

УДК 631.467.2 (470.22)

ФАУНА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ЛЕСА ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучена фауна почвенных нематод 9 типов леса заповедника «Кивач». Выявлено 87 видов нематод из 61 рода. Разнообразие фауны нематод, индекс зрелости их сообществ коррелировали со структурой древесного яруса и напочвенной растительностью в биоценозах. В ельниках отмечена высокая плотность популяций нематод, что обусловлено высоким микробным пулом подстилки. В сосняках доминировали нематоды-бактериотрофы, численность которых зависит от содержания углерода в лесной почве.

L. I. GRUZDEVA, E. M. MATVEEVA, T. E. KOVALENKO. SOIL NEMATODE FAUNA OF DIFFERENT FOREST TYPES IN RESERVE «KIVACH»

Soil nematode fauna of 9 forest types in Reserve «Kivach» was studied. Eighty-seven nematode species belong to 61 genera were revealed. Diversity of nematode fauna and community maturity was correlated with stand structure and vegetation type in biocenoses. High nematode population densities were observed in spruce stand that can be caused by large microbe pools in the litter. Nematode-bacteriotrophs dominated in pine stand; their quantity depended on carbon content in the forest soil.

Ключевые слова: почвенные нематоды, фауна, разнообразие, трофические группы, индекс зрелости сообществ, типы леса.

В условиях интенсивного использования природных ресурсов особое значение приобретают исследования флоры и фауны в ненарушенных биоценозах. Полученные данные можно использовать как эталон состояния нормы в природных экосистемах и на основании их оценивать ситуацию в биоценозах, подвергающихся различного типа антропогенным воздействиям. В этой связи нами исследовалась фауна почвообитающих нематод в различных типах леса заповедника «Кивач». Нематоды являются важной составляющей сообществ почвенных организмов, а в северных почвах – наиболее многочисленной группой. Участвуя в разложении растительного опада, нематоды тесно взаимодействуют с микрофлорой почвы, стимулируя активность микроорганизмов. Тем самым проявляется их значение в формировании горизонтов лесной почвы, в первую очередь,

подстилки. Ранее фауна нематод заповедника не исследовалась.

Материал и методы

В период с 1997 по 2001 г. на территории заповедника «Кивач» отбирались почвенные пробы для последующего анализа фауны нематод. Исследованы следующие типы леса: ельник бруснично-черничный – *Piceetum vacciniosomyrtillosum*; ельник черничный – *Piceetum myrtillosum*; ельник мелкотравно-зеленомошный – *Piceetum parviherboso-hylocomiosum*; ельник липняковый – *Piceetum tiliosum*; сосняк бруснично-черничный – *Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; сосняк брусничный – *Pinetum vacciniosum*; липово-елово-сосновый неморально-разнотравный – *Tiloso-Piceeto-Pinetum nemorosoherbosum*. Почвенные пробы отбирали с проб-

ных площадок 1 × 1 м² на глубину 0–10 см. Навески почвы в 30 г закладывали в воронки Бермана, заливали водой и экспонировали 48 часов. За это время нематоды из почвы перемещались в пробирки с водой. Далее фиксировали нематод, используя фиксатор ТАФ (триэтанолламин : формалин : вода в соотношении 2 : 91 : 7). Таксономическую принадлежность нематод устанавливали на временных микроскопических препаратах под микроскопом (ув. 40 × 12,5 × 2,5). Из каждой пробы почвы определяли не менее 100 особей нематод. Для анализа полученных данных использовали индекс Шеннона *H'* (Одум, 1975), Бонгерса *MI* (Bongers, 1990), эколого-трофическое группирование нематод по Yeates et al. (1993). Плотность популяций нематод рассчитывали на 100 г сырой почвы. Описание растительности на пробных площадках произведено с. н. с. Ботанического сада ПетрГУ Е. А. Платоновой.

Результаты исследования

Заповедник «Кивач» расположен в средне-таежной подзоне, которая характеризуется подзолистыми почвами. Большая часть территории заповедника (84%) покрыта лесом. Сосновые леса составляют 41%, еловые – 30%, березняки – 24%, осинники – 5%. Состояние плодородия лесной почвы зависит от населяющих ее организмов. По степени обогащенности микроорганизмами почвы сосновых лесов Карелии считаются бедными. Они средне обогащены бактериями и актиномицетами и содержат много микромицетов. В почвах ельников, наоборот, многочисленны сообщества микроорганизмов, а березняки богаты бактериями и актиномицетами (Германова, Медведева,

2005). В лесных почвах заповедника «Кивач» нематоды остаются малоизученной группой. Есть отдельные ссылки, касающиеся их общей численности (Ласкова, 1997), но видовое разнообразие фауны, структура сообществ, явления доминирования отдельных видов и трофических групп, приуроченность к определенным типам местообитания не исследовались.

Сравнение нематодофауны нескольких типов ельников, сосняков, смешанного леса на территории заповедника «Кивач» выявило ее разнообразие и неоднородность (прил.). Наибольшее количество видов нематод (56–59) обнаружено в почве ельников мелкотравно-зеленомошного и липнякового. Они же имеют высокие значения индекса Шеннона (табл. 1). Самое низкое разнообразие фауны отмечено в сосняках (18 видов).

Рассмотрим подробнее каждый исследованный биоценоз.

1. Ельник бруснично-черничный. Возраст деревьев не менее 160 лет. Основной растительный покров: черника, брусника, майник двулистный, луговик извилистый, вейник лесной, кислица, костяника, осока пальчатая, *Dicranum scopary*, *Pleurozium schreberi*. Образцы почвы отбирали из двух горизонтов – подстилки с зеленой растительностью и гумусового слоя. Фауна подстилки была более богата видами нематод (45), имевшими высокую численность популяций (табл. 2), чем гумусовый горизонт (44). Представители родов *Aphelenchoides* и *Tylencholaimus* присутствовали во всех пробах, 8 видов отмечены в 95% проб. В гумусовом горизонте во всех пробах присутствовали представители четырех родов: *Plectus*, *Eumonhystera*, *Teratocephalus*, *Aphelenchoides*. 12 видов обнаружены в 50% проб.

Таблица 1. Видовое разнообразие фауны нематод в различных типах лесных биоценозов заповедника «Кивач»

Тип леса	Кол-во видов	<i>H'</i>	<i>MI</i>	Численность, экз./100 г почвы
1. Ельник бруснично-черничный, старовозрастный	49	4,35	2,85	8445
2. Ельник бруснично-черничный	23	3,24	2,5	8335
3. Ельник черничный (разнотравный)	42	3,37	2,8	33450
4. Ельник черничный (зеленомошный)	34	3,95	2,8	25140
5. Ельник липняковый	56	4,75	3,0	950
6. Ельник мелкотравно-зеленомошный	59	4,81	2,9	457
7. Липово-елово-сосновый неморально-разнотравный	52	4,17	3,0	897
8. Сосняк брусничный	31	3,93	2,5	7621
9. Сосняк бруснично-черничный	18	3,2	2,5	3868

Таблица 2. Эколого-трофические группы нематод по горизонтам почвы старовозрастного ельника

Эко-трофические группы	Подстилка		Гумусовый горизонт		Среднее из двух горизонтов	
	%	Абсолют. числ-ть	%	Абсолют. числ-ть	%	Абсолют. числ-ть
1. Бактериотрофы Б	51,4	5900	50,2	2612	50,8	4256
2. Микотрофы М	18,0	2193	15,4	809	16,7	1501
3. Ассоциированные с растениями Аср	17,9	2100	24,4	1308	21,2	1704
4. Паразиты растений Пр	0,2	12	0,3	20	0,2	16
5. Хищники Х	8,0	873	1,7	94	4,9	483
6. Политрофы П	4,5	518	8,0	452	6,2	485
Всего	100%	11596	100%	5295	100%	8445

Примечание. Абсолютная численность дана в экз./100 г почвы.

Подстилка и гумусовый горизонт различались по доминирующим родам нематод. В подстилке высокую численность имели нематоды рода *Plectus* (29%). Далее в порядке уменьшения количества особей располагались *Aphelenchoides*, *Tylencholaimus*, *Coslenchus*. В гумусовом горизонте также доминировали плектиды, но плотность их популяций была ниже (17%). За ними следовали представители родов *Lelenchus*, *Teratocephalus*, *Cephalobus*, *Aphelenchoides*.

Среди трофических групп в обоих горизонтах почвы преобладали нематоды-бактериотрофы (Б), составляя 50–51% от всего количества нематод (табл. 2). Субдоминантами в подстилке выступали две трофические группы – микотрофы (М) и факультативные паразиты растений (Асп). В гумусовом горизонте численность нематод Асп превышала таковую микотрофов в 1,6 раза. Еще одним отличием фауны подстилки было наличие достаточно большого количества хищных нематод из родов *Clarcus* и *Prionchulus* (8%).

Наши наблюдения согласуются с ранее опубликованными результатами по вертикальному распределению нематод в лесной почве сосняков Швеции (Magnusson, 1983). Автор обнаружил, что в гумусовом горизонте соснового леса сконцентрированы в основном микотрофы и потенциальные микотрофы (в нашей терминологии потенциальные микотрофы объединены в группу Асп), а облигатные паразиты отмечены в минеральном слое почвы.

В остальных исследованных типах леса фауна нематод определена в слое почвы 0–10 см.

2. Ельник бруснично-черничный. Основные растения – брусника и черника, встречаются зеленые мхи. Отмечено самое низкое среди ельников количество видов нематод – 23. Доминировали два вида: *Ditylenchus myceliophagus* (39%) и *Monhystrella plectoides* (13%). 6 видов составляли в фауне от 4 до 6%, 9 видов – менее 1%. Исходя из спектра видов нематод в данном типе леса можно предполагать повышенную влажность почвы в биотопе. Представители двух трофических групп (Б и М) в сумме составляли около 83% общего количества нематод на навеску почвы.

3. Ельник черничный. Наряду с черникой широко представлено разнотравье. Найдено 42 вида нематод из 35 родов. Доминирующие роды сходны с ельником зеленомошным (2). Это *Lelenchus* (38%), *Coslenchus* (15,5%), *Aphelenchoides* (12%). 26 видов нематод были малочисленны (менее 1%).

По трофическому группированию в ельнике зеленомошном преобладали нематоды с бактериальным типом питания, а нематоды-микотрофы и факультативные паразиты растений были близки по численности (табл. 3). В ельнике разнотравном высокую плотность популяций имели нематоды из группы Асп (54%), а микотрофы и бактериотрофы были равнозначны по вкладу в фауну (табл. 3). В целом трофи-

Таблица 3. Эколого-трофическое группирование нематод в различных типах леса заповедника «Кивач», %

Тип леса	Б	М	Асп	Пр	Х	П
1	50,8	16,7	21,2	0,2	4,9	6,2
2	35,2	47,6	12,7	0,2	0,0	4,3
3	19,1	19,6	53,8	1,4	1,5	4,6
4	44,2	20,0	28,7	0,2	1,5	5,4
5	36,0	17,1	24,3	4,9	5,0	12,7
6	35,9	21,1	20,6	1,8	10,6	10,0
7	24,7	25,4	40,1	2,3	3,5	4,0
8	61,1	19,7	12,1	0,0	0,3	6,8
9	50,6	13,1	6,8	0,0	0,0	29,5

Примечание. 1–9 – названия типов леса даны в табл. 1. Названия трофических групп даны в табл. 2.

ческая структура сообществ нематод в этих двух типах ельников сходная, за исключением некоторого увеличения численности паразитических видов нематод. Это связано с разнообразием растительного покрова в ельнике разнотравном, что создает для нематод-фитотрофов больший выбор растений-хозяев. Исследованиями в Швеции также показано, что под моховым покровом соснового леса численность нематод-бактериотрофов выше, чем под покровом с травами (Magnusson, 1983). На примере двух ельников черничных можно констатировать, что покров лесной почвы влияет на численность и доминирование определенных групп нематод.

4. Ельник черничный. Среди растительности преобладают черника и зеленые мхи. Обнаружено 34 вида нематод. Доминирующими были нематоды из родов *Lelenchus* (22%), *Teratocephalus* (13%), *Aphelenchoides* (9,6%). 14 видов имели численность ниже 1%.

5. Ельник липняковый. Наряду с елью произрастала липа. В травянисто-кустарничковом ярусе насчитывалось 27 видов растений на площади 100 м², на метровке – 10 видов. Фауна нематод представлена 56 видами из 45 родов. Наибольшую численность имели: *Malenchus bryophilus* (13%), *Rhabditis* sp. (9%), *Tylencholaimus stecki* (9%), *Coslenchus costatus* (7%), *Aporcelaimellus obtusicaudatus* (6%). 29 видов из 56 были малочисленными (менее 1%). Остальные 22 вида имели значение численности около 4,5%. Структура сообществ нематод в этом типе леса отличалась разнообразием трофических групп и плотностью популяций особей в них. Если расположить экогруппы нематод по степени убывания в них количества особей, мы имеем следующую картину: Б > Асп > М > П > Х > Пр (табл. 3). Такой ряд, несомненно, обусловлен видовым разнообразием растительного покрова.

6. Ельник мелкотравно-зеленомошный. Расположен в пойме ручья. Древесный ярус состоит из ели и березы. Общее количество видов травянисто-кустарничкового яруса на 100 м² – 30. На пробной площадке – 12 видов,

зеленые мхи составляют 10–20%. Фауна нематод отличается наибольшим разнообразием. Нами обнаружены нематоды 59 видов из 49 родов. Доминировали *Tylencholaimus stecki* (12%), *Tylenchus davainei* (10%), *Clarcus papillatus* (9%), *Plectus cirratus* (8%). Они являются представителями разных трофических групп: микотрофов, фитотрофов, хищников, бактериотрофов. Особенность данного биоценоза – высокая встречаемость нематод-политрофов и нематод-хищников (табл. 3). Это связано с разнообразием растительного покрова и микробного сообщества в лесной почве при наличии в древесном ярусе березы.

7. Липово-елово-сосновый неморально-разнотравный. Древесный ярус представлен липой, елью, сосной, двумя видами березы, осиной. В травянисто-кустарничковом ярусе произрастает 25 видов на 100 м². На пробной метровке – 11 видов растений. В почве выявлено 52 вида нематод из 38 родов. Доминировали факультативные паразиты растений (*Malenchus bryophilus* – 18%, *Coslenchus costatus* – 14%) и микотрофов (2 вида *Tylencholaimus* – 11–12%). 32 вида составляли в фауне менее 1%, остальные 16 – от 1 до 7%. Структуру сообщества можно отобразить в виде следующего ряда: Асп > М > В > П > Х > Пр (табл. 3).

8. Сосняк брусничный. Подлесок отсутствует, в наземном покрове преобладает брусника. Встречаются вереск, толокнянка, лишайники. Выявлен 31 вид нематод из 22 родов. Доминировали: *Aphelenchoides minimus* (14%), *Metateratocephalus crassidens* (14%), *Teratocephalus costatus* (10%), *Prismatolaimus intermedius* (9%). Среди трофических групп преобладали бактериотрофы (табл. 3). Отсутствовала группа облигатных паразитов, в единичных экземплярах встретились хищники.

9. Сосняк бруснично-черничный. Состав растений сходен с сосняком брусничным, доминантным растением, наряду с брусникой, является черника. Фауна нематод имела низкое разнообразие – обнаружено 18 видов нематод из 14 родов. Доминировали: *Eudorylaimus brevis* (29%), *Plectus longicaudatus* (22%), *Teratocephalus costatus* (10%). Сообщество нематод неполноценное. В нем отсутствуют нематоды двух трофических групп – хищников и паразитов растений. Преобладали нематоды-бактериотрофы и нематоды-политрофы. Таким образом, в обоих типах сосняков структура сообществ нематод была очень сходной.

Обсуждение результатов

Лесные почвы тесно связаны с типом леса, их формирование обусловлено составляющими тип леса парцеллами (Карпачевский, 1981). Низкие температуры воздуха и биологическая активность почв, краткость вегетационного периода обуславливают накопление на поверхности почвы северных лесных биоценозов мощ-

ной лесной подстилки. Исследование экологических особенностей формирования лесных подстилок ельников черничных в «Киваче» показало, что в пределах одного типа леса мощность горизонтов почвы изменяется. Так, по мере увеличения в напочвенном покрове доли мхов возрастает мощность подстилки и подзольного горизонта. Появление травянистых растений приводит к уменьшению мощности лесной подстилки и появлению аккумулятивно-иллювиального горизонта (Соломатова, 2005). Лесные подстилки служат индикаторными почвенными горизонтами для оценки продуктивности сосновых и еловых древостоев по средней высоте и классам бонитета (Федорец и др., 2003). Авторы на основании моделей связи продуктивности древостоев и почвенного плодородия пришли к выводам, что высокосзначимыми параметрами лесных подстилок, коррелирующими с высотой 140-летних сосен в условиях среднетаежной подзоны Карелии, являются содержание органического вещества, валовое содержание азота и величина обменной кислотности. Важные факторы для еловых древостоев – соотношение С : N, количество подвижного фосфора и калия в подстилке. Мощность подстилок лиственных лесов меньше, чем у ельников, однако они богаче элементами минерального питания. Более насыщенный основаниями лиственный опад способствует снижению кислотности почв (Солодовников, 2005).

Показателями стабильности и продуктивности лесных экосистем являются количественные и качественные изменения мортмассы, обусловленные пищевой активностью сапротрофных организмов. Косвенным показателем интенсивности и длительности деструкционных процессов в почве служит биологический потенциал почвы (Загуральская, Клейн, 1994). Сапротрофные организмы преобладают в почве более продуктивного елового леса, где микробный пул лесных подстилок в 2–50 раз выше, чем в сосняках. Активный почвенный метаболизм поддерживается здесь относительно высоким содержанием актиномицетов и целлюлозоразрушителей. В лиственных лесах микробный комплекс в 2–4 раза выше в количественном отношении, чем в почве ельника. Максимальное количество углерода зафиксировано в сосняках брусничных (Загуральская, Клейн, 1994). Биомасса животных и ее структура, как и продуктивность, являются показательными параметрами для всех типов почв и могут использоваться в биоиндикации самых разных антропогенных воздействий (Кривоулицкий, 1994). Почвенные нематоды имеют тесные трофические связи с микробным комплексом почвы. Изменения в скорости минерализации и продуктивности микроорганизмов зависят от структуры фауны нематод (Wasilewska, 1997). Исследованиями показано, что почвенная микрофауна (нематоды и Protozoa) регулирует

бактериальные и грибные популяции, изменяет круговорот питательных веществ и может влиять на агрегированную структуру почвы. Таким образом, они являются важным компонентом почвенной биоты (Griffiths et al., 1993, 1994; Sohlenius, Boström, 1999). Нематоды составляют до 88% микрофауны, на их долю приходится от 10 до 15% респирации почвенных организмов. Из всех трофических групп наибольшую респирацию имеют бактериотрофы (Sohlenius, 1979, 1980).

На основании наших данных, в сосняках заповедника «Кивач» доминирующей трофической группой являются бактериотрофы, составляя до 61% от общей численности нематод (табл. 3). Очевидно, это связано с фактором большого количества углерода, зафиксированного в почве сосняков брусничных (Загуральская, Клейн, 1994), который способствует жизнедеятельности нематод, активно потребляющих углерод. Обедненность состава фауны нематод сосняков, отсутствие или очень низкая численность представителей двух из шести трофических групп, несомненно, связаны с характером растительного покрова сосняков и таксономическим составом микробного сообщества почвы (Германова, Медведева, 2005).

Нематоды связаны с азотным обменом, происходящим в лесной почве. Такие таксоны, как *Rhabditis*, *Acrobelloides*, могут быть экологическими доминантами при высокой концентрации нитратов в почве (Ettema et al., 1998; Sohlenius, Boström, 1999). Содержание азота в лесных подстилках ельников среднетаежной подзоны (к таковым относятся ельники «Кивача») коррелирует с продуктивностью древостоя (Федорец и др., 2003). Почва ельников богата микроорганизмами (Германова, Медведева, 2005). Высокая плотность популяций нематод в ельниках черничных, чернично-брусничных (табл. 1) свидетельствует о том, что данная группа организмов имеет хорошие условия для жизнедеятельности и репродукции. Доминирование нематод, питающихся за счет бактерий и грибов (табл. 3), указывает на взаимодействие их с микроорганизмами.

Распределение нематод в почве определяется не только климатическими и почвенными факторами, но также видовым составом и плотностью растительного покрова. Более разнообразный растительный покров способствует качественному и количественному обогащению фауны нематод (Соловьева, 1986). Подтверждением являются данные настоящего исследования, показывающие богатое видовое разнообразие фауны нематод в ельниках разнотравных с участием в древесном ярусе липы, березы. Наличие в биоценозе широкого спектра настоящих и потенциальных растений-хозяев способствует возрастанию численности нематод, питающихся за счет живых тканей.

Для оценки состояния среды используется индекс зрелости *MI*, предложенный Бонгерсом

(Bongers, 1990). Он вычисляется на основе состава нематодных сообществ, включающих организмы с различными жизненными циклами и типами питания. В исследованных типах леса индекс *MI* был низким в сосняках и ельнике бруснично-черничном (табл. 1). Это связано с наличием в сообществах нематод малоспециализированных видов, устойчивых к неблагоприятным условиям среды, способных быстро наращивать численность. В основном это представители родов *Rhabditis*, *Panagrolaimus*. Ранее подобная закономерность нами отмечена для фауны нематод зрелого соснового леса в Финляндии (Груздева и др., 1999). Анализ факторов среды, которые могли бы влиять на *MI* однородной естественной экосистемы, какой является сосновый лес национального парка «Петкельярви» в Финляндии, свидетельствует о том, что ими оказались разнообразие и доминирование растений на исследуемой площади. В заповеднике «Кивач» сообщества нематод лесных почв, имеющих разнообразный напочвенный растительный покров, также отличались более высоким значением индекса *MI*.

Индексы, характеризующие фауну нематод, отражают реальные изменения в сообществах при вариациях условий среды. Эколого-трофическое группирование нематод позволяет определить пути разложения органического вещества по активности участия бактерио- и микотрофов. Анализ нематод, связанных с растением (фитотрофы), способствует лучшему пониманию взаимоотношений между напочвенным покровом и процессами, происходящими в почве. Согласно последним научным данным, корневые паразиты растений увеличивают поток углерода от корней к микробальной биомассе почвы. Поэтому нематоды в настоящее время рассматриваются как биоиндикаторы состояния почвенной экосистемы.

Выводы

1. Разнообразие фауны нематод лесных почв заповедника «Кивач» коррелирует с разнообразием растительности в биоценозе. Наибольшее количество видов нематод выявлено в ельниках разнотравных с участием в древесном ярусе лиственных пород. Сообщества нематод в почве этих биоценозов имели более высокое значение индекса зрелости *MI*.

2. Структура сообществ нематод взаимосвязана с сообществами микроорганизмов, населяющих лесную почву.

3. В ельниках, где отмечается высокий микробный пул подстилок, обнаружена высокая плотность популяций почвенных нематод.

4. В сосняках доминантной эколого-трофической группой нематод являются бактериотрофы. Это связано с обогащением почвы сосняков углеродом, интенсивно поглощаемым бактериотрофами.

Авторы выражают благодарность Е. А. Платоновой, с. н. с. Ботанического сада ПетрГУ, за описание растительности на пробных площадках и помощь в отборе проб.

Литература

- Германова Н. И., Медведева М. В., 2005. Микрофлора лесных почв Карелии // Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 206–207.
- Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Hokkanen T. J., 1999. Анализ сообществ нематод в зрелых сосновых лесах Восточной Финноскандии // Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии». Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 77.
- Загуральская Л. М., Клейн Л. А., 1994. Некоторые параметры биологической активности почв и деструкции органического вещества в лесных экосистемах Карелии // Структурно-функциональная организация лесных почв среднетаежной подзоны Карелии (на примере заповедника «Кивач»). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 75–91.
- Карпачевский Л. О., 1981. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность. 263 с.
- Кривоуцкий Д. А., 1994. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. 270 с.
- Ласкова Л. М., 1997. Динамика разнообразия сообществ беспозвоночных в лесных почвах Карелии под влиянием удобрений и макромикробов // Динамика биоразнообразия животного мира. М. С. 91–96.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. Пер. с англ. М. 270 с.
- Соловьева Г. И., 1986. Экология почвенных нематод. Л.: Наука. 247 с.
- Солодовников А. Н., 2005. Формирование продуктивности почв под листовыми насаждениями среднетаежной подзоны Карелии // Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 153.
- Соломатова Е. А., 2005. Экологические особенности формирования лесных подстилок ельников черничных Восточной Финноскандии // Материалы междунар. науч. конф. «Экология и биология почв». Ростов н/Д. С. 475–477.
- Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Солодовников А. Н., 2003. Лесные почвы Карелии и оценка их продуктивности // Тр. Карельского научного центра РАН. Вып. 5. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 108–120.
- Bongers T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. Vol. 83. P. 14–19.
- Ettema C. H., Coleman D. C., Vellidis G. et al., 1998. Spatiotemporal distributions of bacterivorous nematodes and soil resources in a restored riparian wetland // Ecology. Vol. 79. P. 2721–2734.
- Griffiths B. S., Ekelund F., Ronn R., Christensen S., 1993. Protozoa and Nematodes on decomposing barley roots // Soil Biol. Biochem. Vol. 25, N 9. P. 1293–1295.
- Griffiths B. S., Ritz K., Wheatley R. E., 1994. Nematodes as indicators of enhanced microbiological activity in a Scottish organic farming system // Soil Use and Management. Vol. 10. P. 20–24.
- Magnusson Ch., 1983. Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover // Holarctic ecology. Copenhagen. Vol. 6. P. 175–182.
- Sohlenius B., 1979. A carbon budget for nematodes, rotifers and tardigrades in a Swedish coniferous forest soil // Holarctic Ecology. Vol. 2. P. 30–40.
- Sohlenius B., 1980. Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems // Oikos. Vol. 34, N 2. P. 186–194.
- Sohlenius B., 1993. Chaotic or deterministic development of nematode populations in pine forest humus incubated in the laboratory // Biol. Fertil. Soils. Vol. 16. P. 263–268.
- Sohlenius B., Boström S., 1999. Effects of global warming on nematode diversity in a Swedish tundra soil – a soil transplantation experiment // Nematology. Vol. 1, N 7–8. P. 695–709.
- Wasilewska L., 1997. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // Russian Journal of Nematology. Vol. 5. P. 113–126.
- Yeates G. W., T. Bongers R. G. M. de Goede, Freckman D. W., Georgieva S. S., 1993. Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera – An Outline for Soil Ecologists // J. of Nematology. Vol. 25. P. 315–331.

Приложение

СПИСОК ВИДОВ (РОДОВ) НЕМАТОД ЛЕСНЫХ БИОТОПОВ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»

Вид нематод	Тип леса								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Wilsonema</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anaplectus granulatus</i>	+	-	+	-	+	+	+	-	-
<i>Plectus acuminatus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. annulatus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>P. cirratus</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. geophilus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. longicaudatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. opisthocirculus</i>	-	+	-	-	+	+	+	+	+
<i>P. parietinus</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>P. parvus</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>P. thornei</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plectus</i> sp.	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Ceratoplectus armatus</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>Chromadoridae</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Achromadora ruricola</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Prodesmodora arctica</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>Eumonhystera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monhystrella plectoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Prismatolaimus dolichurus</i>	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Pr. intermedius</i>	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Bastiania gracilis</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Tobrilus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Tripylidae</i>	+	-	+	+	-	-	-	+	-
<i>Trischistoma monohystera</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Odontolaimus chlorurus</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	-
<i>Cylindrolaimus communis</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Ironus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Alaimus primitivus</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>Amphidelus</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Rhabditis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Panagrolaimus</i>	-	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Cephalobus</i>	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Heterocephalobus elongatus</i>	+	-	+	-	+	+	+	-	-
<i>Chiloplacus</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Cervidellus cervus</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Bunonema</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Acrobeloides nanus</i>	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Acrobeles ciliatus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Teratocephalus costatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Metateratocephalus crassidens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diphtherophora</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Aphelenchoides minimus</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>Aphelenchoides</i> sp.	+	+	-	-	-	+	+	+	-
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. intermedius</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>D. myceliophagus</i>	+	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>Neotylenchidae</i>	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Tylencholaimus minimus</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	+
<i>T. mirabilis</i>	-	-	-	-	+	+	+	+	-
<i>T. stecki</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. zeelandicus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Clarcus</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>Prionchulus</i>	+	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>Mylonchulus</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Jotonchus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Seinura</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Discolaimus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Enchodelus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Mesodorylaimus</i>	+	-	+	-	+	+	+	-	-
<i>Dorylaimus</i>	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>Laimydorus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Aporcelaimellus</i>	-	-	+	-	+	+	+	-	-
<i>Equmenicus monhystera</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Eudorylaimus acuticauda</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>E. brevis</i>	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>E. bryophilus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>E. carteri</i>	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>E. ettersbergensis</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	-

Окончание прил.

Вид нематод	Тип леса								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>E. microdorus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>E. paraobtusicaudatus</i>	+	-	+	-	+	-	+	-	-
<i>E. parvus</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>E. rhopalocercus</i>	+	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Eudorylaimus</i> sp.	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>Aglenchus agricola</i>	+	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>Coslenchus costatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Malenchus bryophilus</i>	-	+	-	-	+	+	+	+	+
<i>Tylenchus arcuatus</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>Filenchus filiformis</i>	+	+	+	-	+	+	-	+	-
<i>Lelenchus leptosoma</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tylenchidae	+	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Helicotylenchus pseudodigonicus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Tylenchorhynchus</i>	-	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>Pratylenchus</i>	-	-	+	-	+	-	+	-	-
<i>Paratylenchus nanus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. straeleni</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-
Criconematidae	-	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Heterodera</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-
Всего видов: 99	49	23	42	34	56	59	52	31	18

Примечание. 1 – ельник бруснично-черничный, старовозрастный; 2 – ельник бруснично-черничный; 3 – ельник черничный (разнотравный); 4 – ельник черничный (зеленомошный); 5 – ельник липняковый; 6 – ельник мелкотравно-зеленомошный; 7 – липово-елово-сосновый неморально-разнотравный; 8 – сосняк брусничный; 9 – сосняк бруснично-черничный.