

ПОЧВЕННЫЕ НЕМАТОДЫ СЕВЕРНЫХ ЛУГОВ И АГРОЦЕНОЗОВ КАК БИОИНДИКАТОРЫ СТЕПЕНИ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЧВЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2023 г. Е. М. Матвеева^а, А. А. Сушук^{а, *}, Д. С. Калинкина^а

^аИнститут биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ “КарНЦ РАН”,
Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

*e-mail: anna_sushchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2022 г.

После доработки 02.03.2023 г.

Принята к публикации 05.03.2023 г.

Изучено влияние интенсивности сельскохозяйственной нагрузки на сообщества почвенных нематод естественных лугов, сенокосных угодий и агроценозов с монокультурами в условиях Республики Карелия. Разнообразие фауны почвенных нематод естественных и сенокосных лугов было сходным и значительно снижалось в агроценозах. Численность нематод имела наибольшие значения в почве лугов и снижалась по мере усиления интенсивности сельскохозяйственного использования земель. В эколого-трофической структуре сообществ нематод всех типов биоценозов доминировали бактериотрофы с максимальной долей в агроценозах. Относительное обилие хищников и нематод, ассоциированных с растениями, в агроценозах было значительно ниже по сравнению с естественными и сенокосными лугами. Эколого-популяционные индексы сообществ нематод свидетельствовали о стабильной и многокомпонентной почвенной экосистеме луговых биоценозов. Индекс преобладающего пути разложения органического вещества *CI* показал, что деструкция идет с преимущественным участием бактерий. В агроценозах отмечено снижение значений индексов *SI* и *CI* и возрастание индекса *EI*. Такое соотношение индексов указывает на упрощенную трофическую сеть и нарушенную почвенную экосистему в агроценозах. Дискриминантный анализ показал, что достоверное разделение исследованных биоценозов возможно только между агроценозами и естественными лугами за счет индекса *SI*. Однако из-за выявленного положительного влияния фактора широтного положения на индекс *SI* в агроценозах можно предположить, что применение показателя в северных экосистемах имеет некоторые ограничения.

Ключевые слова: почвенные нематоды, таксономическое разнообразие, плотность популяций, структура сообществ, антропогенное воздействие, географическая широта

DOI: 10.31857/S0367059723040078, **EDN:** RQJBXO

Нематоды (круглые черви) представляют одну из наиболее многочисленных и разнообразных групп в почвенной фауне. Повсеместное распространение, большое количество видов с разнообразными типами питания, тесная трофическая связь с бактериями, грибами, растениями и активное участие в процессах преобразования органического вещества обеспечивают группе высокую значимость в экологических исследованиях при оценке состояния почвенных экосистем [1–3]. Исследования отечественных и зарубежных авторов в последние десятилетия показали, что сообщества почвенных нематод могут применяться в качестве эффективного инструмента диагностики состояния и особенностей функционирования почвенных трофических сетей как в естественных биоценозах [4, 5], так и под воздействием различных видов трансформации среды

[6, 7], включая сельскохозяйственные мероприятия [8–13]. Также проводились [14, 15] крупномасштабные нематологические исследования лугов, находящихся в естественном состоянии или используемых в сельскохозяйственных целях. Большое практическое значение имеет изучение реакций сообществ почвенных нематод в агроценозах на внесение удобрений [16], выращивание монокультур [8, 17], различные типы землепользования [11, 18 и др.].

За три десятилетия существования эколого-популяционных индексов, разработанных на основе анализа фауны нематод, стали очевидными и некоторые ограничения в их использовании и интерпретации [19]. Отмечается, что применение индексов следует проводить с осторожностью в ходе первичной сукцессии [20], в экстремальных условиях тундровых экосистем [21] и полярных

пустынь [22], в ряде случаев при оценке состояния почвенных агроэкосистем под влиянием землепользования разной интенсивности [23]. Ограничения в большинстве случаев связаны с фрагментарными знаниями об аутоэкологии отдельных таксонов нематод [19, 24]. Следует обратить внимание на то, что индексы могут некорректно отражать степень нарушения и состояние почвенной трофической сети вследствие чувствительности к влиянию “нецелевых” факторов. Так, широта местности [25], количество осадков, тип почвы и глубина отбора проб [24, 26] могут оказывать влияние на значения индексов, приводя к несоответствию формируемой ими картины и наблюдаемых процессов [27].

В крупномасштабных экологических исследованиях почвенных нематод сведения о группе, особенностях структуры сообществ и эколого-популяционных индексах на территории Российской Федерации зачастую выглядят как “белое пятно”. Поэтому региональные исследования, позволяющие восполнить этот пробел и повысить доступность сведений для мирового научного сообщества, являются актуальными. Кроме того, отмечалось [23, 24], что для использования нематод в качестве биоиндикаторов в больших географических масштабах необходима калибровка индексов относительно экосистемы, климата и типа почвы. Таким образом, крупные региональные исследования, охватывающие значительный диапазон биоценозов, позволяют дополнительно протестировать эффективность концепции использования нематод в биоиндикации состояния почвенных экосистем и выявить возможные региональные особенности применения биоиндикационного подхода.

Значительный массив данных по сообществам почвенных нематод, накопленных в ходе многолетних исследований на территории Республики Карелия, позволил сформировать ряд биоценозов, различающихся по интенсивности сельскохозяйственного использования — от естественных лугов, не подверженных заметному антропогенному воздействию, к сенокосным лугам, испытывающим сельскохозяйственную нагрузку низкой интенсивности, и к агроценозам с пропашными культурами как пример высокого уровня трансформации. Собранный материал лег в основу анализа, нацеленного на выявление показателей нематод, чувствительных к сельскохозяйственной нагрузке разной интенсивности в условиях северных экосистем. Вытянутая в широтном направлении территория Республики Карелия стала удобным полигоном для оценки широтной изменчивости различных характеристик сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов.

В представленной работе мы предполагаем, 1) что различные характеристики сообществ поч-

венных нематод будут информативны при оценке степени трансформации почвенных экосистем агроценозов в условиях Севера и 2) что широта расположения исследуемых биоценозов может иметь значение для чувствительности нематологических параметров/индексов к антропогенной трансформации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение влияния интенсивности сельскохозяйственной нагрузки на сообщества нематод проведено на большом массиве данных по лугам и землям сельскохозяйственного использования различного назначения. Всего на территории Республики Карелия исследовано 56 естественных лугов, 17 сенокосных угодий с частичным использованием под пастбища, 31 агроценоз с монокультурами (картофель и ряд других пропашных культур) (рис. 1). Почвы исследованных луговых биоценозов относятся к дерновым, дерново-подзолистым, торфяно-дерновым и шунгитовым типам. На пашне (агроценозы с монокультурами) почва утрачивает строение, характерное для естественных почв, что позволяет отнести ее к отделу агроземов.

Образцы почвы были отобраны случайным образом из каждого биоценоза в пределах типичного однородного участка растительности (2×2 м) с использованием почвенного бура (диаметр 20 мм) на глубину 0–15 см в 9 повторностях. Таким образом, в общей сложности были обследованы 104 пробные площадки и отобрано 936 проб. Нематод выделяли модифицированным методом Бермана с экспозицией 48 ч, фиксация — ТАФом (триэтаноламин : формалин : вода в соотношении 2 : 7 : 91) [28]. Идентификацию нематод осуществляли на временных глицериновых препаратах. Устанавливали систематическую принадлежность (до уровня рода) не менее чем 100 особей нематод из каждой пробы с помощью микроскопа при $\times 400$ – 600 . Каждый таксон нематод относили к одной из шести эколого-трофических групп: бактериотрофы (*Б*), микотрофы (*М*), поллитрофы (*П*), хищники (*Х*), паразиты растений (*Пр*) и нематоды, ассоциированные с растением (*Аср*) [29, 30].

Для оценки состояния сообществ нематод и особенностей функционирования почвенных экосистем использованы следующие параметры: плотность популяций нематод (экз/100 г сырой почвы); таксономическое разнообразие (количество родов), индекс биоразнообразия Шеннона H' [31]; эколого-трофическая структура сообществ с построением рядов доминирования; эколого-популяционные индексы сообществ нематод, которые включают индекс зрелости сообществ ΣMI [1] и индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть — индексы структу-

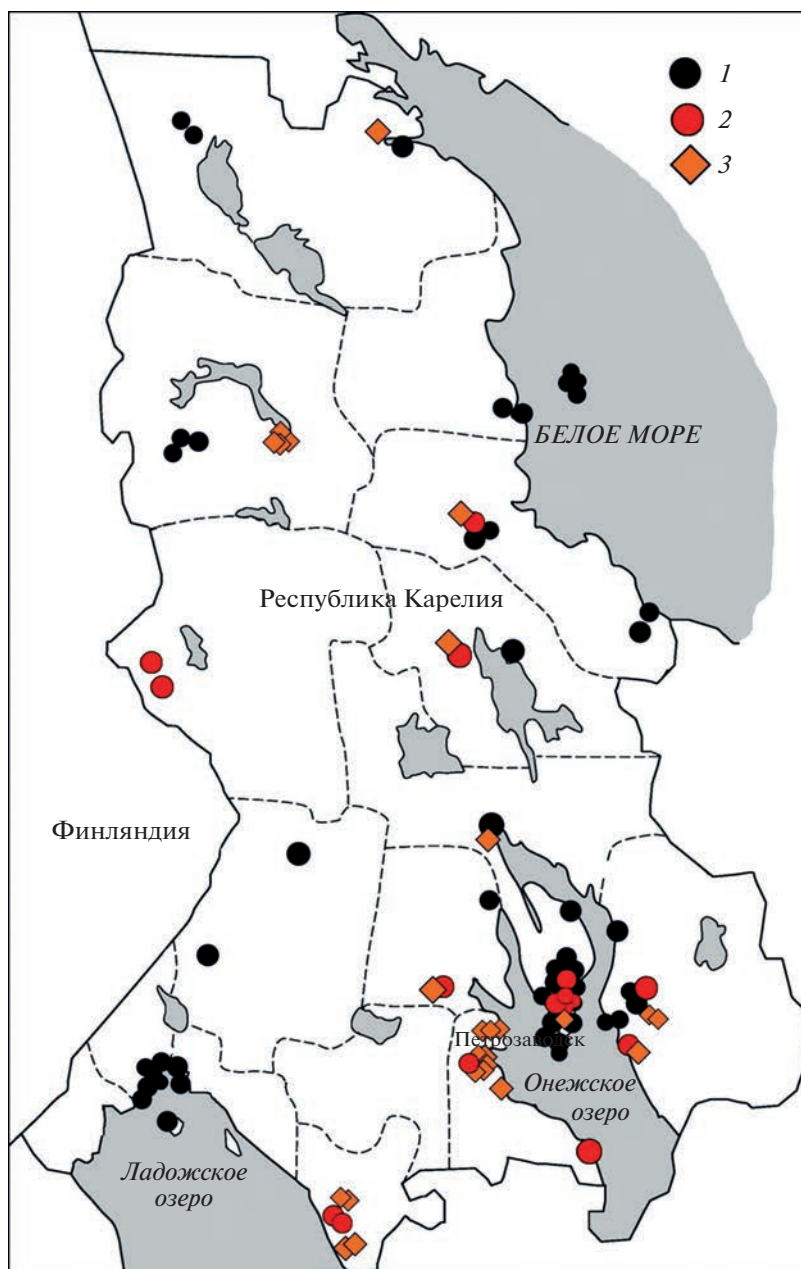


Рис. 1. Карта-схема района исследования: 1 – луга; 2 – сенокосные угодья; 3 – агроценозы.

рирования SI и обогащения EI почвенной трофической сети, индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве CI [3].

Индекс ΣMI рассчитывается на основе состава и соотношения таксонов нематод с различными экологическими особенностями, которые связаны с их морфологией, биологией и экологией и выражены в значениях, присвоенных каждому таксону по $c-p$ -шкале Бонгера [1]. Колонизаторы с наименьшим значением ($c-p = 1$) устойчивы к неблагоприятным условиям существования и имеют быстрые темпы размножения. Персистеры

с наибольшим значением ($c-p = 5$) чувствительны к факторам окружающей среды и имеют противоположные колонизаторам характеристики.

Индексы SI , EI и CI разработаны на основе концепции функциональных групп нематод [3], которые в свою очередь определяются объединением трофических групп [29] и $c-p$ -классов [1]. Индекс EI (enrichment index) основан на чувствительности функциональных групп нематод, не связанных с растениями, к возрастанию доступности пищевых ресурсов и характеризует обогащение почвы органикой. Индекс SI (structure in-

Таблица 1. Таксономическое разнообразие и численность нематод в почве лугов, сенокосных угодий и агроценозов Республики Карелия

Биоценоз	<i>n</i>	Число родов		Плотность популяций, экз/100 г почвы		<i>H'</i>
		среднее	min–max	среднее	min–max	
Луговые биоценозы	56	30.7 ± 1.03 ^a	13–46	2403.6 ± 217.89 ^a	116–6244	3.87 ± 0.08 ^a
Сенокосные угодья	17	30.2 ± 1.99 ^a	12–45	1812.0 ± 285.82 ^{ab}	87–3824	3.70 ± 0.15 ^{ab}
Агроценозы	31	24.3 ± 0.91 ^b	16–35	1387.1 ± 193.16 ^b	146–4490	3.49 ± 0.09 ^b

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: *n* – число исследованных биоценозов; значения с различными буквенными обозначениями статистически различаются ($p < 0.05$); *H'* – индекс разнообразия Шеннона.

dex) вычисляется на основе функциональных групп нематод с высокими значениями по *c-p*-шкале и отражает увеличение числа трофических связей в экосистеме, степень зрелости почвенной трофической сети, сложность и стабильность среды обитания в целом. Фаунистический профиль, построенный при совмещении значений индексов *SI* и *EI*, дает возможность охарактеризовать состояние почвенных трофических сетей и почвенной экосистемы в целом [3]. Индекс *CI* (channel index) показывает преобладающий путь разложения органического вещества в почвенной экосистеме. Низкие значения индекса указывают на активное участие бактерий в разложении органики, высокие – свидетельствуют о преобладании грибов в данном процессе.

Числовые данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение ± стандартная ошибка среднего). Средние значения рассчитаны для каждой пробной площадки. Статистическая обработка данных проведена с использованием *U*-критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney, *U*-test). Различия между группами считали достоверными при $p < 0.05$.

Ординация сообществ почвенных нематод исследованных биоценозов проведена методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) с использованием индекса Брея-Кертиса на основе относительного обилия таксонов нематод. Оценку различий сообществ нематод между группами исследованных биоценозов проводили с помощью анализа группового сходства (ANOSIM). Для классификации исследованных лугов и агроценозов на основе сообществ почвенных нематод применяли дискриминантный анализ. Были сформированы три выборки: луговые биоценозы, сенокосные угодья, агроценозы. Дискриминантные функции рассчитывали на основе трех признаков – значениях индексов *SI*, *EI* и *CI*. Для каждой точки отбора почвенных проб рассчитывали канонические коэффициенты и вероятность отнесения локального сообщества нематод к одному из трех априорно заданных типов биоценозов (луга, сенокосы, агроценозы). Дискриминантный анализ проводили в два этапа: на первом этапе составляли уравнение, разделяющее био- и

агроценозы, на втором определяли для локального сообщества нематод наиболее вероятную группу биоценоза.

Для оценки влияния фактора широтного положения биоценоза на относительное обилие трофических групп нематод и эколого-популяционные индексы использовали регрессионный анализ. Все числовые нематологические данные предварительно подвергали логарифмированию для нормализации выборки.

Статистические анализы выполнены при помощи программы PAST 3.19 [32] и программного пакета R [33].

Для выполнения исследования использовано научное оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическое разнообразие, численность, структура сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов

Таксономическое разнообразие почвенных нематод естественных лугов и сенокосных угодий было сходным и значимо уменьшалось в агроценозах (табл. 1). Ординация, проведенная методом неметрического многомерного шкалирования на основе относительного обилия таксонов нематод, продемонстрировала весьма четкое и статистически значимое разделение сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов (ANOSIM-тест; $R = 0.302$; $p = 0.0001$), а также сенокосных угодий и агроценозов ($R = 0.503$; $p = 0.0001$). Различия сообществ нематод лугов и сенокосных угодий, напротив, минимальны и статистически незначимы ($R = 0.08$; $p = 0.09$) (рис. 2).

Плотность популяций нематод имела самые высокие значения в лугах и самые низкие – в агроценозах; промежуточное значение показателя было отмечено в почве сенокосных угодий. Естественные луга и агроценозы достоверно отличались по всем параметрам (см. табл. 1).

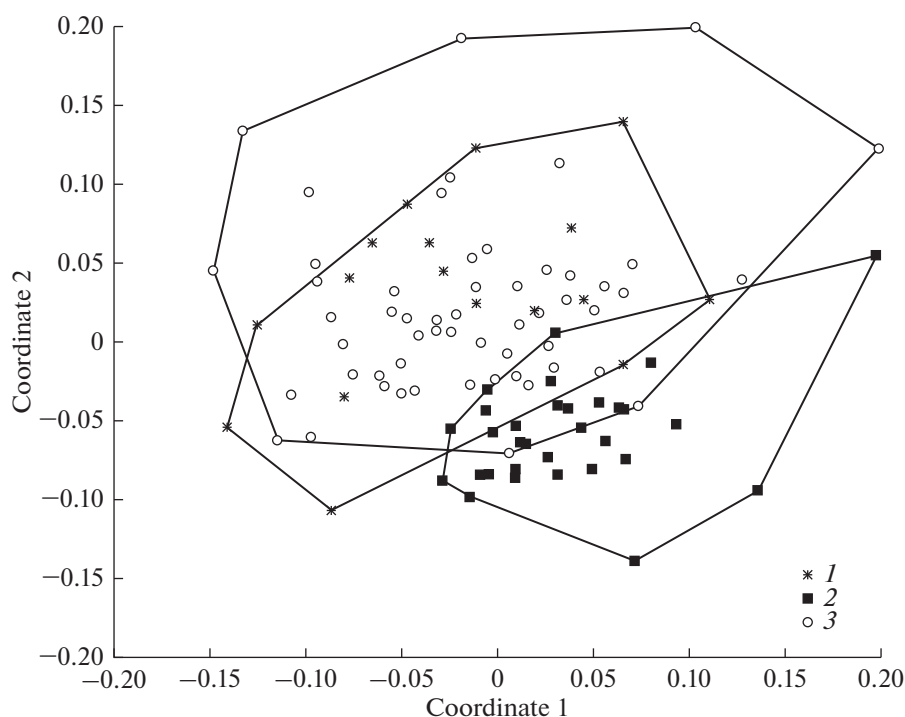


Рис. 2. Ординационная диаграмма pMDS сообществ почвенных нематод на основе относительного обилия таксонов нематод из трех типов биоценозов Республики Карелия: 1 – сенокосные угодья, 2 – агроценозы, 3 – луга.

В эколого-трофической структуре сообществ нематод исследованных биоценозов доминирующей группой были бактериотрофы с максимальной долей в агроценозах (табл. 2). В естественных лугах субдоминантами выступали микотрофы, три трофические группы (*П*, *Пр*, *Аср*) имели почти одинаковый вклад в фауну нематод. В условиях вмешательства человека отмечена тенденция увеличения вклада паразитов растений в сообщества почвенных нематод, однако различия стати-

стически незначимы. В сенокосных угодьях доля группы *Пр* была близка к микотрофам, в агроценозах они выступали субдоминантами в ряду доминирования трофических групп. Обратная тенденция – постепенное снижение доли в сообществе при увеличении интенсивности сельскохозяйственной нагрузки – характерна для политрофов. В агроценозах доля двух трофических групп (*Х* и *Аср*) была значительно ниже по сравнению с естественными и сенокосными лугами (см. табл. 2).

Таблица 2. Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод луговых биоценозов и сельскохозяйственных земель Республики Карелия с различной интенсивностью использования

Трофические группы	Луговые биоценозы (<i>n</i> = 56)	Сенокосные угодья (<i>n</i> = 17)	Агроценозы (<i>n</i> = 31)
<i>Б</i>	49.6 ± 2.24 ^a	48.0 ± 4.70 ^a	60.7 ± 2.68 ^b
<i>М</i>	12.3 ± 0.90 ^a	14.4 ± 2.74 ^a	11.5 ± 1.52 ^a
<i>П</i>	11.4 ± 1.16 ^a	10.1 ± 1.81 ^{ab}	7.8 ± 1.43 ^b
<i>Х</i>	5.3 ± 1.47 ^a	4.8 ± 1.45 ^a	1.2 ± 0.35 ^b
<i>Аср</i>	10.4 ± 1.39 ^a	8.5 ± 1.40 ^a	2.8 ± 0.57 ^b
<i>Пр</i>	11.1 ± 1.52 ^a	14.2 ± 3.86 ^a	16.0 ± 2.89 ^a

Ряды доминирования трофических групп

Б → *М* → *П* ≈ *Пр* → *Аср* → *Х* *Б* → *М* ≈ *Пр* → *П* → *Аср* → *Х* *Б* → *Пр* → *М* → *П* → *Аср* → *Х*

Примечание. *Б* – бактериотрофы, *М* – микотрофы, *П* – политрофы, *Х* – хищные нематоды, *Аср* – нематоды, ассоциированные с растениями, *Пр* – паразиты растений.

Таблица 3. Эколого-популяционные индексы, рассчитанные для сообществ почвенных нематод луговых биоценозов и сельскохозяйственных земель Республики Карелия с различной интенсивностью использования

Биоценоз	<i>n</i>	ΣMI	SI	EI	CI
Луговые биоценозы	56	2.61 ± 0.02^a	70.62 ± 1.74^a	47.78 ± 2.59^a	25.26 ± 2.73^{ab}
Сенокосные угодья	17	2.66 ± 0.06^a	61.43 ± 5.66^a	39.96 ± 3.87^a	27.98 ± 5.45^a
Агроценозы	31	2.42 ± 0.03^b	45.88 ± 3.35^b	57.03 ± 2.83^b	17.67 ± 2.67^b

Примечание. ΣMI — индекс зрелости сообществ нематод, SI — индекс структурирования, EI — индекс обогащения, CI — индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве.

Эколого-популяционные индексы сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов

Установлено, что по большинству эколого-популяционных индексов сообщества нематод ненарушенных лугов и сенокосных угодий были сходны и значимо различались с агроценозами. Луга и сенокосные угодья характеризовались высокими значениями индекса зрелости ΣMI и структурирования SI , умеренным уровнем обогащения почв ($EI < 50$). Индекс CI показал, что деградация органического вещества почвы идет с преимущественным участием бактерий. Использование земель для выращивания монокультур привело к снижению значений индексов SI и CI . Индекс EI , напротив, возрастал, что связано с обогащением почвы органикой (табл. 3).

Оценка состояния и степени трансформации почвенной экосистемы на основе фаунистического профиля сообществ нематод

Состояние трофических сетей и степень нарушения почвенных экосистем были оценены с помощью фаунистического профиля сообществ нематод, полученного на основе эколого-популяционных индексов SI и EI и представленного графически в двумерном пространстве.

Если индекс структурирования SI имел высокие значения (луговые биотопы), то биоценозы попадали в квадраты *B* или *C* профиля, что указывает на зрелую и структурированную трофическую сеть (рис. 3). Большинство агроценозов (более 60%) располагались в квадратах *A* и *D* профиля, что определяется низкими значениями SI . Индекс обогащения EI , характеризующий количество доступной органики в почве, сильно варьировал (в среднем от 30 до 80). Выявленное соотношение индексов для большинства агроценозов указывает на упрощение трофических сетей. На графике фаунистического профиля выделялась группа агроценозов с высокими (>50) значениями индекса SI : они, как и луга, находились в квадратах *B* и *C*, несмотря на трансформацию почвенного покрова (см. рис. 3).

Сенокосные угодья занимали промежуточное положение: одна их часть характеризовалась как

стабильные мало- или ненарушенные экосистемы (10 точек из 17), имея сходство с лугами (квадраты *B* и *C*), другая часть (6 точек) — как находящиеся в условиях стресса с деградированной трофической сетью (квадрат *D* профиля) (см. рис. 3).

Применение регрессионного анализа для оценки влияния фактора широтного положения лугов и агроценозов на различные характеристики сообществ почвенных нематод

Проведенный регрессионный анализ показал статистически значимое влияние фактора широты расположения биоценоза на обилие нематод-политрофов и индекс структурирования SI в агроценозах (рис. 4а, 4б). При этом и политрофы, и индекс SI в агроценозах прямо пропорциональны широте. Для сенокосных угодий статистически значимым является влияние широты на обилие паразитов растений, которое носит отрицательный характер, и на хищников — с их положительной реакцией на фактор (рис. 4в, 4г). Согласно коэффициентам детерминации (R^2), исследованный фактор достаточно хорошо описывает изменчивость вышеописанных характеристик сообществ почвенных нематод. Для остальных нематологических параметров в сенокосных лугах и агроценозах достоверных связей с данным фактором не установлено, также не выявлены значимые связи и в естественных лугах.

Применение дискриминантного анализа для классификации исследованных биоценозов на основе эколого-популяционных индексов

С помощью дискриминантного анализа определена функциональная роль эколого-популяционных индексов сообществ почвенных нематод для классификации биоценозов с различной степенью трансформации. Для проверки качества дискриминации использовано значение лямбды Уилкса (Wilks lambda, λ), величина которой меняется от 1 (нет дискриминации) до 0 (полная дискриминация). Установлено, что наибольшую функциональную нагрузку несет первая дискриминантная функция ($Wilks \lambda = 0.705193$, $p < 0.0001$), разделяющая биотопы на основе SI , рассчитанного для ло-

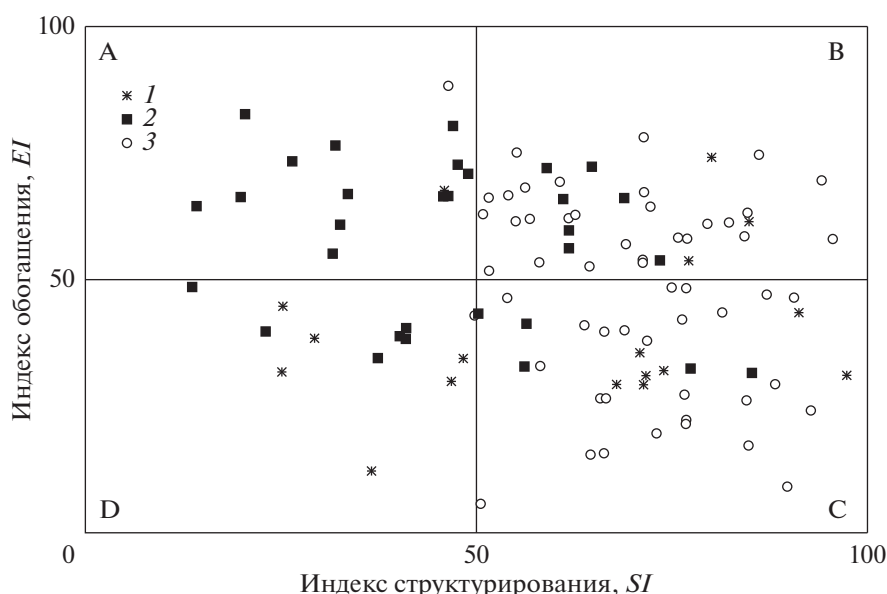


Рис. 3. Фаунистический профиль, характеризующий почвенную трофическую сеть сенокосных угодий (1), агроценозов (2) и луговых биоценозов (3) Республики Карелия: А — слаборазвитые почвенные экосистемы с высоким уровнем нарушенности (disturbed); В — зрелые экосистемы с низким или средним уровнем нарушенности (maturing); С — структурированные ненарушенные экосистемы (structured); D — деградированные почвенные экосистемы, находящиеся в условиях стресса (degraded) [3].

кальных сообществ нематод. Вторая и третья функции (CI , EI), используемые в анализе, незначимы.

Общая успешность классификации биоценозов, полученной с помощью дискриминантной функции на основе индексов сообществ нематод, оценивается в 52.88% (табл. 4). Среди сенокосных угодий не отмечено ни одного «соответствия» заданной группе. Следовательно, данные биоценозы не проявляют выраженных особенностей и по значениям индекса SI имеют сходство как с агроценозами (за счет низких значений в ряде биоценозов), так и с лугами (по высоким значениям). Для лугов и агроценозов доля соответствия заданной группе была на уровне 61–64%.

Таким образом, дискриминантный анализ показал, что на основе индекса SI , рассчитанного для сообществ почвенных нематод, можно достоверно классифицировать луга и агроценозы. Ин-

дексы EI и CI вносят вклад в разделение биоценозов с различной интенсивностью антропогенного воздействия, однако роль данных дискриминантных функций незначима.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ численности и разнообразия почвенных нематод лугов и агроценозов в сравнительном аспекте показал, что агроценозы выделяются как наименьшим числом выявленных родов, так и низкой общей численностью нематод. Полученные нами результаты выявили снижение числа родов (–21%) и численности нематод (–42%) в агроценозах по сравнению с лугами на уровне, сходном с закономерностями, полученными другими авторами как в региональном (Чехия; число родов: –56%, численность: –46%), так и глобальном (–32 и –27% соответственно) масштабах [25, 34]. Известно [5], что луга среди различных

Таблица 4. Классификация разнотипных биоценозов Республики Карелия на основе эколого-популяционных индексов сообществ нематод с использованием дискриминантного анализа

Биоценоз	Число биоценозов	Прогнозируемый тип биоценоза (доля соответствия, %)*		
		луговые биоценозы	сенокосные угодья	агроценозы
Луговые биоценозы	56	36 (64.29%)	15 (26.79%)	5 (8.93%)
Сенокосные угодья	17	10 (58.82%)	0 (0.00%)	7 (41.18%)
Агроценозы	31	4 (12.90%)	8 (25.81%)	19 (61.29%)

* Доля правильно классифицированных биотопов по результатам дискриминантного анализа 52.88%.

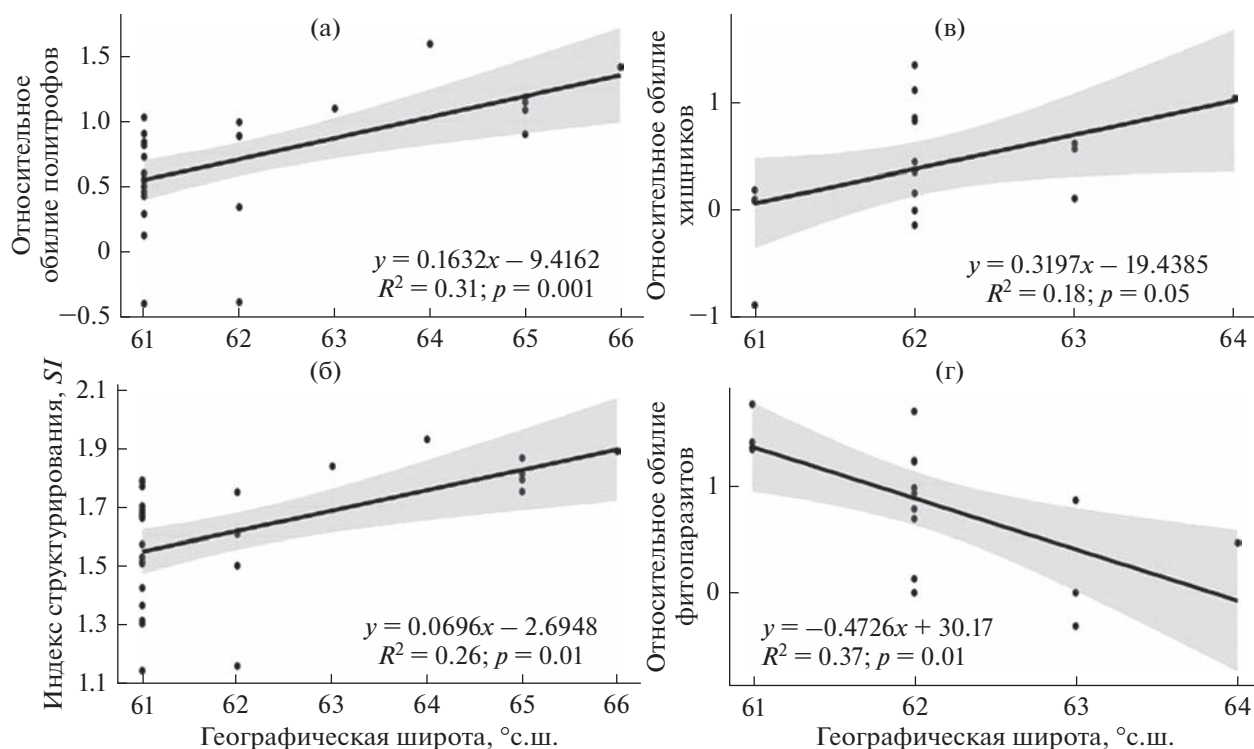


Рис. 4. Зависимость некоторых нематологических параметров в агроценозах и сенокосных угодьях от географической широты. Приведены только статистически достоверные связи фактора с нематологическими параметрами: а – обилие нематод-политрофов, б – индекс структурирования, в – обилие хищников, г – обилие паразитов растений; R^2 – коэффициент детерминации; p – уровень значимости полученной модели. Ось ординат логарифмирована.

типов естественных биоценозов выделяются высоким разнообразием фауны почвенных нематод, уступающим на территории европейской части России только широколиственным лесам и степям Центрально-Черноземного района. Согласно собственным данным [10] и сведениям других исследователей [11, 12, 34, 35], под влиянием сельскохозяйственной нагрузки в пахотных почвах отмечается снижение разнообразия нематофауны. С другой стороны, сенокосение как форма управления луговыми угодьями не оказывает влияния на разнообразие нематод и индекс Шеннона [18].

Перестройка эколого-трофической структуры сообществ нематод под влиянием различных нарушений среды, как правило, связана с увеличением доли бактериотрофов и фитопаразитов и уменьшением доли хищников и политрофов [35]. В почве всех типов исследованных биоценозов нами выявлено преобладание бактериотрофов с максимумом в агроценозах, что было показано и в других работах [9, 11, 12, 34]. Увеличение численности нематод-паразитов растений отмечалось в результате чрезмерного внесения минеральных удобрений, интенсификации аграрных мероприятий, при долгосрочном выращивании монокультуры [6]. По нашим данным, в условиях

вмешательства человека наблюдалась тенденция увеличения вклада паразитов растений в сообщества нематод, однако различия статистически незначимы.

В агроценозах относительное обилие хищников и нематод, ассоциированных с растениями, было значительно меньше по сравнению с естественными и сенокосными лугами. Изменение их вклада в сообщество нематод обусловлено увеличением интенсивности сельскохозяйственной нагрузки. Известно, что присутствие хищных нематод, относящихся к персистерам или K -стратегам, является показателем стабильности сообществ почвенных нематод, и он снижается в условиях трансформации среды обитания [1]. По литературным данным [34] в условиях Центральной Европы численность нематод, ассоциированных с растениями, ниже в почве интенсивно используемых сельскохозяйственных полей по сравнению с разнотравным лугом. В данном и ранее проведенном нами исследовании [10] были получены сходные результаты – численность нематод этой группы значительно снижалась в почве агроценозов.

Агроценозы обычно характеризуются низкими значениями индекса преобладающего пути разложения органического вещества CI [10, 12],

однако отмечены и отклонения от данной закономерности. Так, высокие (>50) значения индекса CI выявлены в почве действующих сельскохозяйственных полей [34], преобладание грибного пути в разложении органики отмечено и под влиянием сенокосения [18]. Полученные нами минимальные величины индекса CI в агроценозах подтверждают, что в данных почвах бактериальный компонент играет большую роль в процессе деградации органики. Это может быть связано с использованием различных агротехнических приемов, применяемых для выращивания пропашных культур (внесение удобрений, вспашка, борьба с сорняками и т.п.). Значение микодеструкции (возрастание индекса CI) лишь незначительно возрастает в лугах и сенокосных угодьях.

Известно, что агроценозы с монокультурами обычно характеризуются низкими значениями индексов MI , SI и высокими индекса EI [12, 34]. Графическое представление в двумерном пространстве условий почвенной трофической сети на основе этих индексов позволило наглядно показать, что большинство агроценозов характеризуются упрощенными трофическими сетями и являются нарушенными почвенными экосистемами, которые испытывают воздействие агротехнических приемов (вспашка и внесение органики) или других неблагоприятных факторов среды (климатических или антропогенных) [3]. Под влиянием сенокосения индексы SI и MI также снижаются, но лишь незначительно и только в условиях высокой частоты скашивания [13]. Результаты нашего исследования показали, что в почве сенокосных угодий эколого-популяционные индексы сообществ нематод не снижались по сравнению с луговыми биотопами. Последние являются стабильными местообитаниями со сложными многокомпонентными трофическими сетями, на что указывают высокие значения SI .

Однако следует отметить, что среди агроценозов выделялась группа, которая также характеризовалась высокими значениями индекса SI . По соотношению индексов EI и SI они, как и луга, попадали в квадраты B и C фаунистического профиля, несмотря на трансформацию почвенного покрова, связанную с ежегодной обработкой пахотного слоя почвы, внесением удобрений и выращиванием монокультур. Детальный анализ особенностей данных местообитаний (специфики биотопов) позволил выявить, что значения индексов обусловлены их географическим положением (большинство нетипичных агроценозов находятся в северных районах Республики Карелия, выше 63° с.ш.). Высокие значения SI в этих точках обусловлены увеличением в сообществах доли нематод-политрофов с высокими значениями по $c-p$ -шкале Бонгерса.

Проведенный регрессионный анализ подтвердил статистически значимое положительное влияние фактора широтного положения на обилие политрофов и индекс SI в агроценозах. По нашим данным, в агроценозах Севера ($63-66^\circ$ с.ш.) политрофы занимают вторую–третью позиции в ряду доминирования эколого-трофических групп, тогда как в центральных и южных районах Карелии ($61-62^\circ$ с.ш.) их доля в фауне заметно снижается [8]. Отмечается, что некоторые таксоны нематод, если рассматривать их трофическую или $c-p$ -группы, могут вести себя или реагировать иначе, чем ожидалось, или быть неожиданно многочисленными в определенных условиях [19]. Например, политрофы, являющиеся персистерами, чувствительными к нарушениям среды, могут вести себя как колонизаторы [20], положительно реагировать на обогащение почвы органикой [36] и демонстрировать высокую численность в экстремальных условиях [22, 37]. Кроме того, численность политрофов и хищников имела значимую сильную положительную связь с широтой в глобальном масштабе [25] и была наибольшей в северных тундровых экосистемах [15]. По нашим данным, наряду с политрофами в агроценозах хищники также продемонстрировали сходную широтную изменчивость в сенокосных угодьях. Сообщалось [37], что некоторые виды нематод-политрофов *in vitro* питались другими нематодами, проявляя хищническое поведение, инцистированными амебами, гифами грибов, водорослями и даже бактериальными колониями. Можно предположить, что именно всеядность является условием успешной адаптации к неблагоприятным условиям среды.

Результаты дискриминантного анализа показали, что достоверно классифицировать луга и агроценозы можно на основе индекса SI , а роль индексов EI и CI в разделении сообществ незначима. Полученные нами результаты подтверждают литературные данные [7]: при изучении различных типов естественных и нарушенных местообитаний показано, что именно индексы SI и MI являются наиболее чувствительными для выявления различий между местообитаниями. С другой стороны, индекс SI , наиболее чувствительный к антропогенной трансформации экосистем, продемонстрировал в агроценозах и широтную изменчивость с максимальными значениями в северных экосистемах. Поэтому, применяя показатель для оценки состояния почвенных экосистем агроценозов в условиях Севера, интерпретировать полученные результаты следует осторожно.

Сенокосные угодья, характеризующиеся низкой интенсивностью сельскохозяйственного использования, имели высокое сходство с естественными лугами и по большинству анализируемых показателей достоверно с ними не различались. Ранее также сообщалось [23] о низкой чувствительности

индексов для агроэкосистем под влиянием разной интенсивности землепользования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате нашего исследования установлены изменения разнообразия фауны, численности и структуры сообществ почвенных нематод в условиях сельскохозяйственного использования земель. Среди рассмотренных параметров наиболее чувствительными к высокой интенсивности сельскохозяйственной нагрузки оказались количество таксонов нематод и численность, процентный вклад бактериотрофов и нематод-К-стратегов (политрофов и хищников) в структуру сообщества. В агроценозах по сравнению с лугами отмечена тенденция увеличения доли паразитов растений, однако различия статистически незначимы.

Сельскохозяйственные мероприятия влияли и на значения эколого-популяционных индексов. Индексы, отражающие процессы деструкции органики и уровень обогащения почвы (*CI* и *EI*), вносят определенный вклад в разделение биоценозов с различной интенсивностью антропогенного воздействия. Так, агроценозы, в большей степени, чем другие биотопы, характеризуются высокими значениями индекса *EI* и низкими индекса *CI*. Однако с использованием дискриминантного анализа установлено, что только на основе индекса структурирования *SI*, несущего значимую функциональную нагрузку, можно достоверно классифицировать луга и агроценозы. С другой стороны, индекс *SI*, наиболее чувствительный к антропогенной трансформации экосистем, продемонстрировал и широтную изменчивость в агроценозах с максимальными значениями в северных экосистемах. Поэтому применение показателя для оценки состояния почвенных экосистем агроценозов в условиях Севера следует проводить осторожно и аккуратно интерпретировать полученные результаты.

Сенокосные угодья, характеризующиеся низкой интенсивностью сельскохозяйственного использования, имели высокое сходство с естественными лугами и по большинству анализируемых показателей достоверно с ними не различались. Можно констатировать, что индексы и другие нематодологические параметры имеют низкую эффективность в небольшом градиенте воздействия и на начальных этапах нарушений.

Таким образом, в результате исследования выявлены показатели, чувствительные к высокой интенсивности сельскохозяйственной нагрузки и информативные при биоиндикационной оценке состояния и степени трансформации почвенных экосистем агроценозов. Установлено статистически значимое влияние фактора широты располо-

жения биоценоза на различные характеристики сообществ нематод, которое может приводить к ряду ограничений в использовании нематодологических параметров/индексов при антропогенной трансформации.

Исследование выполнено при финансовой поддержке средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН (тема № 122032100130-3). Авторы выражают признательность д.б.н., профессору Е.П. Иешко за консультацию и обсуждение результатов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторы подтверждают, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // *Oecologia*. 1990. V. 83. P. 14–19.
2. Bongers T., Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. V. 14. № 6. P. 224–228.
3. Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // *Applied Soil Ecology*. 2001. V. 18. P. 13–29.
4. Матвеева Е.М., Сушук А.А. Особенности сообществ почвенных нематод в различных типах естественных биоценозов: информативность параметров оценки // *Изв. РАН. Сер. биологич.* 2016. № 5. С. 551–560. [Matveeva E.M., Sushchuk A.A. Features of soil nematode communities in various types of natural biocenoses: effectiveness of assessment parameters // *Biology Bulletin*. 2016. V. 43. № 5. P. 474–482. <https://doi.org/10.1134/S1062359016040099> <https://doi.org/10.7868/S0002332916040093>
5. Sushchuk A.A., Matveeva E.M., Kalinkina D.S. Soil nematode communities of the European part of Russia: latitudinal aspect // *Russ. J. of Nematology*. 2021. V. 29. № 2. P. 200. <https://doi.org/10.24412/0869-6918-2021-2-186-203>
6. Wasilewska L. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // *Russ. J. of Nematology*. 1997. V. 5. № 2. P. 113–126.
7. Briar S.S., Jagdale G.B., Cheng Z. et al. Indicative value of soil nematode food web indices and trophic group abundance in differentiating habitats with a gradient of anthropogenic impact // *Environmental Bioindicators*. 2007. V. 2. Iss. 3. P. 146–160. <https://doi.org/10.1080/15555270701590909>
8. Груздева Л.И., Матвеева Е.М. Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // *Труды Центра паразитологии. Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов*. М.: Наука, 2010. С. 71–80.
9. Мигунова В.Д., Кураков А.В. Структура микробной биомассы и трофические группы нематод в дерново-подзолистых почвах постагрогенной сукцессии в южной тайге (Тверская область) // *Почвоведение*. 2014. № 5. С. 584–589. [Migunova V.D., Kurakov A.V. Structure of the microbial biomass and trophic groups of

- nematodes in soddy-podzolic soils of a postagrogenic succession in the southern taiga (Tver oblast) // *Eurasian Soil Science*. 2014. V. 47. № 5. P. 453–458.
<https://doi.org/10.1134/S1064229314050160>
<https://doi.org/10.7868/S0032180X14050165>
10. Матвеева Е.М., Сушук А.А., Калинин Д.С. Сообщества почвенных нематод агроценозов с монокультурами (на примере Республики Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. Сер.: Экологические исследования. 2015. № 2. С. 16–32.
<https://doi.org/10.17076/eco16>
 11. Freckman D.W., Ettema C.H. Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 1993. V. 45. P. 239–261.
 12. Háněl L. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia // *Applied Soil Ecology*. 2010. V. 46. P. 355–371.
 13. Pan F.J., Yang L.Y., Wang C.L. et al. Effects of mowing frequency on abundance, genus diversity and community traits of soil nematodes in a meadow steppe in northeast China // *Plant and Soil*. 2022. V. 473. Iss. 1–2. P. 89–107.
<https://doi.org/10.1007/s11044-020-04740-9>
 14. De Goede R.G.M., Bongers T. (eds.). Nematode communities of northern temperate grassland ecosystems. Giessen: Focus Verlag, 1998. 338 p.
 15. van den Hoogen J., Geisen S., Routh D. et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // *Nature*. 2019. V. 572. P. 194–198.
 16. Gruzdeva L.I., Matveeva E.M., Kovalenko T.E. Changes in soil nematode communities under the impact of fertilizers // *Eurasian Soil Science*. 2007. V. 40. № 6. P. 681–693.
 17. van Eekeren N., Bos M., de Wit J. et al. Effect of individual grass species and grass species mixtures on soil quality as related to root biomass and grass yield // *Applied Soil Ecology*. 2010. V. 45. P. 275–283.
 18. Li Y., Liang S., Du X. et al. Mowing did not mitigate the negative effects of nitrogen deposition on soil nematode community in a temperate steppe // *Soil Ecology Letters*. 2021. V. 3. Iss. 2. P. 125–133.
<https://doi.org/10.1007/s42832-020-0048-0>
 19. Du Preez G., Daneel M., De Goede R. et al. Nematode-based indices in soil ecology: Application, utility, and future directions // *Soil Biology and Biochemistry*. 2022. V. 169. P. 108640.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108640>
 20. Austin E., Semmens K., Parsons Ch., Treonis A. Granite rock outcrops: an extreme environment for soil nematodes? // *Journal of Nematology*. 2009. V. 41. № 1. P. 84–91.
 21. Кудрин А.А., Конакова Т.Н., Таскаева А.А. Сообщества почвенных нематод различных тундровых фитоценозов, отличающихся степенью развития кустарникового яруса // *Экология*. 2019. № 6. С. 419–428. [Kudrin A.A., Konakova T.N., Taskaeva A.A. Communities of soil nematodes of various tundra phytocenoses differing in the development level of the shrub layer // *Russ. J. of Ecology*. 2019. V. 50. № 6. P. 526–534.
<https://doi.org/10.1134/S1067413619060092>
<https://doi.org/10.1134/S036705971906009X>
 22. Peneva V., Lazarova S., Elshishka M. et al. Nematode assemblages of hair-grass (*Deschampsia* spp.) microhabitats from polar and alpine deserts in the Arctic and Antarctic // *Species and Communities in Extreme Environment*. Sofia – Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press, 2009. P. 419–438.
 23. Vonk J.A., Breure A.M., Mulder C. Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2013. V. 179. P. 133–138.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.08.007>
 24. Neher D.A. Role of nematodes in soil health and their use as indicators // *Russ. J. of Nematology*. 2001. V. 33. P. 161–168.
 25. Song D., Pan K., Tariq A. et al. Large-scale patterns of distribution and diversity of terrestrial nematodes // *Applied Soil Ecology*. 2017. V. 114. P. 161–169.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.013>
 26. Puissant J., Villenave C., Chauvin C. et al. Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: a meta-analysis // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. V. 161. P. 108383.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108383>
 27. Кудрин А.А., Сушук А.А. Методы исследования сообществ почвенных нематод // *Russ. J. of Ecosystem Ecology*. 2022. V. 7 (2).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-2-5>
 28. van Bezooijen J. Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University Press, 2006. 112 p.
 29. 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 // *Journal of Nematology*. 1993. V. 25. № 3. P. 315–331.
 30. Yeates G.W., Wardle D.A., Watson R.N. Relationships between nematodes, soil microbial biomass and weed-management strategies in maize and asparagus cropping systems // *Soil biology and biochemistry*. 1993. V. 25. № 7. P. 869–876.
 31. Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. С. 186–187.
 32. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontological Electronica*. 2001. V. 4 (1). P. 1–9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
 33. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing [сайт]. – Vienna, Austria, 2020. URL: <http://www.r-project.org/index.html>
 34. Háněl L. Recovery of soil nematode populations from cropping stress by natural secondary succession to meadow land // *Applied Soil Ecology*. 2003. V. 22. P. 255–270.
 35. Wasilewska L. Impact of human activities on nematode communities in terrestrial ecosystems // *Ecology of Arable Land*. Eds. Clarholm M., Bergstrom L. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1989. P. 123–132.
 36. Zhao J., Neher D.A. Soil nematode genera that predict specific types of disturbance // *Applied Soil Ecology*. 2013. V. 64. P. 135–141.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.11.008>
 37. Muschiol D., Traunspurger W. Life at the extreme: meiofauna from three unexplored lakes in the caldera of the Cerro Azul volcano, Galápagos Islands, Ecuador // *Aquatic Ecology*. 2009. V. 43. P. 235–248.
<https://doi.org/10.1007/s10452-008-9202-y>