46 соответственно) (см. табл. 3).

Различия в таксономическом составе и численности отдельных таксонов почвенных нематод, выявленные между интродуцированными породами и естественным лесным биоценозом, привели к обособлению древесных пород в два независимых кластера (рис. 1); кроме того, различия в сообществах нематод под дендроинтродуцентами определили их группировку в подкластеры, при этом хвойные интродуценты образовали самостоятельный подкластер вследствие выраженного сходства фаун. Число таксонов паразитов

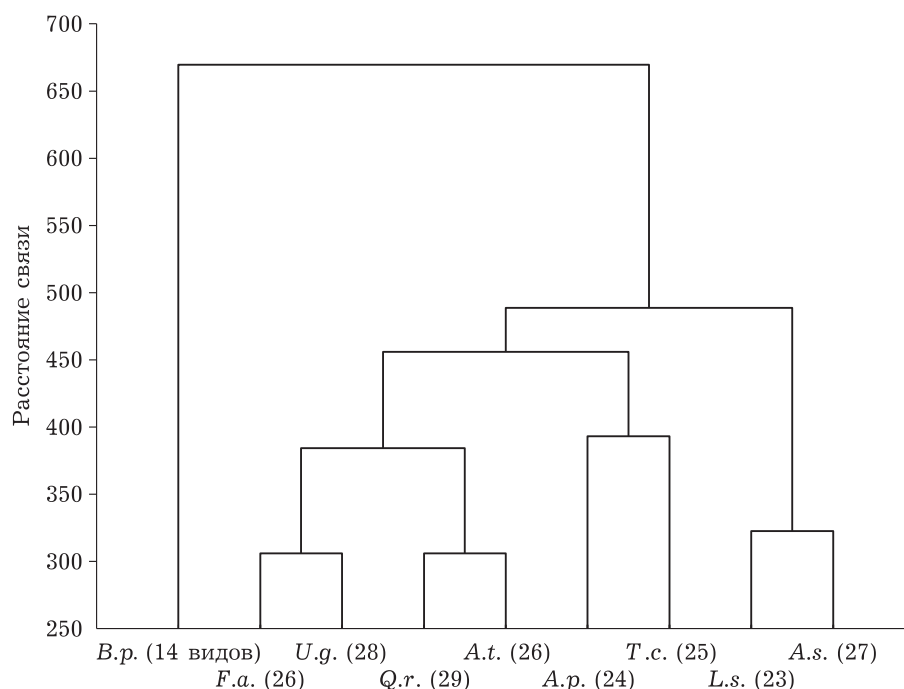


Рис. 1. Кластеризация исследованных древесных пород по таксономическому разнообразию почвообитающих нематод (Complete Linkage method, Euclidean distances).

Число выявленных таксонов нематод указано в скобках. Обозн. древесных пород см. табл. 1

растений под интродуцентами составляло от 2 до 6. В целом почва в подкроновом пространстве лиственных интродуцентов отличалась более высоким разнообразием фитопаразитических нематод (4–6 родов), чем хвойных (2–5). Данная эколого-трофическая

группа в контрольном биотопе представлена одним таксоном – *P. straeleni* (см. табл. 3). В прикорневой почве интродуцентов найдены редкие для Севера и Северо-Запада России виды нематод: *Nagelus leptus* Allen, 1955, *Cephalenchus leptus* Siddiqi, 1963, *Rotylenchus ro-*

Т а б л и ц а 4

Численность нематод в почве подкроновых пространств исследованных древесных интродуцентов

Порода дерева		Численность, $M \pm SE$, экз./100 г почвы		
		Общая	Пр	Аср
Хвойные интродуценты	A.s.	890 ± 38^b	64 ± 14^a	116 ± 19^d
	L.s.	$11\,111 \pm 1591^e$	662 ± 199^d	643 ± 159^f
Лиственные интродуценты	T.c.	497 ± 39^a	280 ± 58^e	35 ± 6^a
	A.p.	526 ± 65^a	309 ± 64^c	41 ± 9^a
	A.t.	1440 ± 94^c	328 ± 57^c	109 ± 16^{cd}
	U.g.	952 ± 116^b	105 ± 11^{ab}	72 ± 22^b
	Q.r.	1178 ± 118^{bc}	151 ± 15^b	84 ± 14^{bc}
	F.a.	5810 ± 671^d	259 ± 86^c	297 ± 42^e
Березовое криволесье	B.p.	9975 ± 1611^e	5710 ± 959^e	797 ± 257^g

П р и м е ч а н и е. Пр – паразиты растений; Аср – нематоды, ассоциированные с растениями; обозначения пород см. в табл. 1; значения численности нематод в почве под исследованными породами с разными буквенными обозначениями внутри столбцов статистически различаются ($p < 0,05$).

Эколого-трофическая структура сообществ нематод в прикорневой почве в местах посадки деревьев-интродуцентов на территории ПАБСИ

Порода	Эколого-трофические группы нематод, %					
	Б	М	П	Х	Аср	Пр
<i>A.s.</i>	31,7 ± 3,9 ^f	33,1 ± 6,2 ^c	12,6 ± 2,6 ^b	3,2 ± 0,9 ^d	13,2 ± 1,8 ^b	6,3 ± 1,5 ^d
<i>L.s.</i>	66,7 ± 1,7 ^b	14,2 ± 2,2 ^a	10,1 ± 1,8 ^b	0,3 ± 0,3 ^a	5,2 ± 1,3 ^a	0,7 ± 0,3 ^e
<i>T.c.</i>	3,2 ± 1,5 ^a	17,2 ± 5,9 ^{abc}	1,3 ± 0,7 ^{ac}	1,4 ± 0,7 ^{abd}	5,9 ± 1,7 ^a	65,4 ± 11,7 ^{abc}
<i>A.p.</i>	9,6 ± 2,1 ^d	5,8 ± 1,1 ^b	4,9 ± 1,4 ^d	7,1 ± 1,5 ^{cd}	7,7 ± 2,0 ^a	63,7 ± 7,8 ^c
<i>A.t.</i>	47,3 ± 3,2 ^c	14,4 ± 2,4 ^a	3,6 ± 0,9 ^{ad}	3,6 ± 0,9 ^{bcd}	7,7 ± 1,1 ^{ab}	22,7 ± 4,3 ^a
<i>U.g.</i>	66,5 ± 3,2 ^b	9,6 ± 1,7 ^{ab}	1,6 ± 0,6 ^{ac}	3,8 ± 0,9 ^{cd}	6,7 ± 1,6 ^a	11,1 ± 1,1 ^b
<i>Q.r.</i>	57,5 ± 4,7 ^{bc}	11,8 ± 1,3 ^a	0,6 ± 0,3 ^c	6,5 ± 1,8 ^{cd}	7,0 ± 2,0 ^a	14,9 ± 2,3 ^{ab}
<i>F.a.</i>	80,1 ± 3,8 ^e	8,2 ± 2,2 ^{ab}	0,9 ± 0,5 ^c	0,6 ± 0,3 ^a	5,1 ± 1,3 ^a	4,0 ± 1,8 ^d
<i>B.p.</i>	22,2 ± 3,9 ^f	1,4 ± 0,6 ^d	11,2 ± 2,3 ^b	0	8,0 ± 2,2 ^a	57,2 ± 6,5 ^a

П р и м е ч а н и е. Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Х – хищники; Аср – нематоды, ассоциированные с растениями; Пр – паразиты растений; обозн. пород см. в табл. 1; значения относительного обилия нематод в почве под исследованными породами с разными буквенными обозначениями внутри столбцов статистически различаются ($p < 0,05$).

bustus de Man, 1876, *Paratrichodorus pachydermus* Seinhorst, 1954.

В популяциях нематод вида *Rhabditis producta* Schneider, 1866, исследованных на территории ПАБСИ, обнаружены самки, содержащие внутри тела помимо яиц, вылупившихся и развившихся личинок второго возраста. В норме при индивидуальном развитии свободноживущих нематод яйца откладываются в окружающую среду, где и развиваются.

Численность почвенных нематод под древесными растениями-интродуцентами имела невысокие значения (497–1440 экз.), за исключением ясеня американского и липы сибирской, для которых отмечен значительный подъем численности: 5810 и 11 111 экз./100 г почвы соответственно (табл. 4). Плотность популяций нематод в естественном березняке статистически значимо превышала таковую для большинства интродуцированных деревьев. Абсолютные значения численности фитопаразитических нематод в условиях интродукции древесных пород варьировали, в то же время для естественного березняка показано возрастание этого показателя. Нематоды, ассоциированные с растениями, представлены равномерно в большинстве точек, некоторое возрастание показателя показано для березового криволеся и липы.

Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод. В ходе исследования эколого-трофической структуры сообществ почвенных нематод показано, что бактериотрофы, микотрофы и паразиты растений являются преобладающими группами (табл. 5). В почве под большинством исследованных культур доминирующей группой являются бактериотрофы, субдоминантами выступают паразиты растений (клен, вяз, дуб) или микотрофы (ясень, липа и позиция группы-доминанта под пихтой). В структуре сообществ под посадками хвойных пород снижается доля нематод-паразитов растений, увеличивается доля микотрофов и политрофов по сравнению с лиственными породами. Под липой и кленом остролистным на фоне наименьших значений общей численности нематод, показана доминирующая позиция группы Пр, которые составляли более 50 % от фауны (см. табл. 5). Доля нематод, ассоциированных с растениями не превышала 5–8 % от фауны независимо от вида растения-интродуцента, за исключением пихты сибирской с более высоким относительным обилием нематод Аср. Отрыв группы-доминанта – паразитов растений, низкая доля группы микотрофов и полное отсутствие хищников в эколого-трофической структуре сообщества показаны для исследованного березняка.

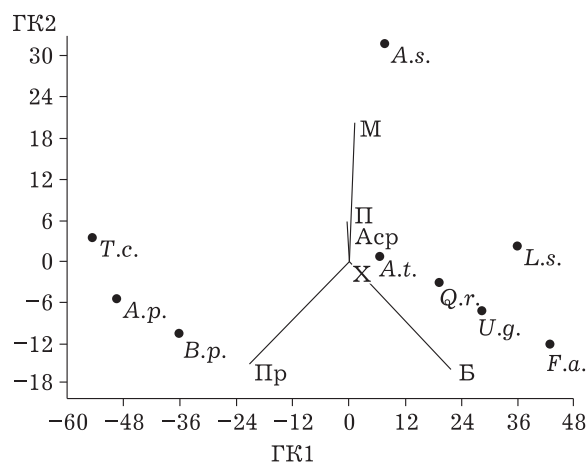


Рис 2. Ординация сообществ нематод, обитающих в прикорневой почве подкروновых пространств исследованных древесных пород. Первая (ГК1) и вторая (ГК2) главные компоненты объясняют более 97 % различий.

Обозн. древесных пород см. табл. 1

Специфичность сообществ почвенных нематод в условиях дендроинтродукции подтверждена анализом главных компонент. Показано, что около 79 % различий между сообществами (вдоль первой главной компоненты) обусловлены соотношением бактериотрофов и паразитов растений (рис. 2). Значительно меньшая часть различий (18,1 % – вдоль второй главной компоненты) связана с долей паразитов растений и бактериотрофов относительно микотрофов в сообществе. При ординации ценозов на основе эколого-трофической структуры сообществ обособляется группа

древесных растений с высокой долей паразитических нематод (более 60 % от фауны): клен, липа и естественный биоценоз; также выделяется группа интродуцентов со значительным преобладанием бактериотрофов в сообществе – это ясень, лиственница, вяз и дуб. Пихта с наиболее сбалансированной эколого-трофической структурой сообщества нематод заняла на графике обособленное положение.

Корреляционные связи между некоторыми нематологическими, почвенными и фитоценоотическими параметрами. Изучение влияния почвенных параметров на разнообразие нематод и количественные характеристики отдельных эколого-трофических групп в проведенном исследовании позволило установить связь между таксономическим разнообразием нематод и большинством исследованных почвенных свойств, в том числе достоверную положительную корреляцию между разнообразием и уровнем pH (табл. 6). Также показана достоверная положительная связь между соотношением C : N и значимостью группы политрофов и нематод, ассоциированных с растениями в почве. Другая важная зависимость получена между проективным покрытием травяного покрова исследуемой пробной площадки и относительным обилием нематод-паразитов растений (значимая сильная положительная корреляция) (см. табл. 6). Для других исследованных параметров показаны статистически незначимые средние и слабые корреляционные связи.

Т а б л и ц а 6

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между некоторыми нематологическими, почвенными и фитоценоотическими параметрами

Параметр	Число таксонов	Численность П	Численность Х	Обилие П	Обилие Х	Обилие Асп	Обилие Пр
pH	0,628*	-0,515	0,529	-0,272	0,503	-0,018	0,49
Зольность	0,701*	-0,382	0,778*	-0,297	0,539	-0,085	0,079
ППП	-0,152	0,564	-0,231	0,842*	0,006	0,632*	0,467
C _{орг} , %	0,024	0,552	-0,036	0,891*	0,176	0,772*	0,430
N _{общ} , %	0,862*	0,523	0,279	0,389	0,427	0,669	0,588
C : N	0,037	0,745*	0,055	0,903*	0,067	0,705*	0,091
P, мг/кг	0,671*	-0,564	0,784*	-0,285	0,770*	-0,049	0,091
ОПП, %	0,206	-0,155	0,069	0,229	0,329	0,418	0,752*

П р и м е ч а н и е. PPP – потери при прокаливании; ОПП – общее проективное покрытие; * – корреляция достоверна при $p < 0,05$; обозн. см. табл. 5.

ОБСУЖДЕНИЕ

В прикорневой почве под исследованными лиственными и хвойными древесными интродуцентами, завезенными из разных географических регионов и высаженными в разных частях ботанического питомника в разные годы, выявлено значительно большее разнообразие нематод по сравнению с естественным березовым криволесьем.

Вклад в это разнообразие вносили представители всех трофических групп, но в большей степени – фитопаразиты и бактериотрофы. Низкое таксономическое разнообразие нематод, отмеченное в естественном березняке, является общеизвестным фактом для биоценозов, расположенных в высоких широтах по сравнению с более южными регионами, как в глобальных биогеографических масштабах, так и региональных [Соловьева, 1986; Nielsen et al., 2014]. Так, например, для ельников в центральной части Республики Карелия в среднем таксономическое разнообразие составляет 24 рода, в южной – 29 [Суцук и др., 2017].

Закономерность снижения таксономического разнообразия группы паразитов растений в естественных биоценозах по сравнению с условиями интродукции согласуется с результатами исследований, проведенных ранее, в которых показано, что естественные леса среднетаежной зоны характеризуются низким разнообразием группы паразитов растений, либо полным их отсутствием, тогда как для деревьев в условиях интродукции и в пределах естественного ареала (более южные регионы), отмечается достаточно высокое разнообразие паразитов и наличие нехарактерных для Северо-Запада таксонов [Калинкина и др., 2016]. Найденный в березняке вид *P. straeleni* часто встречается во влажных лесных почвах и паразитирует на корнях древесных растений [Brzeski, 1998]. Наличие редких для региона видов нематод представляет особый интерес, например, нематоды сем. Trichodoridae паразитируют на корнях хозяйственно значимых групп растений (плодовые, ягодные, овощные, декоративные и древесные культуры), и способны к инокуляции вирусных инфекций растений. Кроме того, нельзя исключать вероятность, что данные виды проникли в экосистему во

время посадки саженцев интродуцентов. Увеличение разнообразия фитопаразитов и наличие редких для региона видов может объясняться локальными условиями, складывающимися в ботаническом саду. Вероятно, планомерный уход за территорией стационаров, периодическое скашивание напочвенной растительности, хорошая освещенность, особый гидротермический режим почв, внесение почвосмесей и специальных подкормок, способствуют произрастанию различных видов травянистых растений, которые являются предпочтительными пищевыми объектами для паразитов по сравнению со мхами и лишайниками, типичными для почвенного покрова северотаежных лесов [Viketoft et al., 2005].

Появление в популяции *R. producta* самок, содержащих внутри тела личинок второго возраста, можно охарактеризовать как адаптивный механизм для выживания потомства или даже целого вида. По мнению ряда авторов такой процесс вызывается неблагоприятными условиями в окружающей среде, например, низкой обеспеченностью пищевыми ресурсами и др. [Johnigk, Ehlers, 1999; Addis, 2014]. Микробиологический анализ почвы под интродуцентами в рамках данной работы не проводился, но результаты химического анализа почвенных образцов, из которых выделены нематоды, в частности – показатели органического углерода и потерь при прокаливании, отражают низкое содержание органического вещества в почве под исследованными интродуцентами и косвенно свидетельствуют о бедности микробных сообществ и недостатке пищевых ресурсов для нематод-бактериотрофов вида *R. producta*.

На достоверно более высокую численность нематод как физиологически водных беспозвоночных в естественном березняке положительно влияет и более стабильный гидротермический режим лесных почв, имеющих сомкнутый ярус напочвенной растительности по сравнению с местами посадок интродуцентов. Гидроморфизм подзолистых почв, обусловленный в предгорьях Хибин специфическим локальным микроклиматом – сочетанием высокого количества атмосферных осадков и их низкой испаряемостью в условиях короткого вегетационного периода и малой суммы положительных температур [Яков-

лев, 1961], а также наличие мощного слоя слаборазлагающейся лесной подстилки и отсутствие конкуренции со стороны других фитопаразитических видов обеспечили массовое развитие паразитического вида *P. straeleni* в березовом криволесье и его преобладание среди 14 выявленных здесь видов нематод. Без учета этого супердоминирующего вида численность нематод в березняке достигала ~3,5 тыс. экз./100 г, что по-прежнему превышало этот показатель под большинством интродуцентов главным образом за счет бактериотрофов. Статистически значимые превышения плотности популяций нематод в естественных лесах по сравнению с посадками деревьев получены и в центрах интродукции на территории Республики Карелия [Калинкина и др., 2016; Суцук и др., 2016].

Под двумя широколиственными породами интродуцентов ПАБСИ – липой и кленом остролистным – паразитические нематоды составляли основную долю численности (64–66 %). Эктопаразитические нематоды *R. robustus*, *H. pseudorobustus* способны увеличивать численность в несколько раз в период вегетации: их хозяевами, как правило, являются многолетние травы и зерновые культуры. Так, в прикорневой почве *Acer tataricum* – древесный интродуцент, представленный небольшим кустарником с несколькими стеблями, – численность и относительное обилие *R. robustus* составляли 313 экз./100 г почвы и 21,7 % соответственно, что вызывает опасения причинения вреда растению. Повышение относительного обилия фитопаразитических нематод в почве под интродуцентами согласуется с рядом исследований в ботанических садах на примере плодово-ягодных и цветочно-декоративных растений [Gubin, Sigareva, 2014], а также под саженцами древесных пород в лесных питомниках [Skwierz, 2012; Chalanska, Labanowski, 2014]. Также высокая доля паразитов растений в почве под интродуцентами в ботанических садах была обнаружена в исследованиях, проведенных авторами статьи ранее [Суцук и др., 2016; Калинкина и др., 2016].

Выраженное доминирование паразитических нематод (57 %), представленных единственным видом *P. straeleni*, на фоне высокой численности этого вида и при низком оби-

лии нематод-микотрофов (1,4 %) отмечено и для контрольного березового криволесья, что является нехарактерным для лесов Европейского Севера. Работами по нематодофауне тундровых почв Швеции [Sohlenius, Bostrom, 2001], островов Белого моря [Груздева и др., 2005] и собственными исследованиями авторов на территории Мурманской обл., Финляндии и Норвегии [Суцук, Матвеева, 2014] показано, что для сообществ почвенных нематод в экосистемах северной тайги и тундры типично доминирование бактериотрофов, микотрофов и нематод, ассоциированных с растениями, при низком обилии или полном отсутствии хищников и фитопаразитов.

Многообразие сочетаний абиотических факторов среды, действующих на почвенные организмы, таких как механический состав, влажность, кислотность почв, а также содержание в них минеральных и органических веществ и т. д., могут определять особенности поведения, развития и размножения, состав и структуру сообществ педобионтов [Magnusson, 1983; Соловьева, 1986; Keith et al., 2009]. В рамках проведенного исследования установлена достоверная корреляция таксономического разнообразия нематод – от большинства исследованных почвенных свойств, относительного обилия политрофов и нематод, ассоциированных с растениями, содержания органического вещества, органического углерода и соотношения C : N, относительного обилия группы нематод – паразитов растений и от площади проективного покрытия растительности. Все достоверные корреляции оказались положительными.

Известно, что показатель C : N имеет низкие значения в почвах, характеризующихся высокой биологической активностью и содержанием хорошо гумифицированного органического вещества, и высокие в почвах с низкой биологической активностью и замедленными процессами минерализации органики. На основании этого предположительно можно сделать вывод о том, что в условиях бедных северных почв преимущество получают нематоды с широким спектром питания (П, Аср), и в меньшей степени связанные с содержанием доступной органики в почве.

В текущем исследовании значения pH находились в диапазоне кислой реакции среды, но приближались к нейтральной. Поскольку популяции большинства видов нематод предпочитают почвенные растворы с нейтральной реакцией, то полученная взаимосвязь представляется закономерной [Соловьева, 1986]. В почве под интродуцентами из-за внесения удобрений и почвосмесей значения pH находились в диапазоне, приближенном к нейтральным значениям (5,5–6,2), благоприятным для обитания большего числа таксонов нематод. В березовом криволестье с естественной повышенной кислотностью подстилки (pH 4,6) содержалось наименьшее число таксонов нематод. Именно кислотность почвы ограничивает распространение некоторых таксонов нематод, в результате чего в составе сообщества остаются представители родов, которые способны существовать в кислой среде, где в отсутствии конкуренции они достигают высоких значений численности, что и наблюдалось в подстилке криволестья.

Закономерность возрастания относительного обилия паразитов растений с увеличением проективного покрытия травянистого яруса связана с использованием фитопаразитами травянистых растений в качестве основного источника питания для большинства видов, а также как временное или постоянное местообитание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интродукция и акклиматизация инорайонных видов растений, осуществляемая Полярно-альпийским ботаническим садом-институтом Кольского научного центра РАН с целью обогащения растительных ресурсов заполярных регионов, является основным направлением научно-практической деятельности ботанических садов и иных центров интродукции. Однако эта деятельность имеет негативные последствия в виде заноса в аборигенные и окультуренные экосистемы чужеродных биологических видов, причем эти последствия могут быть неявными, если заносными являются микроскопические обитатели почвенного яруса, такие как нематоды. Сравнительное исследование сообществ

нематод в лесной подстилке естественного березового криволестья и в почве открытых питомников ПАБСИ позволило выявить тенденцию, общую для широколиственных и хвойных пород интродуцентов, выражающуюся в увеличении таксономического разнообразия нематод в почве под исследованными деревьями. Обнаружение большего (по сравнению с естественными биоценозами) разнообразия паразитических нематод и находки редких для Северо-Запада России таксонов паразитов служат в пользу гипотезы о проникновении новых и распространении редких видов фитопаразитических нематод при интродукции растений в экосистемы Севера. Полученные результаты, очевидно, могут являться результатом влияния комплекса условий, складывающихся на территории ботанического сада за полярным кругом: суровый климат, средообразующая роль древесного интродуцента, антропогенное вмешательство, которые сказываются на различных характеристиках среды обитания педобионтов, таких как растительный покров, обеспеченность водными ресурсами, поступление света, минеральных и органических веществ, а также структура почвы и т. д. Кроме того, полученные данные позволяют сформировать общее представление о механизмах адаптации нематод к новым условиям окружающей среды и об их зависимости от почвенных свойств и структуры растительного покрова.

Исследования выполнены в рамках ГЗ № 0221-2017-0042, при поддержке РФФИ № 17-304-50028.

ЛИТЕРАТУРА

- Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Моск. гос. ун-т, 1970. 487 с.
- Груздева Л. И., Коваленко Т. Е., Матвеева Е. М. Особенности фауны нематод островов архипелага Кузова в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: мат-лы IX Междунар. конф. Петрозаводск, 2005. С. 81–86.
- Жиров В. К., Лукьянова Л. М. История становления и развития Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина // Вестн. Кольск. науч. центра РАН. 2009. № 1. С. 110–112.
- Калинкина Д. С., Суцук А. А., Матвеева Е. М. Особенности сообществ почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений // Экология. 2016.

- № 5. С. 360–367. DOI 10.7868/S0367059716050052 [Kalinkina D. S., Sushchuk A. A., Matveeva E. M. Characteristics of soil nematode communities under conditions of woody plant introduction // *Rus. Journ. Ecol.* 2016. Vol. 47, N 5. P. 473–479].
- Мелехина Е. Н. Таксономическое разнообразие и ареология орибатид (Oribatei) Европейского Севера России // *Изв. Коми науч. центра РАН. Биол. науки.* 2011. Вып. 2. С. 30–37.
- Паринкина О. М. Микрофлора тундровых почв. Л.: Наука, 1989. 159 с.
- Соловьева Г. И. Экология почвенных нематод. Л.: Наука, 1986. 247 с.
- Сушук А. А., Матвеева Е. М. Сообщества почвенных нематод тундровых экосистем // *Влияние техногенной трансформации: мат-лы V Всерос. конф. с междунар. участием. Апатиты, 2014. Ч. 2. С. 72–75.*
- Сушук А. А., Матвеева Е. М., Калинкина Д. С. Почвенные нематоды лесных биотопов особо охраняемых природных территории // *Тр. Карел. науч. центра РАН.* 2017. № 4. С. 49–61. DOI: 10.17076/them543.
- Сушук 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. URL: <http://hb.karelia.ru>
- Таболин С. Б. Нематодно-микозные инфекции ризосферы ягодных культур и биологические способы борьбы с ними: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 22 с.
- Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Абросимова Э. В. Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса // *Журн. общ. биологии.* 2010. Т. 71, № 3. С. 256–267.
- Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1961. 99 с.
- Addis T., Teshome A., Strauch O., Ehlers R. U. Life history trait analysis of the entomopathogenic nematode *Steinernema riobrave* // *Nematology.* 2014. Vol. 16. P. 929–936.
- van Bezooijen J. *Methods and Techniques for Nematology.* Wageningen: Wageningen University Press, 2006. 112 p.
- Boag B., Yeates G. W. Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems // *Biodiver. and Conserv.* 1998. Vol. 7. P. 617–630.
- Brzeski M. W. Nematodes of Tylenchina in Poland and Temperate Europe. Warszawa: Museum and institute of zoology Polish academy of sciences, 1998. 395 p.
- 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. DOI 10.2478/johr-2014-0002.
- 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. DOI 10.2478/vzoo-2014-0022.
- 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. DOI 10.1016/j.apsoil.2008.03.007.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontol. Electronica.* 2001. Vol. 4 (1). 9 p. (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Johnigk S. A., Ehlers R. U. Endotokia matricida in hermaphrodites of *Heterorhabditis* spp. and the effect of the food supply // *Nematology.* 1999. N 1. P. 717–726.
- Keith A. M., Brooker R. W., Osler G. H. R., Chapman S. J., Burslem D. F. R. P., van der Wal R. Strong impacts of belowground tree inputs on soil nematode trophic composition // *Soil Biol. Biochem.* 2009. Vol. 41. P. 1060–1065.
- Lozzaro L., Mazza G., dErrico 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 // *Science of the Total Environment.* 2017. (In press) URL: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.017>
- 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.
- 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 Ecol. and Biogeogr.* 2014. Vol. 23, N 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 // *J. Biogeography.* 1984. Vol. 11. P. 103–117.
- 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 practices // *Europ. Journ. Soil Biol.* 2015. Vol. 67. P. 59–68. DOI 10.1016/j.ejsobi.2015.02.003.
- Porazinska D. L., Pratt P. D., Giblin-Davis R. M. Consequences of *Melaleuca quinquenervia* invasion on soil nematodes in the Florida Everglades // *J. Nematology.* 2007. Vol. 39, N 4. P. 305–312.
- 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.
- Ryss A. Y. Plant parasitic nematodes found in permafrost and in plant communities above it // *Ecol. Parasitol.* 1992. Vol. 1, N 1. P. 57–63.
- 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.
- 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. DOI 10.2478/v10045-012-0026-3.

- Viketoft M., Palmborg C., Sohlenius B., Huss-Danell K., Bengtsson J. Plant species effects on soil nematode communities in experimental grasslands // *Appl. Soil Ecol.* 2005. Vol. 30, N 2. P. 90–103. DOI 10.1016/j.apsoil.2005.02.007.
- Wu T., Ayres E., Bardgett R. D., Wall D. H., Garey J. R. Molecular study of world wide distribution and diversity of soil animals // *PNAS*. 2011. Vol. 108, N 43. P. 17720–17725. DOI 10.1073/pnas.1103824108.
- 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. Nematol.* 1993. Vol. 25, N 3. P. 315–331.

Soil Nematode Communities under Crowns of Trees Introduced in Polar-Alpine Botanical Garden

D. S. KALINKINA¹, A. A. SUSHCHUK¹, E. M. MATVEEVA¹, I. V. ZENKOVA²

¹ *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of RAS
185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya str., 11
E-mail: kalinkinads@gmail.com*

² *Institute of North Industrial Ecology Problems of the Kola Science Centre of RAS
184209, Apatity, Akademgorodok, 14A*

Nematode communities were studied in the root-inhabited soil layer under trees introduced in the Polar-Alpine Botanical Garden of Kola Scientific Centre, RAS in Murmansk region. Nematodes of 48 taxa were found under introduction; bacterial feeders and plant parasites showed the greatest diversity (56 and 21 % of the total number of taxa, respectively). Tendency of genera number decreasing was shown in series “deciduous tree – coniferous tree – natural biocoenosis”; and similar regularity was obtained for plant-parasites. There were found phytoparasitic taxa rare for North-West of Russia. An adaptive mechanism related to delay in egg laying by female and further intra-uterine development of juveniles was found in the populations of *Rhabditis producta* Schneider, 1866 (bacterial feeding nematodes). This mechanism is very important for offspring survival in unfavorable environmental conditions in the North. The study allows to establish reliable correlation between taxonomic diversity of nematodes and majority of investigated soil properties (pH, ash content, N, P): relative abundance of omnivorous and associated with plants nematodes correlates with content of organic matter, organic carbon, C : N ratio; and relative abundance of plant-parasitic nematodes shows a correlation with vegetation cover.

Key words: soil nematodes, introduced trees, botanical garden, community structure, plant-parasitic nematodes, Murmansk region.