

УДК 632.651:630*17(282.247.212)(210.7)

ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

© 2016 г. Д. С. Калинкина, А. А. Сущук, Е. М. Матвеева

Институт биологии Карельского научного центра РАН

185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

e-mail: dania_22@mail.ru

Поступила в редакцию 05.02.2016 г.

Рассмотрены сообщества почвенных нематод в корнеобитаемом слое почвы подкронового пространства интродуцированных древесных пород на территории о-ва Валаам (Республика Карелия). С помощью общепринятых нематологических методов были изучены следующие параметры: таксономическое разнообразие, плотность популяций, эколого-трофическая структура сообществ нематод. В результате исследования были обнаружены 49 родов нематод. Общая численность нематод составляла от 1209 до 2548 экз./100 г почвы. Выявлено, что численность и доля группы паразитов растений в сообществе почвенных нематод имеют более высокие значения под интродуцированными деревьями по сравнению с естественными лесными биоценозами.

Ключевые слова: древесные интродуценты, островные экосистемы, почвенные нематоды, плотность популяций, естественный ареал, структура сообществ, нематоды-паразиты растений.

DOI: 10.7868/S036705971605005X

Растительные сообщества и почвенные организмы тесно взаимосвязаны по своей структуре и функциональному состоянию. Вне естественных исторически сложившихся сообществ виды нередко представляют опасность чужим для них биотам, которая выражается в обеднении или обогащении флор и фаун, трансформации их состава. В настоящее время наблюдается все возрастающая роль адвентивного компонента во флоре и фауне различных регионов, включая северные, что приводит к изменению микроклиматических характеристик среды обитания видов и ослаблению действия естественных факторов (Масляков, 2000; Виноградова, 2010; Дгебуадзе, 2014; Кривец и др., 2015). Кроме того, нельзя исключать из числа таких последствий возможность заноса опасных видов паразитических организмов в биоценозы. В совокупности это определило необходимость изучения заноса в биоценозы новых видов, их влияния на почвенные организмы, в частности почвенных нематод.

В современной нематологической литературе имеются сведения, часто противоречивые, но в целом свидетельствующие о том, что занос и плановая интродукция новых видов растений в природные биоценозы отражается на численности и эколого-популяционных характеристиках сообществ почвенных нематод. Направленность этих изменений может различаться в силу таких характеристик растений, как приуроченность к

определенной систематической группе, физиологическое состояние, возраст, инвазивность; также немаловажным фактором является географическое положение исследуемых биоценозов и др. Так, в работах зарубежных авторов (Porzinska et al., 2007; Renco, Balezantienė, 2015) показано, что при инвазии и длительном произрастании растений (травянистых и древесных) в естественных условиях происходит изменение трофической структуры сообществ почвенных нематод в сторону увеличения доли бактериотрофов и снижения паразитов растений. Другие исследователи (Yeates, Williams, 2001) также указывают на значительные изменения в трофической структуре нематод в зависимости от произрастания инвазивного травянистого растения, но в то же время отмечают увеличение таксономического разнообразия паразитов растений.

Для определения направленности изменений различных параметров, характеризующих сообщества нематод, под воздействием аналогичного фактора в условиях Севера было проведено исследование влияния преднамеренной интродукции древесных растений, проводимой в эстетических целях и для сохранения/увеличения биоразнообразия, на сообщества почвенных нематод в северных экосистемах, которые, как известно, характеризуются бедным видовым составом как растительных, так и животных сообществ.

Были поставлены следующие задачи:

1. Изучение фауны почвенных нематод в измененных человеком ландшафтах на территории о-ва Валаам (Республика Карелия), включающих различные древесные интродуценты, произрастающие на северной границе ареала или за его пределами.

2. Выявление изменений плотности популяций и эколого-трофической структуры сообществ нематод в корнеобитаемом слое почвы подкронового пространства интродуцированных древесных пород в сравнении с естественными биоценозами.

3. Проверка гипотезы о проникновении новых и распространении редких видов фитопаразитических нематод при интродукции растений в экосистемы Севера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены на территории о-ва Валаам, Республика Карелия (61°22'54.35" с.ш., 30°56'09.37" в.д.), который является островной экосистемой самого крупного пресноводного водоема Европы — Ладожского озера. Географическое положение острова, благоприятные климатические условия, специфичность почвенного покрова, который в отличие от материка характеризуется относительно высоким естественным плодородием, способствовали формированию достаточно богатой и разнообразной флоры (Бахмет, 2000; Кравченко, 2007; Шильцова и др., 2008), уникально сочетающей аборигенную и интродуцированную древесную растительность. Продолжительность интродукции растений на Валаамском архипелаге насчитывает более 300 лет. Особое внимание уделялось древесным породам, позволяющим создавать высокопродуктивные древостои и устойчивые парковые ландшафты (Кучко и др., 1989; Назарова, 2010). В настоящее время на Валааме произрастают 17 видов древесных интродуцентов: распространены посадки хвойных интродуцентов — лиственницы, пихты, сосны сибирской (кедровой); не менее широко представлены лиственные деревья: клен, липа, ясень, вяз — породы, произрастающие у северной границы ареала или за его пределами (Кучко и др., 1989).

Отбор образцов проводился в июле 2013 г. в верхнем корнеобитаемом слое почвы в пределах подкронового пространства 6 видов деревьев: пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb., пихта бальзамическая *Abies balsamea* (L.) Mill., сосна сибирская *Pinus sibirica* Du Tour, ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L., дуб черешчатый *Quercus robur* L., липа сердцевидная *Tilia cordata* Mill. Почвенные образцы отбирали на глубину 10 см в 9 повторностях. Почвы в местах произрастания дуба, пихты бальзамической, сосны сибирской относятся к примитивным подбурам, липы, ясеня, пихты сибирской — к антропогенным почвам (Шильцова и др., 2008). В каче-

стве естественных биотопов исследованы ненарушенные хвойные леса с преобладанием аборигенной растительности (ельник снытево-осоково-кисличный с доминантом древесного яруса — ель обыкновенная *Picea abies* (L.) Karst. и сосняк брусничный, сформированный сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* L., Валаамский архипелаг), а также участки лиственного леса: липа сердцевидная (Республика Карелия, Государственный природный заповедник “Кивач”), дуб черешчатый (Ставропольский край, окрестности г. Пятигорска; Курская область, Центрально-Черноземный заповедник), ясень обыкновенный (Ставропольский край, окрестности г. Пятигорска), находящиеся в пределах ареала (Абаимов, 2009). Растительный покров в подкроновом пространстве исследованных деревьев на о-ве Валаам представлен следующими видами:

1. Пихта сибирская: доминантами травянистого покрова выступали представители семейства *Roaceae*, подмаренник трехцветковый *Galium triflorum* Michx., пижма обыкновенная *Tanacetum vulgare* L. Общее проективное покрытие — 90%.

2. Пихта бальзамическая: в травянистом покрове доминировали хвощ полевой *Equisetum arvense* L., мышиный горошек *Vicia cracca* L., сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria* L. Общее проективное покрытие — 70%.

3. Сосна сибирская (кедровая): растительный покров бедный, основные представители — виды семейства *Roaceae*, хвощ лесной *Equisetum sylvaticum* L. Общее проективное покрытие — 30%.

4. Ясень обыкновенный: преобладали представители семейства *Roaceae*. Общее проективное покрытие — 15–20%.

5. Дуб черешчатый: в травянистом покрове доминировали представители семейства *Roaceae*, клевер ползучий *Trifolium repens* L. подорожник большой *Plantago major* L., одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Wigg. Общее проективное покрытие — 90%.

6. Липа сердцевидная: травянистый ярус скошен, пристволный подрост липы.

Нематод выделяли из почвы (навеска 30 г) модифицированным методом Бермана. Фиксацию материала производили при помощи ТАФ (триэтанол-амин, формалин и вода в соотношении 2 : 7 : 91) (van Bezooijen, 2006). Идентификацию нематод осуществляли на временных глицериновых препаратах. Каждый таксон согласно классификации Йейтса с соавт. (Yeates et al., 1993) относили к одной из шести эколого-трофических групп: бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), нематоды, ассоциированные с растениями (Аср), и нематоды-паразиты растений (Пр).

Для подробного анализа нами были выбраны две последние трофические группы, которые наиболее тесно связаны с корнями растений: не-

матоды, ассоциированные с растениями (факультативные фитотрофы), способные питаться как за счет эпидермальных клеток корней, так и содержимым гифов грибов, и паразиты растений (облигатные фитотрофы). Вместе две трофические группы были объединены под термином “нематоды-фитотрофы”.

Для оценки состояния сообществ нематод использованы следующие параметры: таксономическое разнообразие (количество родов), плотность популяций нематод (экз./100 г сырой почвы), эколого-трофическая структура. Для выявления различий между локальными сообществами почвенных нематод проводили ординацию биотопов методом главных компонент на основе эколого-трофических групп с учетом их вклада в фауну. Вследствие малого числа повторностей был использован *H*-критерий Краскела–Уоллиса. Различия между группами считали достоверными при $p < 0.05$. Числовые данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение $\pm$ стандартная ошибка среднего). Расчеты выполнены при помощи программы PAST 1.68 (Hammer et al., 2001).

Для выполнения исследования использовано оборудование центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН “Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическое разнообразие почвенных нематод

Фауна нематод в верхнем почвенном горизонте под кронами древесных интродуцентов была представлена 49 родами: под хвойными деревьями — 30–32 рода, под листовыми породами — от 27 до 40 родов нематод (табл. 1). Существенное влияние интродуцентов на разнообразие фитопаразитических нематод было отмечено для хвойных пород: под пихтой двух видов и сосной сибирской (кедровой) обнаружены представители 4–6 таксонов, в то время как в естественных хвойных лесах они либо отсутствовали, либо были очень редки (табл. 1, А). Таксономический состав группы паразитических нематод в почве под листовыми интродуцентами на территории Республики Карелия и в местах их произрастания в естественном ареале не различался (табл. 1, Б).

При сравнении интродуцентов хвойных и листовых пород между собой отмечено, что различия в таксономическом составе паразитических нематод были минимальны. Под деревьями-интродуцентами наиболее часто встречались представители родов *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Paratylenchus* и *Pratylenchus*, являющиеся экто- и эндопаразитами корневой системы широкого круга растений-хозяев. Для вида *Paratylen-*

chus nanus Cobb отмечено высокое относительное обилие в фауне (27%) в почвенном образце из-под сосны сибирской. Среди редко встречаемых видов были отмечены *Nagelus leptus* (Allen, 1955) Siddiqi (под пихтой бальзамической), *Paratrichodorus pachydermus* Seinhorst, 1954 (под пихтой бальзамической и дубом черешчатым), которые ранее были единично обнаружены в парках и агроценозах г. Петрозаводска (Диева, Сушук, 2014). Возможно, эти виды следует рассматривать как распространённые в условиях антропогенно трансформированных экосистем. Род *Criconema* обнаружен только в прикорневой почве сосны сибирской, однако он не является редким, а достаточно обычен для естественных хвойных лесов.

Сравнение естественных биоценозов показало, что для хвойных лесов, произрастающих на Севере, характерно почти полное отсутствие нематод-паразитов растений (см. табл. 1). Более южные естественные леса (Ставропольский край, Курская область) отличались наличием таксонов, которые на территории Республики Карелия пока не обнаружены (*Xiphinema*) вследствие их требовательности к более высокой температуре почвы (Деккер, 1972) или редки (*Pratylenchoides*, *Criconema*, *Longidorella*), что подтверждает закономерность снижения разнообразия паразитических видов в северных экосистемах по сравнению с более южными местообитаниями (Соловьева, 1986).

Увеличение таксономического разнообразия паразитов растений под исследованными интродуцентами можно объяснить особыми микроклиматическими условиями, складывающимися в подкroновом пространстве деревьев: изменение освещенности, накопление опада, образование более мощной подстилки, подкисление почвы, формирование более мягкого режима температуры и влажности почвы определяют структуру растительного покрова и свойства почвы (Журавлева и др., 2012; Уфимцев, 2014). Таким образом, интродуценты косвенно влияют на таксономический состав сообществ нематод. В нашем исследовании в напочвенном покрове доминировали представители семейства Roaseae, которые часто являются хозяевами паразитических видов нематод, вследствие чего происходит увеличение численности и разнообразия фитопаразитов (Буторина и др., 2007; Wardle et al., 2003; Viketoft et al., 2005). Данные Йейтса и Вильямса (Yeates, Williams, 2001), Ван дер Путтена с соавт. (Van der Putten et al., 2005), касающиеся увеличения таксономического разнообразия нематод-паразитов растений при внедрении травянистых растений в естественные биоценозы, согласуются с нашими результатами. Также имеются сведения о возможности перехода паразитических нематод, обитающих в естественном ценозе, в насаждения культурных растений (на примере *Pratylenchus*

Таблица 1. Таксономическое разнообразие нематод-паразитов растений в верхнем корнеобитаемом слое почвы в подкроновом пространстве древесных пород, произрастающих в модифицированных человеком ландшафтах (о-в Валаам, Республика Карелия) и естественных биоценозах ($n = 9$)

Таксоны нематод	А. Хвойные породы					Б. Лиственные породы						
	интродуценты			естественные биоценозы		интродуценты			естественные биоценозы			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Общее число таксонов нематод	30	32	32	32	24	40	27	28	34	37	52	40
Число родов нематод-паразитов	6	4	5	2	0	5	3	4	4	5	4	5
<i>Tylenchorhynchus</i>	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nagelus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pratylenchus</i>	+	+	+	+	—	+	—	+	+	—	—	—
<i>Pratylenchoides</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Paratylenchus</i>	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+	+	—
<i>Helicotylenchus</i>	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heterodera</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Criconema</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Paratrichodorus</i>	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Xiphinema</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Longidorella</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+

Примечание. n — объем выборки; “+/-” — присутствие/отсутствие таксона в почвенном образце. Здесь и в табл. 2, 3: 1 — пихта бальзамическая; 2 — пихта сибирская; 3 — сосна сибирская (кедровая); 4 — ель обыкновенная (Республика Карелия); 5 — сосна обыкновенная (Республика Карелия); 6 — дуб черешчатый; 7 — липа сердцевидная; 8 — ясень обыкновенный; 9 — дуб черешчатый (Ставропольский край, окрестности г. Пятигорска); 10 — дуб черешчатый (Курская область, Центрально-Черноземный заповедник); 11 — липа сердцевидная (Республика Карелия, заповедник Кивач); 12 — ясень обыкновенный (Ставропольский край, окрестности г. Пятигорска).

pratensis, *P. similis* и ягодных культур) (Таболлин, 2010).

Комплекс нематод, ассоциированных с растениями, был представлен пятью родами (*Filenchus*, *Malenchus*, *Aglenchus*, *Coslenchus*, *Lelenchus*) и практически не различался в зависимости от места исследования вследствие их экологической пластичности и широкого спектра питания.

Плотность популяций почвенных нематод

Плотность популяций нематод под исследованными древесными интродуцентами имела средние для биоценозов Республики Карелия значения (от 1209 до 2548 экз./100 г сырой почвы) и статистически не различалась между хвойными и лиственными насаждениями ($p > 0.05$). Однако при сравнении численности нематод под интродуцированными хвойными породами с показателями, определенными для естественных хвойных лесов (Республика Карелия), были получены статистически значимые различия. Естественные

биоценозы (ельник и сосняк) характеризовались высокой плотностью популяций нематод (7397 и 4678 экз./100 г почвы соответственно) (табл. 2, А). Для лиственных пород такая закономерность не выявлена: общая численность почвенных нематод под интродуцированными лиственными породами и в естественных лиственных лесах не различалась (табл. 2, Б).

Различия, описанные выше для общей численности нематод, отмечены и для трофической группы нематод, ассоциированных с растениями. Плотность их популяций в естественных хвойных лесах была значительно выше, чем в прикорневой почве хвойных интродуцентов. Достаточно высокая (по сравнению с другими видами) численность факультативных фитотрофов обнаружена под пихтой сибирской (см. табл. 2, А). В литературе имеются сведения о высокой численности нематод *Asp* в местах произрастания *Picea* sp. (Hanel, 2008) и *Pinus sylvestris* (Sohlenius, Bostrom, 2001; Hanel, 2008). Данный факт объясняется возможностью нематод этой трофической группы,

Таблица 2. Плотность популяций нематод (экз/100 г сырой почвы) в верхнем корнеобитаемом слое почвы под-коронового пространства древесных пород, произрастающих в модифицированных человеком ландшафтах (о-в Валаам, Республика Карелия) и естественных биоценозах ($n = 9$)

Биотопы		Общая численность нематод в почве	Численность нематод двух трофических групп	
			Аср	Пр
А ₁ . Хвойные породы деревьев	1	1378 ± 87 ^a	52 ± 16 ^a	669 ± 53 ^a
	2	2548 ± 564 ^a	284 ± 63 ^b	559 ± 91 ^a
	3	2335 ± 477 ^a	87 ± 29 ^a	961 ± 199 ^a
А ₂ . Хвойные леса	4	7397 ± 897 ^b	2649 ± 743 ^c	261 ± 107 ^b
	5	4678 ± 350 ^c	746 ± 140 ^d	0 ± 0 ^c
Б ₁ . Лиственные породы деревьев	6	1700 ± 183 ^{a, c}	294 ± 44 ^{a, d}	463 ± 61 ^a
	7	1581 ± 140 ^{a, b, e}	131 ± 23 ^{b, d}	333 ± 39 ^a
	8	1209 ± 184 ^{b, c, d, f}	34 ± 12 ^c	201 ± 28 ^b
Б ₂ . Лиственные леса	9	1565 ± 154 ^{c, d}	157 ± 30 ^{b, d}	196 ± 28 ^b
	10	1135 ± 142 ^{d, f}	144 ± 26 ^b	97 ± 22 ^c
	11	807 ± 117 ^{e, f}	323 ± 63 ^d	18 ± 4 ^d
	12	1055 ± 65 ^f	59 ± 23 ^c	51 ± 19 ^{c, d}

Примечание. Данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение ± стандартная ошибка среднего); использован H -критерий Краскела–Уоллиса; значения с разными буквенными обозначениями в столбцах внутри подразделов А₁, 2 и Б₁, 2 статистически различаются ($p < 0.05$); 1–12 см. табл. 1.

помимо питания на эпидермальных клетках корня, переходить на питание почвенными грибами, являющимися основными деструкторами органического вещества в кислых лесных почвах (Звягинцев и др., 2005). У лиственных пород различий в этом показателе между интродуцентами и естественными лесами не выявлено (см. табл. 2, Б).

Иная ситуация характерна для плотности популяций фитопаразитических нематод. Под всеми исследованными видами интродуцентов их численность была выше, чем в естественных биоценозах (различия статистически достоверны на уровне значимости $p < 0.05$) (см. табл. 2). Подобное явление было отмечено при изучении фауны почвенных нематод под плодово-ягодными и цветочно-декоративными растениями в ботанических садах Украины (Губин, 2013), а также на территории лесных питомников (Skwierz, 2012; Chalancka, Labanowski, 2014): паразитические нематоды составляли основу нематодных комплексов.

Корнеобитаемый слой почвы под хвойными интродуцентами характеризовался более высокой по сравнению с лиственными породами заселенностью корневыми паразитами. Наибольшая численность Пр отмечена для сосны сибирской. По данным ряда исследователей (Губина, 1980; Кулинич, 2005), саженцы сосны сибирской в лесопитомниках наиболее уязвимы для паразитических нематод среди хвойных пород. Кроме того, данная порода отличается выраженной способностью изменять характеристики напочвенного

покрова, вплоть до смены типа растительности (Журавлева и др., 2012).

Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод

Анализ эколого-трофической структуры сообществ нематод показал, что под хвойными интродуцентами паразиты растений занимают доминирующее или второе по значимости положение. В ненарушенных ельнике и сосняке преобладающие позиции занимали группы бактерио- и микотрофов. Также здесь достаточно высок процент группы нематод, ассоциированных с растениями.

При рассмотрении эколого-трофической структуры сообществ нематод под лиственными интродуцентами была получена сходная закономерность. Доля паразитов растений в корнеобитаемом слое почвы оказалась значительно больше, чем под деревьями в естественном ареале, однако процент был ниже, чем для хвойных интродуцентов. Доминантами в почве лиственных пород деревьев в естественном ареале выступали бактерио- и политрофы (табл. 3).

Обработка данных по эколого-трофическому группированию нематод методом главных компонент наглядно демонстрирует смену доминирующих эколого-трофических групп в условиях интродукции (рис. 1). Установлено, что первая главная компонента объясняет более 40% общей дисперсии и связана с вкладом Пр и Аср в фауну.

Таблица 3. Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод в верхнем корнеобитаемом слое почвы подкroнового пространства древесных пород, произрастающих в модифицированных человеком ландшафтах (о-в Валаам, Республика Карелия) и в естественных биоценозах ($n = 9$)

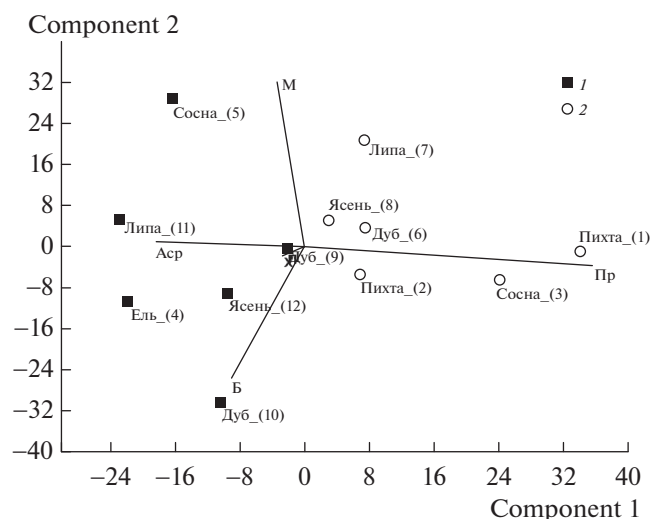
Биотопы		Эколого-трофическая группа нематод, %					
		Б	М	П	Х	Аср	Пр
А ₁ . Хвойные породы деревьев	1	19.0 ± 1.6 ^a	14.8 ± 1.5 ^a	11.7 ± 2.7 ^a	1.3 ± 0.5 ^a	4.0 ± 1.5 ^a	48.5 ± 2.3 ^a
	2	36.0 ± 2.0 ^b	20.0 ± 3.0 ^a	7.0 ± 2.1 ^a	1.0 ± 0.4 ^a	11.0 ± 0.9 ^b	25.0 ± 2.0 ^b
	3	33.1 ± 2.0 ^b	17.7 ± 2.5 ^a	3.5 ± 0.6 ^a	1.7 ± 0.7 ^a	3.8 ± 1.1 ^a	40.2 ± 2.3 ^a
А ₂ . Хвойные леса	4	40.3 ± 3.4 ^b	13.9 ± 1.9 ^a	8.4 ± 2.3 ^a	1.2 ± 0.6 ^a	32.0 ± 5.4 ^c	3.1 ± 1.3 ^c
	5	22.5 ± 2.4 ^a	50.5 ± 2.6 ^b	9.4 ± 1.8 ^a	2.3 ± 0.5 ^a	15.3 ± 2.2 ^b	0 ^d
Б ₁ . Лиственные породы деревьев	6	25.8 ± 5.5 ^{a, d}	23.4 ± 1.9 ^a	4.6 ± 1.1 ^a	1.0 ± 0.3 ^a	18.1 ± 3.2 ^a	27.1 ± 1.3 ^a
	7	19.6 ± 2.5 ^a	40.1 ± 3.1 ^b	10.3 ± 2.3 ^{a, b}	0 ^b	8.1 ± 1.3 ^{b, e}	21.8 ± 2.3 ^{a, b}
	8	34.8 ± 2.1 ^b	31.8 ± 2.9 ^b	12.4 ± 1.5 ^b	0.8 ± 0.4 ^{a, b}	2.8 ± 0.8 ^{c, e}	17.4 ± 1.9 ^{b, c}
Б ₂ . Лиственные леса	9	22.2 ± 2.2 ^{a, d}	15.3 ± 2.6 ^c	36.3 ± 1.9 ^c	4.2 ± 1.2 ^c	9.7 ± 1.3 ^b	12.2 ± 1.2 ^{c, d}
	10	59.6 ± 5.1 ^c	5.3 ± 1.3 ^d	9.2 ± 3.1 ^a	2.7 ± 0.6 ^{a, c}	12.3 ± 1.5 ^a	10.7 ± 2.8 ^d
	11	26.2 ± 1.6 ^d	23.1 ± 3.1 ^{a, c}	5.8 ± 1.5 ^a	5.1 ± 1.1 ^c	37.5 ± 4.1 ^d	2.3 ± 0.4 ^{e, d}
	12	38.3 ± 4.1 ^b	16.4 ± 4.1 ^{a, c}	23.8 ± 2.4 ^d	11.1 ± 2.6 ^d	5.1 ± 1.7 ^c	5.2 ± 1.9 ^d

Примечание. Эколого-трофические группы нематод: Б – бактериотрофы, М – микотрофы, П – полиотрофы, Х – хищники, Аср – нематоды, ассоциированные с растениями, Пр – нематоды-паразиты растений; 1–12 и буквенные обозначения см. табл. 1, 2.

При этом биотопы расположились в градиенте от наибольшей представленности паразитов растений и наименьшей доли в сообществе нематод, ассоциированных с растениями, что позволило выделить две обособленные группы: в первую вошли биотопы, образованные дендроинтродуцентами с высоким вкладом Пр в фауну нематод, во вторую – естественные биоценозы, характеризующиеся преобладанием Аср среди фитотрофов. Вторая главная компонента связана с вкладом Б и М в структуру сообщества (30.5% общей дисперсии) и в большей степени определяет особенности естественных биоценозов.

Ранее проведенное исследование фауны почвообитающих нематод трансформированных биоценозов Петрозаводска (Диева, Сушук, 2014) выявило высокое таксономическое разнообразие паразитов растений и увеличение их доли в структуре сообщества под интродуцированными деревьями в лесопарковой зоне города по сравнению с естественными биотопами. Одной из причин таких изменений может быть загрязнение почвы тяжелыми металлами, при этом облигатные паразиты растений становятся доминирующей эколого-трофической группой вследствие их устойчивости к различным трансформациям среды. Сходство наших результатов, возможно, связано с потоком туристов, ежегодно посещающих о-в Валаам, и хозяйственной деятельностью монахов по благоустройству территории. Снижение общей численности нематод и перестройка трофической структуры в сторону повышения значимо-

сти паразитов растений в сообществах нематод могут быть следствием рекреационной нагрузки и применения различных агротехнических приемов. Согласно литературным данным (Захаров и др., 1989; Евдокимова и др., 2004; Зенкова,



Ординация сообществ почвенных нематод, обитающих в верхнем почвенном горизонте подкroнового пространства древесных пород, произрастающих в естественных биоценозах (1) и модифицированных человеком ландшафтах (о-в Валаам, Республика Карелия) (2) по эколого-трофической структуре. Первая и вторая главные компоненты объясняют более 71.4% различий; 1–12 – см. табл. 1.

Валькова, 2008), трансформация почвенной экосистемы (загрязнение, сельскохозяйственная деятельность и др.) приводит к нарушению сбалансированных в природе связей между разными компонентами биоценоза, изменению среды обитания многих наземных и почвенных организмов (многоножки, стафилиниды, жужелицы, моллюски, дождевые черви), что способствует перестройке их комплексов и смене доминирующих таксонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование фауны нематод древесных интродуцентов на о-ве Валаам позволило получить новые данные по таксономическому разнообразию и распространению нематод, включая паразитические виды, в модифицированных человеком ландшафтах на территории Республики Карелия. Установлено, что при интродукции древесных культур наблюдается снижение общей численности почвенных нематод, при этом таксономическое разнообразие, численность и доля в структуре сообществ фитопаразитических нематод увеличиваются по сравнению с естественными биоценозами.

В результате исследования не выявлено значительных различий по большинству рассмотренных параметров оценки состояния сообществ нематод между хвойными и лиственными интродуцентами, однако при сравнении с естественными биоценозами получены достоверные различия для хвойных интродуцентов, касающиеся общей численности, таксономического разнообразия и относительного обилия. Так, естественные хвойные леса характеризовались высокой общей численностью и численностью нематод, ассоциированных с растениями, доминирующие позиции в эколого-трофической структуре здесь занимали группы бактериотрофов и микотрофов, паразиты растений были представлены незначительно. Корнеобитаемый слой почвы хвойных интродуцентов, напротив, характеризовался высоким относительным обилием, численностью и разнообразием группы фитопаразитических нематод. Наиболее встречаемыми таксонами под деревьями-интродуцентами оказались *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Paratylenchus* и *Pratylenchus*. Кроме того, в верхнем почвенном горизонте под пихтой бальзамической были обнаружены редкие для Республики Карелия виды нематод: *Nagelus leptus*, *Paratrichodorus pachydermus*, являющиеся паразитами широкого спектра растений-хозяев. Эколого-трофическая группа нематод, ассоциированных с растениями, была представлена одними и теми же родами во всех исследованных биоценозах.

Обнаружение большего (по сравнению с естественными биоценозами) разнообразия паразитических родов нематод, включая редкие для региона виды, служит в пользу гипотезы о проникновении новых и распространении редких видов

фитопаразитических нематод при интродукции растений в экосистемы Севера.

Исследования были выполнены в рамках бюджетной темы ГЗ (№ 0221-2014-0004) и частично поддержаны грантами РФФИ (№ 14-34-50855 и 15-04-07675).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов В.Ф. Дендрология. 3-е изд. М.: Изд. центр "Академия", 2009. 365 с.
- Бахмет О.Н. Особенности почвенного покрова // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск, 2000. С. 224–227.
- Буторина Н.Н., Чижов В.Н., Уразбахтин З.М., Андреев С.А. Изучение фауны нематод корневых эктопаразитов газонных трав // Нематоды естественных и трансформированных экосистем / Под ред. Иешко Е.П. Петрозаводск: Изд. дом "ПИН", 2007. С. 28.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Губин А.И. Нематодные заболевания цветочно-декоративных растений закрытого грунта ботанических садов Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2013. 21 с.
- Губина В.Г. Нематоды хвойных пород. М.: Наука, 1980. 188 с.
- Деккер Х. Нематоды растений и борьба с ними. М.: Колос, 1972. 443 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журн. биол. инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Диева Д.С., Сушук А.А. Фауна почвенных нематод городских парков (на примере г. Петрозаводска) // Прил. к журналу "Весті Нацыянальнай академії наук Беларусі". Сер. биол. наук. 2014. Ч. 4. С. 51–56.
- Евдокимова Г.А., Зенкова И.В., Мозгова Н.П., Перверзев В.Н. Взаимодействия почвенных микроорганизмов и беспозвоночных животных при трансформации растительных остатков в почвах Северной Фенноскандии // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1199–1210.
- Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходева М.Ю. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестн. Санкт-Петербургского ун-та. 2012. Сер. 3. Вып. 2. С. 3–12.
- Захаров А.А., Бызова Ю.Б., Уваров А.В. и др. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья. М.: Наука, 1989. 233 с.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.
- Зенкова И.В., Валькова С.А. Моллюски целинных и техногенно трансформированных подзолов Кольского Севера // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 3. С. 256–267.
- Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 403 с.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Кержев И.А. и др. Трансформация таежных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera:

- Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Российский журн. биол. инвазий. 2015. Т. 8. № 1. С. 41–63.
- Кулинич О.А. Паразитические нематоды хвойных пород на территории России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2005. 47 с.
- Кучко А.А., Белоусова Н.А., Кравченко А.В. и др. Экосистемы Валаама и их охрана. Петрозаводск: "Карелия", 1989. 197 с.
- Масляков В.Ю. Эколого-географические особенности инвазии видов интродуцентов на территории России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 30 с.
- Назарова Е.Н. Интродукция древесных пород на Валаамском архипелаге: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Санкт-Петербург, 2010. 22 с.
- Соловьева Г.И. Экология почвенных нематод. Л.: Наука, 1986. 247 с.
- Таболин С.Б. Нематодно-микозные инфекции ризосферы ягодных культур и биологические способы борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 22 с.
- Уфимцев В.И. Характеристика фитогенного поля сосны обыкновенной на техногенных элювиях угольных разрезов // Тенденции сельскохозяйственного производства в современной России: Мат-лы конф. Кемерово, 2014. С. 350–355.
- Шильцова Г.В., Морозова Р.М., Литинский П.Ю. Тяжелые металлы и сера в почвах Валаамского архипелага. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 109 с.
- Van Bezooijen J. Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University Press, 2006. 112 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. of Horticultural Research. 2014. V. 22. № 1. P. 21–28 (Doi: 10.2478/johr-2014-0002).
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontological Electronica. 2001. V. 4(1). 9 p. (http://paleo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hanel L. Nematode assemblages indicate soil restoration on colliery spoils afforested by planting different tree species and by natural succession // Applied soil ecology. 2008. V. 40. № 1. P. 86–99 (Doi: 10.1016/j.apsoil.2008.03.007).
- Porazinska D.L., Pratt P.D., Giblin-Davis R.M. Consequences of *Melaleuca quinquenervia* invasion on soil nematodes in the Florida Everglades // J. of Nematology. 2007. V. 39. № 4. P. 305–312.
- Renco M., Balezentiene L. An analysis of soil free-living and plant-parasitic nematode communities in three habitats invaded by *Heracleum sosnowskyi* in central Lithuania // Biological Invasions. 2015. V. 17. P. 1025–1039 (Doi: 10.1007/s10530-014-0773-3).
- Skwiercz A.T. Nematodes (NEMATODA) in polish forests. I. Species inhabiting soils of nurseries // J. of plant protection research. 2012. V. 52. № 1. P. 169–179 (Doi: 10.2478/v10045-012-0026-3).
- Sohlenius B., Bostrom S. Annual and long-term fluctuations of the nematode fauna in a Swedish Scots pine forest soil // Pedobiologia. 2001. V. 45. P. 408–429. (Doi: 10.1078/0031-4056-00096).
- 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 // Biological invasions. 2005. V. 7. P. 733–746 (Doi: 10.1007/s10530-004-1196-3).
- Viketoft M., Palmborg C., Sohlenius B. et al. Plant species effects on soil nematode communities in experimental grasslands // Applied soil ecology. 2005. V. 30. № 2. P. 90–103. doi 10.1016/j.apsoil.2005.02.007
- Wardle D.A., Yeates G.W., Williamson W., Bonner K.I. The response of three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups // Oikos. 2003. V. 102. № 1. P. 45–56 (Doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12481.x).
- Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M. et al. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // J. of Nematology. 1993. V. 25. № 3. P. 315–331.
- Yeates G.W., Williams P.A. Influence of three invasive weeds and site factors on soil microfauna in New Zealand // Pedobiologia. 2001. V. 45. № 4. P. 367–383 (Doi: 10.1078/0031-4056-00093).