

На правах рукописи



**Калинкина Дарья Сергеевна**

**СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД  
ПРИ ИНТРОДУКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ  
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Петрозаводск – 2021

Работа выполнена в Институте биологии – обособленном подразделении Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»

**Научный** **Матвеева Елизавета Михайловна**

**руководитель** кандидат биологических наук

**Официальные** **Горбач Вячеслав Васильевич**

**оппоненты:** доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение высшего образования «Петрозаводский государственный университет», заведующий кафедрой зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий

**Фадеева Наталия Петровна,**

доктор биологических наук, доцент

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Дальневосточный федеральный университет», профессор Международной кафедры ЮНЕСКО «Морская экология» Института Мирового океана

**Ведущая** **Федеральный исследовательский центр «Коми научный**  
**организация** **центр Уральского отделения Российской академии наук»**

Защита состоится 30 ноября 2021 года в 11:00 на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки **Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук по адресу:** 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, Тел. +7(343)210-38-58, [dissovet@ipae.uran.ru](mailto:dissovet@ipae.uran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки **Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук** <https://ipae.uran.ru>

Автореферат разослан «    » сентября 2021 года

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

## ВВЕДЕНИЕ

Изучение фундаментальных основ взаимодействия организмов друг с другом и средой обитания является ведущей научной проблемой биологии. Более частная задача рассматривает закономерности формирования сообществ педобионтов, их адаптации к изменяющимся условиям природной среды в условиях Севера, в т.ч. под воздействием антропогенных факторов. Среди последствий человеческой деятельности особую роль играют инвазии чужеродных видов растений и животных в местные, исторически сложившиеся сообщества. В настоящее время роль адвентивного компонента во флоре и фауне различных регионов возрастает (Масляков, 2000; Виноградова, 2010; Дгебуадзе, 2014; Кривец и др., 2015).

Признанными биоиндикаторами состояния почвенных экосистем при различных воздействиях являются почвообитающие нематоды (круглые черви) (Bongers et al., 2001; Ferris et al., 2001; Voag et al., 2007; Du Pont et al., 2009; Zhang et al., 2012) как одна из наиболее многочисленных и разнообразных групп почвенных организмов. Обитая в водной пленке, окружающей почвенные частицы, они играют значительную роль в процессах разложения органического вещества в почве; тесно связаны с напочвенным покровом, бактериями и грибами, быстро и чутко реагируют на изменения условий среды.

В современной нематологической литературе имеются данные о воздействии планомерной интродукции и выращиваемых новых видов растений на особенности фауны почвенных нематод в целом и группы фитопаразитов, в частности, на примере питомников древесных пород (Skwiercz, 2012; Chalanska, Labanowski, 2014), агроценозов с плодово-ягодными культурами (Tabolin et al., 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). Взаимоотношения между организмами в системе «почва – растение-интродуцент» приобретают особую актуальность в условиях Севера, где наблюдаются короткий период положительных температур и вегетации растений, а также гидроморфизм почв,

что в комплексе обуславливает специфические черты сообществ почвенных организмов.

**Цель** настоящего исследования состоит в изучении сообществ нематод в прикорневой почве древесных растений, произрастающих в центрах интродукции на территории Северо-Запада России.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) Изучить основные характеристики (разнообразие фауны, численность и структура) сообществ нематод, обитающих в прикорневой почве древесных растений при интродукции (на примере центров интродукции Северо-Запада России);
- 2) Сопоставить параметры сообществ нематод, обитающих в прикорневой почве древесных пород, в условиях интродукции и в естественных условиях произрастания (на примере лесных биоценозов Республики Карелия и ряда других регионов РФ);
- 3) Исследовать случаи заноса новых видов паразитических нематод с посадочным материалом при интродукции древесных растений в ботанических садах;
- 4) Исследовать влияние некоторых факторов окружающей среды на характеристики сообществ нематод, обитающих в прикорневой почве древесных интродуцентов.

**Научная новизна.** Впервые было проведено исследование влияния преднамеренной интродукции древесных растений, проводимой в эстетических целях и для сохранения/увеличения биоразнообразия, на сообщества почвенных нематод: показаны особенности сообществ нематод в прикорневой почве древесных растений в центрах интродукции (ботанические сады и природный парк) на Северо-Западе России. Выявлено увеличение разнообразия, численности и относительного обилия фитопаразитических нематод в почве под древесными интродуцентами. Обнаружены редкие для Республики Карелия виды фитопаразитических нематод. Найден новый для территории России вид энтомопатогенной нематоды.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Теоретическая значимость заключается в получении новых знаний о последствиях заноса чужеродных видов в местные сообщества, нарушающего механизмы саморегуляции экосистем, что может приводить к изменению локальной среды обитания видов, к обеднению или обогащению флор и фаун, и, следовательно, способствовать трансформации состава и структуры почвенной фауны и изменению функционирования почвенных экосистем. Полученные результаты вносят вклад в решение вопросов прогнозирования последствий антропогенных воздействий на структуру и особенности функционирования почвенных экосистем, так как нематоды успешно используются в качестве биоиндикаторов среды обитания. Практическая значимость работы заключается в получении фактического материала по последствиям интродукции растений, подтверждающего изменение численности и разнообразия нематод-паразитов растений и более широкое их расселение. Изучение этой группы организмов важно с практической точки зрения, т.к. часть из них являются карантинными объектами, опасными вредителями сельскохозяйственных культур, снижают урожай, являются переносчиками вирусов растений. Результаты исследования используются в научной деятельности академических институтов и ботанических садов Северо-Запада России.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность результатов обеспечена применением общепринятых в нематологии методов исследования на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Результаты исследований воспроизводимы. Воспроизводимость и достоверность результатов определяется наличием микропрепаратов нематод, выделенных из почвы, отобранной на территории мест исследования, а также публикацией результатов в рецензируемых журналах, включая узкоспециальные издания, и представлением на различных научных мероприятиях.

Результаты исследования представлены в форме устных и стендовых докладов на 18 международных и всероссийских научных мероприятиях, включая 10-й Международный симпозиум Российского общества нематологов (Голицыно, 2013); Международную научную конференцию «Систематика и экология паразитов» (Москва, 2014); 6-й Международный нематологический Конгресс (Южная Африка, Кейптаун, 2014); 18-й Международный Конгресс по защите растений (Германия, Берлин, 2015); 11-й симпозиум Российского общества нематологов с международным участием (Чебоксары, 2015); 6-ю Международную научную конференцию «Биологическое разнообразие и интродукция растений» (Санкт-Петербург, 2016); Международную научную конференцию «Фауна и экология паразитов» (Москва, 2016); 32-й симпозиум Европейского общества нематологов (Португалия, Брага, 2016); 12-й Международный симпозиум Российского общества нематологов (Нижний Новгород, 2017); VI съезд паразитологического общества (Санкт-Петербург, 2018); XVIII Всероссийское совещание по почвенной зоологии (Москва, 2018).

Сбор полевого материала проводился в период в 2013-2017 гг. в соответствии с планами НИР Института биологии Карельского научного центра РАН. Работа поддержана проектами РФФИ: № 14-34-50855 «Изучение фаунистических комплексов фитопаразитических и энтомопатогенных нематод при интродукции древесных растений в условиях Севера»; № 15-04-07675 «Роль климатических изменений и антропогенных воздействий в формировании комплексов нематод, связанных с растениями»; № 17-304-50028 «Исследование сообществ почвенных нематод под влиянием интродукции древесных пород в условиях Кольской Субарктики».

**Личный вклад автора.** Автор принимал непосредственное участие в подготовке научно-квалификационной работы: постановке и решении задач исследования, сборе и камеральной обработке полевого материала; анализе (статистическая обработка и интерпретация данных) и опубликовании результатов. Объем проделанной автором работы составил около 400 проб,

идентифицировано более 28 тысяч особей нематод различных таксономических групп.

**Публикации.** Основное содержание диссертационной работы отражено в 37 публикациях, из них 10 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, в том числе 6 статей, опубликованных в научных журналах, индексируемых в международных базах Web of Science и Scopus.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы и 10 приложений. Список литературы включает 202 источника, из них 126 на английском языке. Диссертация изложена на 195 страницах машинописного текста, основной текст включает 26 таблиц, 17 рисунков.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Сообщества почвенных нематод подкроновых пространств древесных интродуцентов в ботанических садах Северо-Запада России имеют особенности, отличающие их от сообществ, сформированных в естественных биоценозах. В подкроновых пространствах древесных интродуцентов наблюдается увеличение таксономического разнообразия, численности и относительного обилия фитопаразитических нематод по сравнению с естественными лесами, для которых показана более высокая численность и доля нематод, ассоциированных с растениями и политрофов в структуре сообщества при общем доминировании бактериотрофов;
2. Изменения в сообществах почвенных нематод при интродукции древесных растений связаны с микроклиматическими условиями, формирующимися в подкроновом пространстве интродуцента (световой режим, почвенные характеристики и растительный покров);
3. В фауне почвенных нематод обнаружены, как широко распространенные на территории Северо-Запада России таксоны паразитических нематод, так и редкие или ранее не обнаруженные виды. Находки новых и редких таксонов паразитов служат доказательством гипотезы об их заносе и распространении во время интродукции живых растений.

## Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обобщены и проанализированы данные отечественной и зарубежной литературы по биологии, экологии и биоиндикационной роли почвенных нематод, по подходам к их классификации, закономерностям формирования сообществ почвенных нематод в различных типах естественных биоценозов, по воздействию планомерной интродукции и выращиваемых новых видов растений на фауну почвенных нематод, по влиянию почвенных параметров на сообщества нематод.

## Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Характеристика района исследования

Полевые работы выполнены в период 2013-2016 гг. Отбор образцов из верхнего корнеобитаемого слоя почвы под кронами древесных растений производился в следующих центрах интродукции: природный парк «Валаамский архипелаг» (61°22' с.ш., 30°56' в.д.), Республика Карелия (РК); ботанический сад Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ), (61°50' с.ш., 34°23' в.д.), РК; ботанический сад ФГУК «Соловецкий государственный историко-архитектурный и природный музей-заповедник» (о. Большой Соловецкий), (65°05' с.ш.; 35°65' в.д.), Архангельская обл.; Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина (ПАБСИ), (67°38' с.ш.; 33°40' в.д.), Мурманская обл.

Изучены следующие виды деревьев: липа сердцевидная *Tilia cordata* (T.c.); дуб черешчатый *Quercus robur* (Q.r); вяз шершавый *Ulmus glabra* (U.g.); вяз гладкий *U. laevis* (U.l.); клен остролистный *Acer platanoides* (A.p.); клен татарский *A. tataricum* (A.t.); ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* (F.e.); ясень американский *F. americana* (F.a.); пихта сибирская *Abies sibirica* (A.s.); пихта бальзамическая *A. balsamea* (A.b.); сосна сибирская *Pinus sibirica* (P.s.); сосна Веймутова *P. strobus* (P.str.); лиственница сибирская *Larix sibirica* (L.s.); лиственница Гмелина *L. gmelinii* (L.g.); ель канадская, или сизая *Picea glauca* (P.g.);



В качестве контроля исследованы следующие биоценозы: березняк чернично-травяной (Мурманская обл.); сосняк лишайниковый (Архангельская обл.), сосняк лишайниково-каменистый и ельник злаково-разнотравный (Валаамский архипелаг, РК), группа деревьев липы мелколистной и вязовая роща (Сайнаволоок, окрестности г. Петрозаводска, РК); липняки (Кижский архипелаг; РК; Приокско-Террасный заповедник, Московская область); лиственничник разнотравный и смешанный лес с сосной кедровой (Лахденпохский район, РК); участки широколиственного леса с преобладанием ясеня, дуба (гора Машук, Ставропольский край); дубрава (Центрально-Черноземный заповедник, Курская обл.).

## 2.2. Методы исследования

Отбор почвенных образцов производился в 9 повторностях с использованием почвенного бура. Выделение нематод из почвы, их фиксацию, изготовление микропрепаратов осуществляли по общепринятым в нематологии методикам (Кирьянова, Кралль, 1969; van Bezooijen, 2006). Идентификацию нематод осуществляли на основе морфологических параметров нематод, а также с применением молекулярно-генетических методов (для отдельных таксонов нематод). Выделение ДНК и процедура ПЦР проводились по методике, предложенной Холтерманом с соавторами (Holterman et al., 2006). Полученные ПЦР продукты очищали в агарозном геле. Извлечение ДНК осуществляли с помощью колонок фирмы «Promega» (Wizard® SV GelandPCRClean-UpSystem). Секвенирование проводили в ЦКП «Генотех». Поиск родственных последовательностей осуществляли в NCBI с помощью алгоритма BLAST. В качестве основных показателей, характеризующих фауну и структуру сообществ нематод, использовали плотность популяций нематод, таксономическое разнообразие фауны, эколого-трофическую структуру сообществ нематод с выделением шести групп (бактериотрофы, Б; микотрофы, М; политрофы, П; хищники, Х; нематоды, ассоциированные с растениями, Аср; паразиты растений, Пр), эколого-популяционные индексы: индекс зрелости сообществ нематод  $\Sigma MI$  (Bongers, 1990), индексы обогащения и структурирования почвенной трофической

сети (*EI* и *SI*), индекс преобладающего пути разложения органического вещества (*CI*) (Yeates et al., 1993; Ferris et al., 2001).

При статистической обработке данных был использован *H*-критерий Краскела–Уоллиса. Различия между группами считали достоверными при  $p < 0.05$ . Зависимость между некоторыми нематологическими, почвенными и фитоценотическими параметрами анализировали с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена, регрессионного анализа и метода главных компонент. Расчеты выполнены при помощи программ MicrosoftExcel 2010, PAST 1.68. (Hammer et al., 2001), R (CoreTeam, 2020).

### **Глава 3. НЕМАТОДЫ ПРИКОРНЕВОЙ ПОЧВЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ**

#### **3.1. Характеристика сообществ почвенных нематод в природном парке «Валаамский архипелаг»**

Фауна нематод в почве под кронами древесных интродуцентов на о. Валаам представлена 49 родами. Наибольшее таксономическое разнообразие отмечено для дуба черешчатого и вяза шершавого. Плотность популяций нематод под исследованными древесными интродуцентами имела средние для биоценозов Республики Карелия значения и в большинстве случаев статистически не различалась между хвойными и лиственными насаждениями ( $p > 0.05$ ) (за исключением лиственницы сибирской, где отмечен значительный подъем показателя) (Таблица 1). Корнеобитаемый слой почвы всех исследованных ценозов характеризовался достаточно высокой заселенностью группой паразитов растений с максимальными значениями для хвойных интродуцентов и невысокими значениями численности нематод, ассоциированных с растениями. Под интродуцентами наиболее часто встречались представители родов *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Paratylenchus* и *Pratylenchus*, являющиеся экто- и эндопаразитами корневой системы широкого круга растений-хозяев. Среди редко встречаемых видов были отмечены *Nagelus leptus* Siddiqi, 1979 (под пихтой бальзамической), *Paratrichodorus pachydermus* Seinhorst, 1954 (под пихтой бальзамической и дубом черешчатым), *Cephalenchus leptus* Siddiqi, 1963 (под

вязом шершавым) - виды, которые ранее были единично обнаружены в парках и агроценозах г. Петрозаводска.

Таблица 1 – Параметры сообществ нематод в почве подкронового пространства древесных интродуцентов природного парка «Валаамский архипелаг»

Биотопы	Общая численность Экз./100 г почвы	Кол-во таксонов	Численность		Кол-во таксонов	
			Пр	Асп	Пр	Асп
Лиственные породы деревьев						
<i>Q.r.</i>	1700±183 <sup>ad</sup>	40	463±61 <sup>bc</sup>	294±44 <sup>be</sup>	5	4
<i>T.c.</i>	1581±140 <sup>acd</sup>	27	333±39 <sup>ce</sup>	131±23 <sup>c</sup>	3	3
<i>F.e.</i>	1209±184 <sup>c</sup>	28	201±28 <sup>d</sup>	34±12 <sup>d</sup>	4	4
<i>U.g.</i>	1810±99 <sup>d</sup>	38	303±23 <sup>e</sup>	350±50,5 <sup>e</sup>	6	4
Хвойные породы деревьев						
<i>A.b.</i>	1378±87 <sup>ac</sup>	30	669±53 <sup>ab</sup>	52±16 <sup>ad</sup>	6	4
<i>A.s.</i>	2548±564 <sup>acd</sup>	32	559±91 <sup>a</sup>	284±63 <sup>be</sup>	4	3
<i>P.s.</i>	2335±477 <sup>acd</sup>	32	961±199 <sup>ab</sup>	87±29 <sup>acd</sup>	5	4
<i>L.s.</i>	7110±1077 <sup>b</sup>	32	642±119 <sup>ac</sup>	228±70,6 <sup>ace</sup>	4	3

Примечание – Здесь и табл. 2, 3, 4: обозначения древесных пород по первым буквам латинского названия (см. раздел 2.1); Пр – паразиты растений; Асп – нематоды, ассоциированные с растениями. Значения с разными буквенными обозначениями внутри столбцов статистически достоверно различаются при  $p < 0,05$ .

Анализ эколого-трофической структуры сообществ почвенных нематод показал преобладание бактериотрофов, паразитов растений и микотрофов независимо от вида растения.

Индекс зрелости  $\Sigma MI$  сообществ нематод имел достаточно высокие значения для всех исследованных биотопов. Отмечено варьирование индекса  $SI$ : наибольшие значения отмечены для пихты бальзамической, ясеня и липы, что указывает на преимущественно грибной тип деструкции органического вещества, наименьшие – для пихты сибирской, дуба и вяза, где этот процесс осуществляется в основном микробным компонентом. Расчет значений индексов  $EI$  и  $SI$  для сообществ нематод показал, что большинство исследованных биотопов характеризуются сложными, структурированными почвенными трофическими сетями и ненарушенными почвенными экосистемами.

### 3.2 Характеристика сообществ почвенных нематод в ботаническом саду Петрозаводского Государственного университета

В корнеобитаемом слое растений-интродуцентов на территории ботанического сада ПетрГУ обнаружено 55 таксонов нематод. Наибольшим таксономическим разнообразием нематод выделялись посадки ели канадской, пихты бальзамической и клена остролистного. Плотность популяций нематод изменялась в широких пределах, но показатель более выровнен для посадок лиственных деревьев (Таблица 2).

Таблица 2 – Параметры сообществ нематод в почве подкронового пространства древесных интродуцентов ботанического сада ПетрГУ

Биотопы	Общая численность Экз/100 г почвы	Кол-во таксонов	Численность		Кол-во таксонов	
			Пр	Асп	Пр	Асп
Лиственные породы деревьев						
<i>T.c.</i>	1116±124 <sup>a</sup>	29	236±74 <sup>ac</sup>	85±26 <sup>adf</sup>	2	3
<i>A.p.</i>	2271±101 <sup>b</sup>	33	562±27 <sup>bd</sup>	518±76 <sup>bef</sup>	4	6
<i>U.l.</i>	1106±110 <sup>a</sup>	28	319±56 <sup>adf</sup>	147±28 <sup>af</sup>	3	4
<i>Q.r.</i>	3422±528 <sup>c</sup>	30	1569±298 <sup>c</sup>	604±159 <sup>bcef</sup>	4	5
Хвойные породы деревьев						
<i>P.str.</i>	2837±262 <sup>a</sup>	24	903±249 <sup>bdf</sup>	384±53 <sup>bef</sup>	3	4
<i>P.g.</i>	4791±319 <sup>b</sup>	32	593±124 <sup>df</sup>	854±153 <sup>ce</sup>	3	6
<i>L.s.</i>	576±48 <sup>c</sup>	22	93±15 <sup>e</sup>	46±16 <sup>d</sup>	4	3
<i>P.s.</i>	2210±167 <sup>a</sup>	25	414±38 <sup>f</sup>	667±170 <sup>bcef</sup>	4	3
<i>A.b.</i>	5120±655 <sup>b</sup>	31	53±15 <sup>g</sup>	500±128 <sup>ef</sup>	2	5
<i>A.s.</i>	7072±1373 <sup>b</sup>	25	11±11 <sup>h</sup>	288±94 <sup>f</sup>	1	4

Среди хвойных пород численность нематод сильно варьировала от очень низких (лиственница) до высоких значений (пихта сибирская и бальзамическая). Последние, в свою очередь, отличались самым низким разнообразием и численностью фитопаразитических нематод. Паразиты растений были представлены как распространенными видами (*Paratylenchus*, *Pratylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*), так и редкими для региона таксонами (*Cephalenchus leptus*, *Nagelus leptus*). Разнообразие Асп составляло 3-6 родов и не зависело от принадлежности интродуцента к хвойным или лиственным породам.

В структуре сообществ нематод бактериотрофы, микотрофы и паразиты растений являлись преобладающими группами. В почве под хвойными

культурами доминировали бактериотрофы, субдоминантами в большинстве случаев выступали микотрофы. В структуре сообществ нематод под посадками лиственных пород снижалась доля бактериотрофов (от 43.6% до 27.1%) и увеличивалась доля Пр (от 13.8% до 29.2%) по сравнению с хвойными породами. Различия между сообществами почвенных нематод под лиственными и хвойными деревьями подтверждены и значениями эколого-популяционных индексов:  $\Sigma MI$  имел низкие значения в посадках хвойных деревьев и возрастал под лиственными интродуцентами; соотношение  $EI$  и  $SI$  индексов сообществ нематод характеризовало посадки большинства хвойных культур как нарушенные экосистемы с деградированной почвенной трофической сетью, что может быть обусловлено особенностями местообитаний (скальные выходы, малая глубина плодородного слоя и др.) или интенсивной антропогенной нагрузкой. Индекс пути разложения органического вещества  $CI$  варьировал с тенденцией увеличения значений в почве под хвойными породами.

### **3.3 Характеристика сообществ почвенных нематод в ботаническом саду ФГУК «Соловецкий государственный историко-архитектурный и природный музей-заповедник»**

Фауна нематод в прикорневой почве растений-интродуцентов о. Большой Соловецкий представлена 50 родами. Наибольшее разнообразие нематофауны в целом и комплекса фитонематод, в частности, показано для пихты бальзамической, наименьшее – для двух видов лиственниц (Таблица 3). Общая численность почвенных нематод имела более высокие значения под хвойными породами деревьев. Численность нематод Аср и Пр в прикорневой почве большинства интродуцентов значительно варьировала. Обращает на себя внимание высокая плотность популяций фитопаразитов в почве под лиственницами, среди которых наиболее многочисленным был род *Pratylenchus*. Среди Пр наиболее часто под интродуцентами встречались представители *Pratylenchus* и *Paratrichodorus* – паразиты корневой системы широкого круга растений-хозяев, включая древесные хозяйственно-значимые культуры. *Paratrichodorus* является вирусоносителем и способен инокулировать вирусы в

растения. Кроме того, в месте произрастания лиственницы сибирской были обнаружены личинки энтомопатогенной нематоды *Steinernema affine* (Bovien, 1937) (Kalinkina, Spiridonov, 2015). Проведение морфологического и молекулярно-филогенетического анализов позволило определить, что данный вид обнаружен впервые для Российской Федерации (основной ареал – Европа).

Таблица 3 – Параметры сообществ нематод в почве подкروнового пространства древесных интродуцентов ботанического сада о. Большой Соловецкий

Биотопы	Общая численность Экз./100 г почвы	Кол-во таксонов	Численность		Кол-во таксонов	
			Пр	Аср	Пр	Аср
Лиственные породы деревьев						
<i>T.c.</i>	979±207 <sup>a</sup>	24	192±11,5 <sup>b</sup>	73±26,0 <sup>cd</sup>	3	4
<i>Q.r.</i>	784±119 <sup>a</sup>	28	54±21,4 <sup>b</sup>	102±36,0 <sup>e</sup>	3	4
Хвойные породы деревьев						
<i>A.b.</i>	1000±21,9 <sup>a</sup>	33	218±11,8 <sup>a</sup>	29±4,1 <sup>ac</sup>	6	4
<i>A.s.</i>	2175±371 <sup>b</sup>	26	112±30,2 <sup>b</sup>	870±153,6 <sup>b</sup>	4	5
<i>L.s.</i>	1760±258 <sup>b</sup>	15	1264±179 <sup>c</sup>	16±6,8 <sup>a</sup>	4	1
<i>L.d.</i>	1775±145 <sup>b</sup>	18	5±2,6 <sup>d</sup>	81±35,9 <sup>cd</sup>	1	3
<i>P.s.</i>	1342±177 <sup>a</sup>	28	208±25 <sup>a</sup>	229±33 <sup>e</sup>	4	5

Эколого-трофическая структура сообществ нематод в почве подкroнового пространства большинства деревьев характеризовалась доминированием бактериотрофов и микотрофов; в некоторых случаях возрастала доля Аср и Пр. В целом более высокая доля Б, Аср и Пр отмечена для хвойных интродуцентов, процент оставшихся групп, напротив, возрастал в почве под лиственными породами. Эколого-популяционные индексы (высокие значения  $\Sigma MI$ , соотношение  $EI$  и  $SI$ ) свидетельствуют о разнообразных и стабильных сообществах нематод в почве под интродуцентами; о структурированных трофических сетях и ненарушенных почвенных экосистемах.

### 3.4 Характеристика сообществ почвенных нематод в Полярно-альпийском ботаническом сад-институте им. Н.А. Аврорина

Фауна нематод в корнеобитаемом слое почвы древесных интродуцентов ПАБСИ представлена 52 таксонами. Наибольшим разнообразием нематод выделялись посадки дуба черешчатого и вяза шершавого, наименьшим – посадки

лиственницы сибирской; здесь же обнаружена самая высокая численность нематод и отмечен бедный таксономический состав паразитических видов (Таблица 4).

Таблица 4 – Параметры сообществ нематод в почве подкروнового пространства древесных интродуцентов ПАБСИ

Деревья	Общая численность Экз./100 г почвы	Кол-во таксонов	Численность		Кол-во таксонов	
			Пр	Аср	Пр	Аср
Лиственные породы деревьев						
<i>T.c.</i>	497±39 <sup>a</sup>	25	280±58 <sup>f</sup>	35±6 <sup>a</sup>	5	4
<i>Q.r.</i>	1178±118 <sup>ce</sup>	29	151±15 <sup>bef</sup>	84±14 <sup>c</sup>	6	5
<i>U.g.</i>	952±116 <sup>ce</sup>	28	105±11 <sup>cef</sup>	72±22 <sup>ac</sup>	6	5
<i>A.p.</i>	526±65 <sup>a</sup>	24	309±64 <sup>bdf</sup>	41±9 <sup>a</sup>	6	4
<i>A.t.</i>	1440±94 <sup>c</sup>	26	328±57 <sup>df</sup>	109±16 <sup>c</sup>	4	5
<i>F.a.</i>	5810±671 <sup>d</sup>	26	259±86 <sup>bcdef</sup>	297±42 <sup>b</sup>	6	4
Хвойные породы деревьев						
<i>A.s.</i>	890±38 <sup>e</sup>	27	64±14 <sup>acf</sup>	116±19 <sup>c</sup>	5	4
<i>L.s.</i>	11111±1591 <sup>b</sup>	23	662±199 <sup>cf</sup>	643±159 <sup>b</sup>	2	5

Общая численность нематод в местах посадок большинства интродуцентов имела невысокие значения, за исключением ясеня американского. Почва под лиственными породами характеризовалась более высокими значениями численности и относительного обилия фитопаразитических нематод; для некоторых из которых Пр составляли больше 50% фауны. Найдены редкие для Севера и Северо-Запада России виды (*Nagelus leptus*, *Cephalenchus leptus*, *Rotylenchus robustus*, *Paratrichodorus pachydermus*).

В эколого-трофической структуре сообществ нематод под большинством исследованных культур доминировали бактериотрофы, субдоминантами были паразиты растений (клен, вяз, дуб) или микотрофы (ясень, лиственница). Относительное обилие Аср не превышало 5-8 % от фауны для большинства интродуцентов.

Эколого-популяционные индексы (высокие значения  $\Sigma MI$ , соотношение  $EI$  и  $SI$ ) показали, что большинству ценозов с интродуцентами свойственны структурированные трофические сети и малонарушенные почвенные экосистемы, за исключением биотопа с посадками ясеня американского, который

рассматривается как нарушенный. Значения *CI* свидетельствуют о том, что деструкция органического вещества в почве под посадками большинства интродуцентов идет по бактериальному типу (1,44-5,88).

В прикорневой почве нескольких видов интродуцентов было обнаружено явление «*endotokia matricida*» (от греч. *tokos* – рождение, лат. *matricida* – матереубийца) или «*matricidal hatching*» (матрицидное вылупление)), у самок *Rhabditis producta* (Schneider, 1866), полость тела которых была заполнена личинками второго возраста (Калинкина и др., 2019), частота составляла до 44% от всех самок в популяции. Это явление свидетельствует о наличии неблагоприятных условий для существования популяции (Кулинич, 1987), например, недостаток пищевых ресурсов (Johnigk, Ehlers, 1999; Chen, Caswell-Chen, 2003).

## Глава 4. НЕМАТОДЫ ПРИКОРНЕВОЙ ПОЧВЫ ДЕРЕВЬЕВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

### 4.1 Нематоды прикорневой почвы деревьев, произрастающих в лесных биоценозах Северо-Запада РФ

Разнообразие нематод в прикорневой почве древесных растений, произрастающих в естественных лесных биоценозах Северо-Запада России (10 точек), варьировало от 13 до 48 родов (Рисунок 1).



Рисунок 1 – Таксономическое разнообразие нематод в естественных биоценозах Северо-Запада России



Наименьшие значения отмечены для островных сосняков и березняка, наибольшие значения, включая разнообразие группы паразитов растений – для групп широколиственных деревьев в окрестностях г. Петрозаводска (местечко Сайнаволок, являющееся рефугиумом южной тайги, где помимо таежной флоры, произрастают неморальные виды растений). Выявлена закономерность повышения общего таксономического разнообразия нематодофауны и группы фитопаразитов в естественных лиственных лесах по сравнению с хвойными лесами.

Общая численность нематод, наоборот, имела крайне низкие значения в районе Сайнаволок и достаточно высокие показатели для островных лесов и северного березняка. В березовом криволесье преобладание фитопаразитов было обеспечено единственным видом *Paratylenchus straeleni* (De Coninck, 1931) Oostenbrink, 1960, который является облигатным паразитом древесных растений. В целом численность *Pr* в лесных биоценозах Северо-Запада имела низкие значения, а нематоды *Asp*, напротив, представлены в сообществах в достаточно высокой плотности.

Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод исследованных естественных биоценозов характеризовалась преобладанием бактериотрофов, микотрофов и нематод, ассоциированных с растениями.

Индекс  $\sum MI$  имел достаточно высокие значения для большинства исследованных биотопов, что свидетельствует о разнообразных и стабильных сообществах почвенных нематод в них. На основе индекса *CI* показано, что разложение органического вещества в лесах в основном осуществляется грибным компонентом. По соотношению эколого-популяционных индексов (*EI* и *SI*) сообществ нематод можно сказать, что большинству лесных биоценозов свойственна структурированная трофическая сеть и ненарушенная почвенная экосистема.

#### **4.2 Нематоды прикорневой почвы деревьев, произрастающих в лесных биоценозах европейской части РФ**

В местах естественного произрастания лиственных пород деревьев на территории Европейской части РФ показано высокое таксономическое разнообразие нематод (34-49 таксонов); достаточно широко представлены нематоды-паразиты растений, а также встречаются таксоны, которые либо редко встречаются на территории Республики Карелия (*Punctodera*, *Longidorella*, *Pratylenchoides*), либо еще не обнаружены (*Xiphinema*).

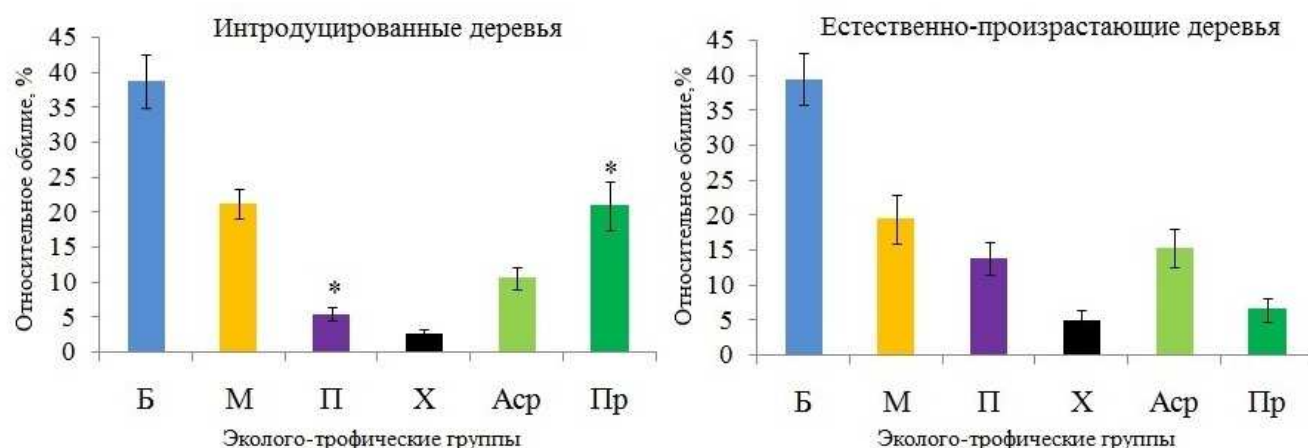
Общая численность нематод, а также численность нематод-фитотрофов имела невысокие значения во всех исследованных биоценозах. Доминирующими группами в эколого-трофической структуре сообществ нематод выступали бактериотрофы, микотрофы и политрофы. Большинство исследованных биоценозов на основе эколого-популяционных индексов сообществ нематод оцениваются как ненарушенные со структурированными почвенными трофическими сетями.

Полученные нами данные согласуются с литературными, что позволяет говорить о сходных закономерностях формирования сообществ почвенных нематод в лесных биоценозах различных регионов мира (Кудрин, 2011; Magnusson, 1983; Sohlenius, Bostrom, 2001; Hanel, 2010; Iliev, Ilieva, 2014) и подтверждают закономерность снижения разнообразия паразитических видов в северных экосистемах по сравнению с более южными местообитаниями (Соловьева, 1986).

## **Глава 5. СРАВНЕНИЕ СООБЩЕСТВ НЕМАТОД И КОМПЛЕКСОВ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД, ОБИТАЮЩИХ В ПРИКОРНЕВОЙ ПОЧВЕ ДЕРЕВЬЕВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ**

Сравнение сообществ нематод и комплексов фитопаразитических нематод, обитающих в прикорневой почве деревьев в естественных условиях произрастания и при интродукции показало, что наиболее выраженные изменения наблюдались в таксономическом разнообразии (общее и группы паразитов растений) и эколого-трофической структуре сообществ почвенных нематод под исследованными древесными породами. Так, таксономическое разнообразие

нематод в целом и группы паразитов растений, в частности, в прикорневой почве интродуцированных лиственных пород деревьев либо не отличалось от такового в естественных условиях произрастания, либо немного снижалось в силу того, что естественные биоценозы имели высокое разнообразие и пёстрый состав напочвенного покрова, а также богатые почвы, что в совокупности могло приводить к увеличению общего списка таксонов нематод. Для участков, образованных хвойными интродуцентами, разнообразие нематод–паразитов растений повышалось или оставалось неизменным по сравнению с естественными хвойными лесами РК, в напочвенном покрове которых преобладают мхи и лишайники, не являющиеся предпочтительными для питания нематод данной группы. Анализ эколого-трофической структуры сообществ почвенных нематод показал, что в целом, изменения данного показателя характеризовались сходным характером для хвойных и лиственных деревьев (Рисунок 2).



\*- статистически значимые различия при  $p < 0,05$ ,  $H$ -критерий Краскела–Уоллиса  
 Б-бактериотрофы; М-микотрофы; П-политрофы; Х-хищники; Аср –нематоды, ассоциированные с растениями; Пр –паразиты растений

Рисунок 2 – Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод в прикорневой почве интродуцированных (n=29) и естественно-произрастающих деревьев (n=14)

При общем доминировании бактериотрофов, показано достоверное увеличение относительного обилия фитопаразитических нематод при интродукции древесных пород (в среднем 20% от фауны) по сравнению с

естественными условиями произрастания (ок. 10 %, причем хвойных лесах РК – в среднем только до 3,6% (Сушук и др., 2017)). В естественных биоценозах наблюдалась более высокая доля политрофов и нематод, ассоциированных с растениями. Значения эколого-популяционных индексов сообществ нематод показывают, что интродукция не вызывает значительных нарушений в почвенных экосистемах.

Соотношение индексов для большинства биоценозов с интродуцентами, как и для естественных лесов, указывает на структурированную и стабильную трофическую сеть, а почвенную экосистему характеризует как ненарушенную.

Таким образом, увеличение таксономического разнообразия паразитов растений, их численности и доли в сообществе почвенных нематод под большинством исследованных интродуцентов по сравнению с естественными биоценозами Республики Карелия можно объяснить особыми микроклиматическими условиями, складывающимися в подкрановом пространстве древесных интродуцентов. Локальные условия, такие как отсутствие сомкнутого полога леса, особый режим влажности и освещенности, а также искусственное обогащение почвы минеральными и органическими веществами определяют более благоприятные условия обитания и богатую кормовую базу для паразитов растений.

## **Глава 6. ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА НЕМАТОД**

Оценка влияния почвенных и фитоценологических показателей на некоторые характеристики сообществ нематод в почве одного из центров интродукции - ПАБСИ была проведена с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена, а также метода главных компонент. В рамках проведенного корреляционного анализа установлена достоверная зависимость между таксономическим разнообразием нематод и большинством исследованных свойств почвы; относительным обилием  $\Pi$  и  $A_{sp}$  с содержанием органического вещества, органического углерода и соотношения C:N; относительным обилием группы  $\Pi r$  и площадью проективного покрытия растительности. Все достоверные

корреляции оказались положительными. Метод главных компонент позволил выявить, что первая и вторая главные компоненты объясняют 50,2 % общей дисперсии (Рисунок 3).

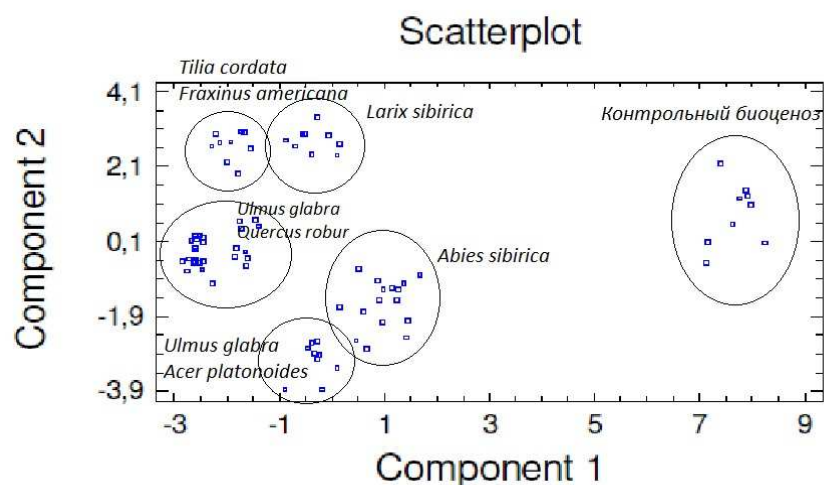


Рисунок 3 – Ординация сообществ нематод прикорневой почвы древесных интродуцентов ПАБСИ в осях главных компонент.

Первая компонента позволила достаточно четко разделить естественный лесной биоценоз (контроль) и сообщества интродуцентов, а вторая позволила выделить в группе интродуцентов хвойные и лиственные формы

Разбивка исследованных биоценозов вдоль первой компоненты обусловлена, главным образом, почвенными характеристиками (С, N, Р, зольность, потери при прокаливании), вторая компонента, напротив, учитывает характеристики сообществ нематод (численность, относительное обилие Б, Х, Пр, а также индекс SI).

## ВЫВОДЫ

1. Выявлены особенности сообществ почвенных нематод, обитающих в прикорневой почве под интродуцированными древесными породами на Северо-Западе России: наиболее информативными параметрами оказались таксономическое разнообразие нематодофауны и эколого-трофическая структура их сообществ

2. В условиях интродукции отмечено высокое общее таксономическое разнообразие фауны нематод и фитопаразитических видов, в частности.
3. В эколого-трофической структуре сообществ нематод под интродуцентами при полном доминировании бактериотрофов, группа паразитов растений часто является субдоминантом наряду с микотрофами. В естественных биоценозах Республики Карелия доля паразитов растений низка, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, показывают более высокую долю в сообществах нематод.
4. Для всех исследованных центров интродукции показаны сходные характеристики сообществ почвенных нематод. Однако, в северных центрах интродукции (ПАБСИ и о. Большой Соловецкий) отмечено снижение таксономического разнообразия и численности нематод в целом, и группы паразитов растений, в частности.
5. Факторы окружающей среды оказывают влияние на сообщества нематод прикорневой почвы древесных интродуцентов: выявлены множественные корреляции между почвенными, фитоценоотическими и нематологическими параметрами.
6. Находки новых и редких для Северо-Запада России таксонов нематод могут рассматриваться как индикаторы экологических последствий деятельности человека (интродукции древесных растений) на экосистемы Севера.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в журналах, рекомендованных перечнем ВАК РФ:

**Kalinkina D.S.** First report of *Steinernema affine* (Bovien, 1937) Wouts, Mracek, Gerdinand Bedding, 1982 from Russian Federation / **D.S. Kalinkina**, S.E. Spiridonov // Russian Journal of Nematology. — 2015. — V. 23. — № 2. — P. 153-154.

Матвеева Е.М. Экспериментальное изучение популяционных характеристик нематод-фитотрофов в течение вегетационного периода под воздействием тяжелых металлов / Е.М. Матвеева, А.А. Сушук, Д.С. Калинкина // Труды

Карельского научного центра Российской академии наук. Серия Экспериментальная биология. — 2015. — № 12. — С.1-11.

Матвеева Е.М. Сообщества почвенных нематод агроценозов с монокультурами (на примере Республики Карелия) / Е.М. Матвеева, А.А.Сущук, **Д.С.Калинкина** // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Серия Экологические исследования. — 2015. — № 2. — С. 16-32.

**Калинкина Д.С.** Особенности сообществ почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений / **Д.С. Калинкина**, А.А. Сущук, Е.М. Матвеева // Экология. — 2016. — № 5. — С. 360-367. DOI: 10.1134/S1067413616050052.

Сущук А.А. Почвенные нематоды лесных биоценозов особо охраняемых природных территорий Республики Карелия / А.А. Сущук, Е.М. Матвеева, **Д.С.Калинкина** // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. — 2017. — № 4. — С. 49-61.

Матвеева Е.М. Сообщества почвообитающих нематод на начальном этапе формирования и при длительном функционировании агроценоза с монокультурой картофеля / Е.М. Матвеева, А.А. Сущук, **Д.С. Калинкина**, В.В. Лаврова // Труды Карельского научного центра РАН. Экспериментальная биология. — 2017. — № 12. — С. 96-107. DOI: [10.17076/eb687](https://doi.org/10.17076/eb687).

**Калинкина Д.С.** Сообщества почвенных нематод подкранового пространства деревьев, интродуцированных на территории Полярно-альпийского ботанического сада/ **Д.С. Калинкина**, А.А. Сущук, Е.М. Матвеева, И.В. Зенкова // Сибирский экологический журнал. — 2019. — № 1. — С. 71-85. DOI: [10.15372/SEJ20190106](https://doi.org/10.15372/SEJ20190106)

van den Hoogen J. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale / J. van den Hoogen, S. Geisen, D. Routh,.... **D. Kalinkina**,....., E. Matveeva,.. A. Sushchuk,....., T.W. Crowther // **Nature**. — 2019. — Vol. 572. — P. 194–198. DOI <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>

van den Hoogen J. A global database of soil nematode abundance and functional group composition / J. van den Hoogen, S. Geisen, D.H. Wall,.... **D. Kalinkina**,....., E.

Matveeva,.. A. Sushchuk,..... T.W. Crowther // Scientific Data. — 2020. 7: 103.<https://doi.org/10.1038/s41597-020-0437-3>.

Юркевич М.Г. Изменения сообществ почвообитающих нематод при постагрогенной трансформации торфяных почв и растительности / М.Г.Юркевич, А.А.Сущук, Е.М.Матвеева, **Д.С. Калинин** // Почвоведение. — 2020. — № 5. — С. 627-638. DOI:[10.31857/S0032180X20050160](https://doi.org/10.31857/S0032180X20050160).