

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.  
Материалы IX международной конференции  
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия  
Петрозаводск, 2005. С. 81-86.

## ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ НЕМАТОД ОСТРОВОВ АРХИПЕЛАГА КУЗОВА В БЕЛОМ МОРЕ

Л.И. ГРУЗДЕВА, Т.Е. КОВАЛЕНКО, Е.М. МАТВЕЕВА

*Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск*

Впервые исследована фауна нематод островных биотопов архипелага Кузова, которые слабо подвержены антропогенному влиянию. Изучены видовой состав, структура и степень зрелости сообществ нематод. Доминировали виды нематод, устойчивые к неблагоприятным условиям среды, что отражается на индексе зрелости сообществ: *MI* был низкий (2,2–2,6). В фауне нематод преобладала трофическая группа бактериотрофов. Отмечен феномен супердоминирования отдельных видов нематод, отсутствие специфических паразитов растений, которые являются эволюционно более прогрессивными организмами. Конкретная экологическая обстановка является, по-видимому, главным фактором, влияющим на процесс расселения нематод.

**L.I. Gruzdeva, T.E. Kovalenko & E.M. Matveeva. Nematode fauna peculiarities of archipelago «Kuzova» in the White Sea** // The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea. Proceedings of the IXth International Conference, October, 11-14, 2004. Petrozavodsk, Karelia, Russia. Petrozavodsk, 2005. P. 81-86.

Nematode fauna of island biotopes, which are slightly subjected to the anthropogenic influence, has first been investigated. Species composition, structure and maturity degree of nematode communities were studied. Nematode species resistant to unfavourable environment conditions prevailed that were reflected in maturity degree of communities: maturity index was low (2.2–2.6). In the most cases nematodes-bacteriotrophs dominated in the fauna. A phenomenon “species superdominance” was observed. Plant parasites, which are considered as evolutionary progressive organisms were absent. Possibly, local ecological situation influences the spreading of nematodes.

Почвенные организмы представляют собой микромир, скрытый от глаз наблюдателя. Однако, без них невозможно разложение органического вещества, поступающего с опадом растений, создание почвенного плодородия и, в конечном итоге, жизнедеятельность представителей растительного и животного мира. Среди многоклеточных беспозвоночных нематоды являются группой организмов, переживающих в настоящее время биологический прогресс. Он характеризуется следующими признаками: численным увеличением состава популяций, широким распространением и многообразной видовой дифференцировкой группы. Нематоды, поселяющиеся в органах растений, произошли от свободных нематод почвы и биологически связаны с ними и с почвой (Парамонов, 1962). Представляется интересным исследовать фауну нематод, населяющих биотопы островов исторически молодого происхождения, практически не подвергающиеся антропогенному воздействию.

Таковыми являются острова архипелага Кузова, расположенные в Белом море. Это куполообразные, с крутыми склонами, высотой в десятки метров острова, сложенные кристаллическими породами. Остров Русский Кузов, наиболее крупный в архипелаге, при высоте 123 м в плане имеет форму неправильного треугольника размером 3 на 2,5 км. Это наиболее высокая вершина акватории и побережья южно-

го Беломорья. Высота других более мелких островов, входящих в заказник «Кузова», колеблется от 15 до 63 м (Демидов, 2002). В целом скальные купола Кузовов являются частью позднеархейской интрузии гранитов – магматического тела, застывшего в складчатой толще беломорских гнейсов около 2,7 млрд лет назад. Последний ледниковый покров отступил с территории Кузовов около 11600 лет назад. С этого времени и образовался архипелаг Кузова, окруженный водами приледникового бассейна. Около 2800 лет назад архипелаг приобрел очертания, близкие к современным (Демидов, 2002).

На Кузовах зарегистрировано 252 вида сосудистых растений. Это в 2 раза меньше, чем обычно фиксируется в локальных флорах на той же широте в материковой части Карелии (400-500 видов). На Русском острове найдено 214 видов, Немецком – 194, Лодейном, Куричьа Нилокса, Вороньи, – 106-133 вида, на самых маленьких (Верхний, Сетной) – 71-96. Основу флоры составляют обычные таежные виды. Специфичная черта флоры – повышенная роль северных видов – арктических, арктоальпийских, гипоарктических, арктобореальных. Они составляют 25% от общего количества видов (Кравченко, 2002).

Леса островов Белого моря можно считать самыми молодыми на территории Карелии по двум причинам: исторически позднее их становление по

сравнению с материком и частые пожары на островах, которые обновляли леса для следующего заселения (Шелехов, 2002). Кристаллические породы, из которых сложены острова, довольно бедные для произрастания продуктивных древостоев. Преобладают типы леса, характерные для подзоны северной тайги (сосновые, еловые, смешанные, первичные березняки: бруснично-вороничные, чернично-вороничные, часто каменистые, с большим участием в травянисто-кустарничковом ярусе северного вида дерна шведского и болотных кустарничков, для островов Белого моря характерно наличие вороничных, кустарничково-вороничных тундр и первично-безлесных приморских лугов (Кравченко, 2002).

Труднодоступность, изолированность и малая обитаемость этой части территории Карелии позволили сохраниться ее экосистеме в состоянии, близком к первозданному. С другой стороны, эти же факторы позволяют определить, как происходит формирование островной фауны нематод. Мы исследовали фауну почвообитающих нематод островов ландшафтного заказника «Кузова», находящегося в Белом море между устьем реки Кемь и Соловецким архипелагом.

#### Материалы и методы

Отбор почвенных образцов произведен в 2001-2003 гг. Была исследована фауна нематод следующих островов: Русский Кузов (смешанный лес на самом берегу моря; смешанный лес у подножья горы; березово-вересковый биотоп на вершине горы; сосняк на болоте; смешанный лес с большим количеством сухостоя в низине на краю болота; березняк в низине); Немецкий Кузов (смешанный лес у подножья горы); о. Куричьа Нилокса (еловый лес, тундра на вершине горы); о. Лодейный (смешанный лес, тундра на вершине горы); о. Сетной (у подножья горы; на высоте 15 м над уровнем моря; на высоте 30 м над уровнем моря; на вершине горы); о. Верхний (подножье скалы, заросли карликовой осины); о-ва Вороньи (подножье скалы, почва типично лесная); о. Средний (подножье скалы с лишайниковым покрытием; вершина скалы с редкими куртинами лишайников). Всего 19 биотопов.

Из почвенных проб, отобранных в указанных биотопах, выделяли нематод вороночным методом Бермана. Фиксатор – ТАФ (триэтаноламин:формалин:вода в соотношении 2:7:91). На временных микроскопических препаратах анализировали систематическую принадлежность нематод. Эколого-трофическое группирование нематод осуществляли по классификации Yeates et al. (1993). Индекс зрелости сообществ (MI) вычисляли по Bongers (1990).

#### Результаты и обсуждение

Нами обнаружены нематоды 60 видов. Встречаемость видов по биотопам различная: основу фауны составляют 17 видов нематод, которые обнаружены в 10-17 местах отбора проб из 19; 24 вида не-

матод обитают только в 1 или 2-х биотопах (Табл. 1).

В фауне многочисленны виды, считающиеся родоначальниками становления процессов развития фитобионтности нематод. Это представители сем. *Rhabditidae*, *Cephalobidae*, *Plectidae*, *Aphelenchoididae*, источником питания которых являются бактерии и грибы. Они участвуют в сапробиотических процессах, питаются за счет растворимых продуктов распада органических веществ растительного происхождения, осуществляемого бактериями и грибами. Эти связи не односторонние. Имеются доказательства, что в отсутствии нематод процессы разложения органики происходят медленнее (Griffiths et al., 1994; Maxwell & Coleman, 1995; Freckman, 1999).

Многочисленна группа свободных почвенных нематод, облигатно тяготеющих к корневой системе и прямо или косвенно трофически связанных с ней: *Achromadora*, *Eumonhystera*, *Monhystrella*, *Prismatolaimus Teratocephalus*, *Eudorylaimus*, *Tylencholaimus*, *Clarcus*. Среди них наиболее широко представлен вид *Eudorylaimus carteri*, отмеченный в 16 биотопах из 19. Нематоды данного вида питаются соками растений, зелеными водорослями и часто встречаются в тундровых биотопах, в местах, покрытых мхами и лишайниками.

Высокая степень встречаемости отмечена у четырех видов из сем. *Tylenchidae*: *Lelenchus leptosoma*, *Malenchus bryophilus*, *Aglenchus agricola*, *Coslenchus costatus*. Это представители фитогельминтов, не антагонизирующие с сапробиосом и некротическим распадом растительных тканей. Их относят к фитогельминтам неспецифического патогенного эффекта (Парамонов, 1962). Данные нематоды имеют тонкий стилет, позволяющий питаться за счет жидкого содержимого мицелия грибов, соков эпидермиса корней растений. По классификации Yeates (1993) они входят в группу нематод, ассоциирующихся с растениями (Asp). Настоящие фитогельминты (Pr) обладают собственной эктоферментативной деятельностью и независимой трофикой. В исследованных нами биотопах островов фитогельминты отмечены в единичных экземплярах.

Больше всего биотопов исследовано на самом большом по площади острове Русский Кузов (Табл. 2). Выявлено, что в лесных биотопах с преобладанием сосны в структуре сообществ нематод доминируют бактериотрофы. В березняках не отмечено четкого доминирования определенной трофической группы. Часто равнозначными по участию в фауне наряду с бактериотрофами выступают микотрофы, политрофы и нематоды, ассоциирующие с растениями. Доминирующими родами, составляющими более 21% суммарной численности нематод, были *Cephalobus* (39%), *Lelenchus* (37.6%), *Tylencholaimus* (21.3%). По типу питания они являются бактерио- и микотрофами. В заболоченных биотопах в фауне преобладают нематоды из рода *Rhabditis* (31%).

Таблица 1. Разнообразие фауны островов архипелага Кузова в Белом море

Виды нематод	Встречаемость*	Трофическая группа	Положение на с-р шкале
<i>Lelenchus leptosoma</i>	11	Аср	2
<i>Aglenchus agricola</i>	11	Аср	2
<i>Coslenchus costatus</i>	11	Аср	2
<i>Malenchus bryophilus</i>	12	Аср	2
<i>Tylenchus davainei</i>	6	Аср	2
<i>Ecphyadophora</i> sp.	2	Пр	3
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.	2	Пр	3
<i>Paratylenchus nanus</i>	3	Пр	2
<i>Nothocriconema</i> sp.	1	Пр	3
<i>Heterodera</i> sp.	3	Пр	3
<i>Aphelenchus avenae</i>	1	М	2
<i>Aphelenchoides</i> sp.	17	М	2
<i>Ditylenchus intermedius</i>	7	М	2
<i>Deladenus durus</i>	1	М	2
<i>Boleodorus</i> sp.	1	М	2
<i>Tylencholaimus stecki</i>	11	М	4
<i>Tylencholaimus mirabilis</i>	4	М	4
<i>Diphtherophora</i> sp.	4	М	2
<i>Nothotylenchus</i> sp.	2	М	2
<i>Rhabditis</i> sp.	10	Б	1
<i>Mesorhabditis</i> sp.	1	Б	1
<i>Fictor</i> sp.	3	Б	1
<i>Bunonema</i> sp.	2	Б	1
<i>Panagrolaimus rigidus</i>	4	Б	1
<i>Chiloplacus</i> sp.	1	Б	2
<i>Cephalobus labiatus</i>	15	Б	2
<i>Heterocephalobus elongatus</i>	5	Б	2
<i>Eucephalobus oxyuroides</i>	1	Б	2
<i>Acrobeles ciliatus</i>	4	Б	2
<i>Acrobeloides nanus</i>	1	Б	2
<i>Teratocephalus terrestris</i>	14	Б	3
<i>Metateratocephalus crassidens</i>	7	Б	3
<i>Tylocephalus auriculatus</i>	9	Б	2
<i>Anaplectus granulatus</i>	1	Б	2
<i>Plectus cirratus</i>	6	Б	2
<i>Plectus longicaudatus</i>	15	Б	2
<i>Plectus opisthocirculus</i>	1	Б	2
<i>Plectus parietinus</i>	5	Б	2
<i>Plectus parvus</i>	13	Б	2
<i>Ceratoplectus armatus</i>	2	Б	2
<i>Eumonhystera filiformis</i>	12	Б	2
<i>Monhystrella plectoides</i>	12	Б	2
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	10	Б	3
<i>Prismatolaimus dolichurus</i>	2	Б	3
<i>Alaimus primitivus</i>	7	Б	4
<i>Odontolaimus chlorurus</i>	1	Б	3
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	2	Б	3
<i>Achromadora ruricola</i>	10	П	3
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	6	П	5
<i>Labronema</i> sp.	1	П	5
<i>Eudorylaimus brevis</i>	10	П	5
<i>Eudorylaimus carteri</i>	16	П	5
<i>Eudorylaimus ettersbergensis</i>	3	П	5
<i>Eudorylaimus paraobtusicaudatus</i>	6	П	5
<i>Eudorylaimus parvus</i>	1	П	5
<i>Eudorylaimus pratensis</i>	1	П	5
<i>Enchodelus</i> sp.	2	П	5
<i>Clarcus papillatus</i>	13	Х	4
<i>Trischistoma setifera</i>	2	Х	3
<i>Tobrilus</i> sp.	2	Х	3

\* - количество биотопов (из 19), в которых обнаружен данный вид, род нематод

Обозначения: Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Аср – нематоды, ассоциирующие с растениями; Пр – паразиты растений; Х – хищные

Таблица 2. Характеристика исследованных биотопов и соотношение (%) эколого-трофических групп в сообществах нематод на острове Русский Кузов

Биотоп	Кол-во видов	Б	М	П	Асп	Пр	Х
Береза, низина	31	10.1	19.0	10.4	58.6	0.0	1.9
Сосна, береза ель на берегу моря	26	67.6	3.5	5.8	22.8	0.3	0.0
Береза, сосна на краю болота	24	23.2	22.1	22.3	14.0	0.0	18.4
Береза, сосна у подножья горы	23	28.0	27.3	7.0	19.8	1.3	16.6
Сосна, болото между горами	17	61.7	1.7	12.1	15.9	0.0	8.6
Береза, вереск, вершина горы	15	70.7	7.5	15.2	6.6	0.0	0.0

Обозначения те же, что в таблице 1.

Ранее при изучении московскими учеными фауны почвенных беспозвоночных островов Канда-лакшского залива Белого моря отмечалось, что наибольшее разнообразие фауны нематод также характерно для лесных биотопов (Бызова и др., 1986). Самый высокий показатель (37 видов нематод) установлен для березняка кустарничково-разнотравного.

Анализ фауны в биотопах островов архипелага, расположенных у подножья куполов, выявил сходство в структуре сообществ почвенных нематод (Табл. 3). Оно проявляется в доминировании нематод-бактериотрофов. Вторую позицию по плотности популяций чаще занимают нематоды, ассоциирующие с растениями. Более богатое видовое разнообразие фауны нематод на острове Немецкий Кузов связано с разнообразием растительности (Кравченко, 2002). Этот фактор обусловил изменение структуры сообществ нематод, когда представлены все 6 эколого-трофических групп и не отмечено ярко выраженного

доминирования нематод-бактериотрофов. В этом биотопе впервые отмечены представители облигатных паразитов растений (род *Paratylenchus*, *Heterodera*). На мелких островах (о. Средний) с лишайниковым и моховым покрытием скального грунта могут иметь численное преимущество представители политрофов (всеядных нематод) и хищные формы (Табл. 3).

На вершинах куполов с тундровой растительностью фауна нематод становится менее разнообразной (Табл. 4). Среди изученных биотопов на о. Куричь Нилокса наблюдалось большее видовое разнообразие фауны – 22 вида. Однако 9 из них представлены единичными экземплярами. Доминировали нематоды рода *Malenchus*, составляя 47.3% от общего количества нематод. На вершине о. Лодейный из 14 видов 5 также встречаются единично. Наибольшей численностью здесь обладали нематоды рода *Cephalobus* (25%).

Таблица 3. Эколого-трофические группы нематод (%) в биотопах, расположенных у подножья куполов

Биотопы	Кол-во видов	Б	М	П	Асп	Пр	Х
Русский Кузов	26	67.6	3.5	5.8	22.8	0.3	0.0
Немецкий Кузов	31	39.0	14.8	16.4	25.9	2.1	1.8
О-ва Вороньи	23	60.9	5.2	7.5	17.8	0.0	8.6
О. Верхний	25	60.6	17.5	14.6	5.5	0.2	1.6
О. Средний	9	55.2	2.7	30.0	0.0	0.0	12.1

Обозначения те же, что в таблице 1.

Таблица 4. Разнообразие фауны и структура сообществ нематод в биотопах, расположенных на вершинах островных куполов

Биотопы	Кол-во видов	Б	М	П	Асп	Пр	Х
Русский Кузов	15	70.7	7.5	15.2	6.6	0.0	0.0
Сетной	10	96.6	0.3	2.8	0.3	0.0	0.0
Куричь Нилокса	22	3.6	19.1	1.4	75.0	0.2	0.7
Лодейный	14	44.7	2.9	2.9	49.0	0.0	0.5
Средний	13	6.7	2.4	4.3	9.8	0.0	76.8

Обозначения те же, что в таблице 1.

Характерной особенностью биотопов, расположенных на вершинах куполов является супердоминирование отдельных видов. Примером могут служить показатели численности нематод рода *Cephalobus* (63%) на о. Русский Кузов, рода *Clarcus* (76.8%) в почвенных образцах о. Средний. Это обусловлено скудными пищевыми ресурсами, которые могут удовлетворять лишь определенные виды почвенных нематод. В зависимости от степени доминирования отдельных видов или родов нематод проявляется доминирование определенной эколого-трофической группы.

На острове Сетном нами была предпринята попытка отбора проб в биотопах, расположенных на разной высоте над уровнем моря: у подножья скалы, на высоте 15 м, 30 м и вершине скалы. Наибольшая численность нематод обнаружена в биотопах у подножья скалы (4220 экз./ 100 г почвы). Здесь отмечена и более разнообразная травянисто-кустарниковая растительность. На высоте 15 м по склону горы меняется тип растений: на голой скале имеются отдельные пятна мохово-лишайникового покрытия. Это отражается на плотности популяций нематод. Она имела самые низкие значения (65 экз./ 100 г почвы). На высоте 30 м над уровнем моря отмечены куртины растительности с большей толщиной почвенного слоя, что обусловило увеличение обилия

почвенных организмов. Численность нематод лишь в 1.5 раза была ниже, чем в биотопах у подножья. На вершине скалы с тундровой растительностью количество нематод в 100 граммовой навеске почвы было в 6.5 раз меньше, чем у подножья. Таким образом, наблюдается четкая вертикальная зависимость изменения плотности популяций нематод.

Структура сообществ нематод в биотопах, расположенных у подножья и на вершине скалы, резко различаются по доминированию нематод разных эколого-трофических групп (Табл. 5). У подножья преобладают нематоды из группы хищников, на вершине – бактериотрофы. В данном биотопе вновь обнаружено явление супердоминирования. Высокий процент хищных нематод (83.4%) обусловлен высокой численностью особей одного вида из рода *Trischistoma*. Эти нематоды могут питаться и водорослями, и другими мелкими почвенными организмами. На вершине доминируют по численности бактериотрофы из родов *Wilsonema* (45%) и *Cephalobus* (28%). Средняя зона скалы очень сходна по составу сообществ нематод, но имеет разные доминирующие виды. На высоте 15 м имеют высокую численность нематоды рода *Achromadora* (50.7%), на высоте 30 м – *Eudorylaimus carteri* (36.2%). Оба вида часто встречаются в биотопах с мохово-лишайниковым покрытием грунта.

Таблица 5. Характеристика биотопов о. Сетной, расположенных на разной высоте над уровнем моря

Биотопы	Кол-во видов	Б	М	П	Асп	Пр	Х
Подножье	8	15.0	1.6	0.0	0.0	0.0	83.4
Высота 15 м	5	50.7	0.0	30.8	18.5	0.0	0.0
Высота 30 м	17	51.8	0.0	36.2	8.1	3.4	0.5
Вершина горы	10	96.6	0.3	2.8	0.3	0.0	0.0

Обозначения те же, что в таблице 1.

На основе полученных материалов по разнообразию фауны нематод островов архипелага Кузова произведен анализ зрелости их сообществ с использованием индекса зрелости МІ, предложенного Бонгерсом (Bongers, 1990). Автором разработана шкала с – р, на которой располагаются роды нематод с показателями от 1 до 5. Низкие значения (1 и 2) имеют виды – колонизаторы, обладающие устойчивостью к неблагоприятным условиям среды. Это представители родов: *Rhabditis*, *Panagrolaimus*, *Cephalobus*, *Plectus*, *Aphelenchoides*, *Lelenchus*, *Malenchus* и др. Высокие показатели (4, 5) определены для видов – персисторов, чувствительных к ухудшению условий местообитания: *Dorylaimus*, *Eudorylaimus*, *Clarcus*. Специфичные паразиты растений имеют показатель с-р=3. Преобладание в фауне островов архипелага Кузова видов, родов нематод-бактериотрофов, микотрофов, неспецифичных фитогельминтов, обладающих значениями 1, 2 по шкале Бонгера, обусловило низкую степень зрелости сообществ нематод в большинстве изученных биотопов. Индекс МІ

колебался от 2.2 до 2.6. В лесных биотопах острова Русский Кузов показатель МІ возрастал до значений 2.7-2.9. Это указывает на обогащение фауны представителями таких трофических групп как политрофы, хищники.

### Заключение

Исследование фауны островов архипелага Кузова показало, что большинство видов нематод являются географическими убиквидами, имеющими широкое распространение и встречающиеся в биоценозах с разнообразными условиями среды. Широко представлены бактериотрофы и всеядные, способные использовать в качестве пищи разные источники (эпидермальные клетки корешков растений, мицелий грибов, водоросли, мелких беспозвоночных). Практически не встречаются специфичные паразиты растений. Среди хищных нематод также преобладают виды, которые могут переходить с животной на растительную (водоросли) пищу. Следует отметить, что хищные нематоды в обычных матери-

ковых и островных сообществах не являются доминантами по численности. Однако в некоторых случаях они могут преобладать в фауне. Это происходит в биотопах, расположенных на скальном грунте с мохово-лишайниковым покрытием, имеющих очень слабый почвенный слой. Для фауны островов архипелага нами отмечен фактор супердоминирования отдельных видов, когда они составляют до 83 % от общего количества нематод. Преобладание в фауне видов-колонизаторов, способных быстро наращивать численность и устойчивых к неблагоприятным условиям среды; отсутствие специфичных паразитов растений, которые являются эволюционно более прогрессивными организмами; наличие в фауне островов большого количества единично представленных видов позволяют предположить, что острова архипелага Кузова являются как бы первой ступенькой заселения почвенными организмами, которые постепенно создают почвенный слой на каменистых куполах. Подтверждением данного предположения является относительно низкая степень зрелости сообществ нематод, наличие видов и родов, являющихся родоначальниками становления процессов развития фитобионтности нематод.

Таким образом, конкретная экологическая обстановка является, по-видимому, главным фактором, влияющим на процесс расселения нематод, формирования их сообществ в данном биотопе, а также на степень зрелости сообщества почвенных нематод.

## Литература

- Бызова Ю.Б., Уваров А.В., Губина В.Г. и др. 1986. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука. 312 с.
- Демидов И.Н. 2002. История развития ландшафтного заказника «Кузова» в Белом море в поздне- и послеледниковье // В сб.: Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск. С. 10-17.
- Кравченко А.В., Тимофеева В.В. 2002. Особенности флоры сосудистых растений архипелага Кузова // В сб.: Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск. С. 79-92.
- Парамонов А.А. 1962. Основы фитогельминтологии. М.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 351-405.
- Шелехов А.М. 2002. Уникальные леса архипелага Кузова // В сб.: Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск. С. 75-78.
- Bongers T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // *Oecologia*. 83. P. 14-19.
- Freckman D.W. 1999. Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. V. 24. P. 195-217.
- Griffiths D.S., Ritz K., Wheatley R.E. 1994. Nematodes as indicators of enhanced microbiological activity in a Scottish organic farming system // *Soil Use and Management*. № 10. P. 20-24.
- Maxwell R.A., Coleman D.C. 1995. Seasonal dynamics of nematode and microbial biomass in soils of Riparian zone forests of the Southern Appalachians // *Soil. Biol. Biochem.* V. 27. № 1. P. 79-84.
- Yeates G.W., Bongers T., De Goede R.G.M., Freckman D.W. & Georgieva S.S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera – An outline for soil ecologists // *Journ. of Nematology*. 25. P. 315-331.