

Комплекс почвенных нематод в пойменных лесах долины р. Печора

© 2011. А. А. Кудрин, аспирант, Е. М. Лаптева, к.б.н., зав. отделом,
М. М. Долгин, д.б.н., зав. отделом,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
e-mail: allkudrin@gmail.com

Комплекс нематод аллювиальной луговой кислой почвы пойменного леса включает 41 род из 23 семейств и 9 отрядов. Сообщество нематод может быть охарактеризовано как сукцессионно устоявшаяся система, функционирующая в условиях отсутствия антропогенного воздействия. Трофическая сеть высоко структурирована, с преобладанием хищных форм и политрофов. В почвенной пищевой сети пойменной лесной экосистемы наблюдается относительное равновесие между бактериальным и грибным способом первичного разложения органического вещества, с небольшим смещением в сторону бактериального в минеральных горизонтах аллювиальной почвы.

Complex of nematodes of alluvial meadow acidic soil of floodplain forests includes 41 genera consisting of 23 families and 9 orders. Nematodes community can be characterized as a stable successive system that functions in conditions of anthropogenic influence. Trophic chain is highly structured, predatory forms and poly-trophs predominate. In the soil trophic chain of floodplain forest ecosystem there is a relative balance between bacterial and fungal primary method of organic matter decomposition, in the mineral horizons of alluvial soils bacterial method slightly predominates.

Ключевые слова: сообщество нематод, аллювиальные почвы, пойменный лес,
почвенная пищевая сеть

Key words: Nematodes community, alluvial soils, floodplain forest, soil trophic chain

Введение

Почвенный биотический комплекс – важнейшая составляющая наземных экосистем [1], определяющая скорость трансформации органических веществ, протекание почвообразовательных процессов, формирование и устойчивое функционирование почвы и экосистемы в целом [2 – 4]. Одной из наиболее многочисленных и широко распространённых групп почвенных беспозвоночных животных по праву считают группу нематод [5]. Нематоды участвуют в разложении растительных остатков, регулируют численность микробных комплексов, почвенных беспозвоночных [6], влияют на содержание и состав в почве биогенных элементов, необходимых для роста и развития растений, бактерий и животных [7].

Сообщества нематод достаточно чувствительны к изменениям почвенных условий, обусловленных изменениями климата [8], воздействием различных природных и антропогенных факторов [9], что позволяет использовать комплексы нематод в биоиндикационных целях [10], а также для диагностики статуса и сложности трофических связей в почвах [7]. Индикаторная роль нематод основана на их чёткой приуроченности к различным типам жизненной стратегии. В структу-

ре нематодных комплексов можно выделить группу «колонистов» (colonizers – С) и группу «персистеров» (persister – Р) [11]. «Колонисты» характеризуются коротким жизненным циклом, способностью к активному освоению субстрата, толерантностью к изменению экологических условий, эвтрофикации и дефициту кислорода. «Персистеры» отличаются невысокой скоростью размножения, длинным жизненным циклом и низкой способностью к колонизации. На пятибалльной шкале (с-р шкала) «колонисты» и «персистеры» находятся на крайних позициях (им присвоены соответственно 1-й и 5-й баллы), остальные группы нематод занимают промежуточные позиции. Доля каждой группы нематод в сообществе может быть преобразована в экологические индексы – структурный (SI), почвенного богатства (EI), путей разложения органического вещества в пищевой цепи (CI), позволяющие дать оценку нарушенности экосистемы, условиям почвенной пищевой сети, преобладающим путям разложения органического вещества, уровню первичной продукции.

К настоящему времени собран значительный материал по характеристике сообществ нематод в почвах луговых [12, 13] и лесных [14 – 17] сообществ водораздельных ландшафтов. Формирование комплексов беспозвоноч-

ных в почвах пойменных ландшафтов протекает в специфических, «земноводных» условиях, связанных с ежегодным затоплением паводковыми водами и отложением аллювиальных наносов (наилков) на поверхность поймы [18, 19]. Последнее обуславливает более высокую биологическую активность почв по сравнению с водоразделами [20].

Цель работы – изучение качественных и количественных характеристик сообщества почвообитающих нематод в аллювиальной почве пойменного осиново-берёзового леса и оценка состояния трофической сети нематоценоза.

Объекты и методы

Исследования проводили в 2009 г. в долине среднего течения р. Печора, на территории левобережной пойменной террасы в 45 км выше по течению от г. Печора (Республика Коми, Печорский р-н, северная тайга). На данном отрезке поймы сохранены небольшие по площади массивы осиново-берёзовых лесов с примесью ели и хорошо развитым травянистым напочвенным покровом. Один из таких массивов, расположенный в понижении центральной части поймы (64°51' с.ш. 57°38' в.д.), послужил ключевым участком для изучения комплекса почвенных нематод.

Почва участка – аллювиальная луговая кислая на среднесуглинистом аллювии, подстилаемом песчаными отложениями с глубины 190–200 см. В строении профиля луговой почвы, сформированной в пойменном лесу, чётко выделяется горизонт лесной подстилки А0 мощностью 3–4 см, представленный опадом травянистых растений и древесных пород. Под лесной подстилкой, переплетённой корнями трав, залегает комковато-порошистый гумусоаккумулятивный горизонт А1 мощностью до 6–10 см, постепенно переходящий через серию переходных по гумусу горизонтов в суглинистый аллювий. После паводка зеркало грунтовых вод находится на глубине 1–1,5 м, признаки оглеения (в виде сизых и ржавых пятен) в морфологическом строении профиля прослеживаются с глубины 10–15 см от поверхности почвы.

Для оценки численности и таксономического состава нематод отбирали пробы почв с июня по сентябрь случайным образом из наиболее заселённых горизонтов – гор. А0 (глубина отбора 0–3 см) и гор. А1 (глубина отбора 3–10 см) в 8-кратной повторности. Всего за период исследования было отобрано 64

пробы. Экстрагировали нематод в лабораторных условиях из свежих образцов почвы массой 50 г в течение 48 часов в соответствии с модифицированным методом Бермана, с последующей их фиксацией 4% раствором формалина и изготовлением временных глицериновых препаратов. Идентификацию нематод проводили до рода, используя инверсионный световой микроскоп (увеличение ×400). Выделение эколого-трофических групп нематод осуществляли согласно классификации Ятса [21]. Численность нематод выражали в экз./100 г воздушно-сухой почвы. Полевую влажность почвы определяли гравиметрическим методом [22].

При характеристике сообщества нематод использовали индексы, основанные на характере питания и типе жизненной стратегии (с-р шкала), – индекс зрелости (MI), индекс путей разложения органического вещества в пищевой сети (CI), структурный индекс (SI) и индекс почвенного богатства (EI). Формулы расчёта приведены ниже:

$$MI = \sum V_i \cdot f_i \quad (1),$$

где V_i – значение по с-г шкале i -го таксона; f_i – частота встречаемости i -го таксона.

$$CI = \frac{0,8 Fu_2}{3,2(Ba_2 + Fu_2)} \cdot 100 \quad (2),$$

где Fu_2 , Ba_2 – функциональные гильдии нематод по Bongers [11] и Yeates et.al. [21].

$$SI = \left(\frac{\sum K_s n_s}{\sum K_s n_s + \sum K_b n_b} \right) \cdot 100 \quad (3),$$

$$EI = \left(\frac{\sum K_e n_e}{\sum K_e n_e + \sum K_b n_b} \right) \cdot 100 \quad (4),$$

где n – численность функциональной группы нематод в пробе; K – коэффициент, соответствующий определённой функциональной группе по [23].

Индекс зрелости (MI) характеризует нарушение среды в целом и может быть использован для мониторинга процессов колонизации и дальнейшей сукцессии после нарушения среды. Низкие значения MI свидетельствуют о начальных стадиях сукцессии, высокие – о более поздних стадиях или слабых нарушениях среды [14]. Индекс (CI) позволяет судить о путях разложения органического вещества в трофической цепи. Высокие значе-

ния CI указывают на преобладание грибного типа разложения, низкие – на доминирование бактериального. С помощью индексов SI и EI можно оценить уровень почвенного плодородия, доступность питательных веществ и стабильность почвенной экосистемы в целом [24]. Графическое изображение последних двух индексов в двухмерной оси координат позволяет получить фаунистический профиль, состоящий из 4 квадратов, характеризующих нарушенные (А), зрелые (В), деградированные (D) и структурированные (С) условия почвенной пищевой сети.

Результаты и обсуждение

Как показали проведённые исследования, комплекс нематод аллювиальной почвы пойменного леса включает 41 род из 24 семейств и 6 отрядов (табл. 1). Впервые для Республики Коми (РК) было отмечено 7 родов – *Diphtherophora*, *Malenchus*, *Iotonchus*, *Miconchus*, *Eumonhystera*, *Pratylenchoides*, *Gracilancia*, не встречавшихся ранее в почвах таёжных ландшафтов РК [17]. Выявление новых родов было вполне ожидаемо, поскольку

данные таксоны известны на территории Кировской области [24] и Республики Карелия [25]. В аллювиальной почве печорской поймы наиболее богат в таксономическом отношении отряд Telenchida, а по численности представителей – семейства Tripylidae и Mononchidae.

Уменьшение численности и таксономического разнообразия с переходом от органогенных горизонтов почвы к минеральным – характерная черта вертикального распределения многих групп беспозвоночных, в том числе и нематод [15, 17, 26]. Как показали проведённые нами исследования, максимальным таксономическим разнообразием и высокой численностью нематод во все сроки отбора отличаются горизонты лесной подстилки (рис. 1). Из всей совокупности зарегистрированных таксонов представители восьми родов (*Aphelenchoides*, *Anaplectus*, *Eudorylaimus*, *Helicotylenchus*, *Heterodera*, *Malenchus*, *Plectus*, *Tripyla*) встречались во всех горизонтах аллювиальной почвы и во все сроки отбора, остальные роды были приурочены к отдельным срокам и отдельным горизонтам.

Следует отметить, что в почве пойменного леса таксономическое разнообразие не-

Таблица 1

Таксономическое разнообразие нематод смешанного хвойно-мелколиственного леса поймы р. Печора

Таксон	Трофическая группа	Значение по с-р шкале	Горизонт	
			A0	A1
Отряд Monhysterida				
Семейство Monhysteridae				
<i>Eumonhystera</i> *	Б	2	+	
Отряд Aegolaimida				
Семейство Plectidae				
<i>Anaplectus</i>	Б	2	+	+
<i>Wilsonema</i>	Б	2	+	
<i>Plectus</i>	Б	2	+	+
Отряд Rhabditida				
Семейство Teratocephalidae				
<i>Metateratocephalus</i>	Б	3	+	+
<i>Teratocephalus</i>	Б	3	+	+
Семейство Cephalobidae				
<i>Chiloplacus</i>	Б	2	+	+
<i>Acrobeloides</i>	Б	2	+	+
Семейство Panagrolaimidae				
<i>Panagrolaimus</i>	Б	1	+	
Семейство Rhabditidae				
<i>Rhabditis</i>	Б	1	+	+
Отряд Tylenchida				
Семейство Aphelenchoididae				
<i>Aphelenchoides</i>	М	2	+	+

Таксон	Трофическая группа	Значение по с-р шкале	Горизонт	
			A0	A1
Семейство Tylenchidae				
<i>Filenchus</i>	A	2	+	+
<i>Malenchus</i> *	A	2	+	+
<i>Aglenchus</i>	A	2	+	+
<i>Tylenchus</i>	A	2	+	+
<i>Lelenchus</i>	A	2	+	
<i>Coslenchus</i>	A	2	+	+
Семейство Anguinidae				
<i>Ditylenchus</i>	M	2	+	+
Семейство Belonolaimidae				
<i>Tylenchorhynchus</i>	Пр	3	+	+
Семейство Noplolaimidae				
<i>Helicotylenchus</i>	Пр	3	+	+
Семейство Pratylenchidae				
<i>Pratylenchus</i>	Пр	3	+	
<i>Pratylenchoides</i> *	Пр	3	+	+
Семейство Heteroderidae				
<i>Heterodera</i>	Пр	3	+	+
Семейство Tylenchulidae				
<i>Paratylenchus</i>	Пр	3	+	+
Семейство Tylodorinae				
<i>Gracilancia</i> *	Пр	3		+
Отряд Enoplida				
Семейство Alaimidae				
<i>Alaimus</i>	Б	4	+	+
Семейство Oxytominidae				
<i>Bastiania</i>	Б	3	+	
Семейство Pristomatolaimidae				
<i>Pristomatolaimus</i>	Б	3	+	
Семейство Tripylidae				
<i>Tripyla</i>	X	3	+	+
<i>Tobrilus</i>	X	3	+	+
Отряд Dorylaimida				
Семейство Mononchidae				
<i>Clarkus</i>	X	4	+	+
<i>Prionchulus</i>	X	4	+	+
<i>Iotonchus</i> *	X	4	+	+
<i>Mononchus</i>	X	4	+	
<i>Miconchus</i> *	X	4	+	+
Семейство Dorylaimidae				
<i>Mesodorylaimus</i>	П	5	+	
<i>Dorylaimus</i>	П	5		+
Семейство Qudsianematidae				
<i>Eudorylaimus</i>	П	5	+	+
Семейство Aporcelaimidae				
<i>Aporcelaimus</i>	П	5	+	+
<i>Aporcelaimellus</i>	П	5	+	+
Семейство Diphtherophoridae				
<i>Diphtherophora</i> *	M	3	+	+
Общее количество таксонов:			39	32

Примечание. Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; А – нематоды, ассоциированные с растениями; Пр – паразиты растений; X – хищники. «+» – наличие представителей нематод; «*» – роды нематод, впервые обнаруженные в Республике Коми.

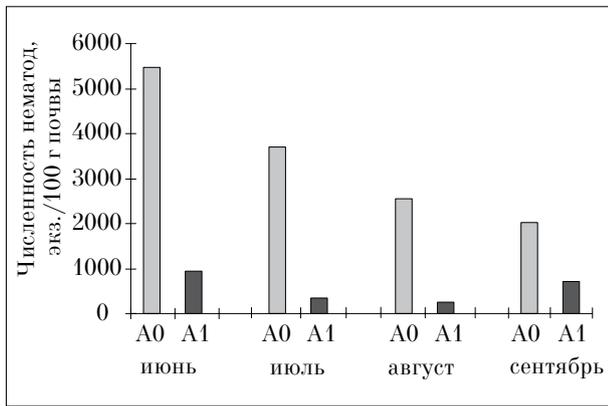


Рис. 1. Динамика численности нематод в аллювиальной луговой почве пойменного леса долины р. Печора

матод возрастает ко второй половине вегетационного периода (с 26 до 28 родов в гор. A0 и с 16 до 26 родов в гор. A1). Однако динамика их численности несколько отличается в зависимости от генетического горизонта почвы: для лесной подстилки отмечено закономерное снижение численности нематод к концу вегетационного периода, в то время как в гумусоаккумулятивном горизонте зафиксировано два пика численности – в июне и сентябре (рис. 1). Возможно, осенний пик связан

с миграцией нематод в более глубокие слои почвы из лесной подстилки.

В трофической структуре сообщества нематод отмечены представители 6 экологотрофических групп, наиболее многочисленными из них являются хищники, бактериотрофы и политрофы (табл. 2). Одной из особенностей исследованного нами пойменного биотопа является доминирование хищных нематод, что в принципе не характерно для лесных почв [15, 17]. Как правило, в почвах таёжных экосистем, формирующихся на водоразделах, доминируют микробоядные формы [17]. Преобладание хищных форм в почве пойменного леса может быть связано со сложностью трофических связей [24, 27], обусловленной высокой биологической активностью пойменных почв [18, 28] и достаточно высокой численностью и разнообразием микроартропод в почвах пойменных лесных сообществ таёжной зоны [29].

Как видно из рисунка 2, трофическая структура нематоценозов несколько меняется с глубиной почвенного профиля. В гумусоаккумулятивном горизонте, по сравнению с горизонтом лесной подстилки, возрастает доля паразитических и уменьшается доля хищных форм нематод, что тесно связано с различия-

Таблица 2

Трофические группы почвенных нематод пойменного хвойно-мелколиственного леса (экз./100 г почвы)

Трофическая группа	Горизонт	
	A0	A1
Микотрофы	13±40	15±6
Ассоциированные с растением	360±60	48±14
Хищники	1170±170	61±15
Политрофы	550±110	108±14
Бактериотрофы	790±130	140±40
Паразиты растений	290±50	168±29

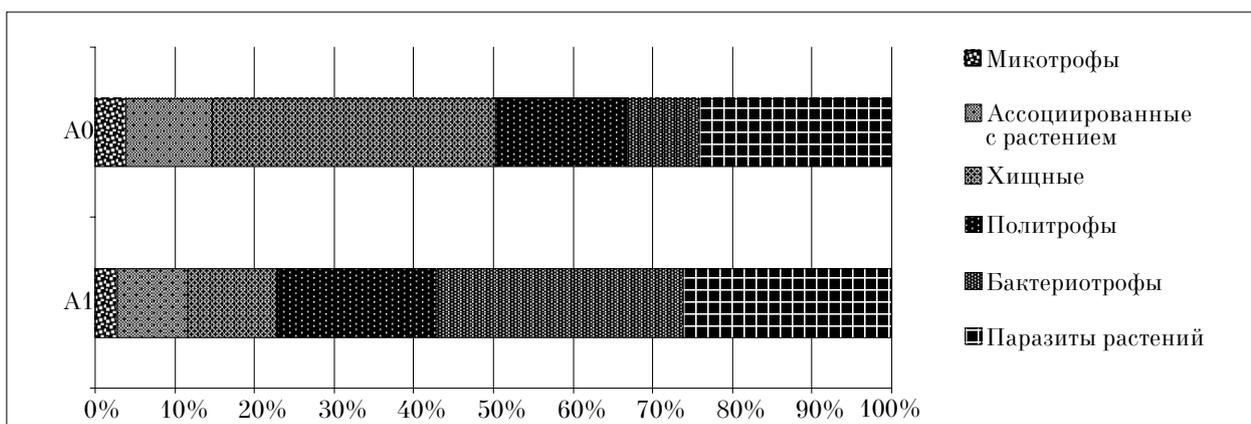


Рис. 2. Соотношение трофических групп нематод в различных горизонтах аллювиальной почвы хвойно-мелколиственного леса поймы р. Печора

Таблица 3

Численность и экологические индексы почвенных нематод смешанного хвойно-мелколиственного леса поймы р. Печора

Показатели	Горизонты	
	A0	A1
MI	3,15±0,08	3,1±0,1
EI	24±6	31±8
SI	92±1	88,6±1,8
CI	38±9	20±8
Численность, экз./100г	3300±400	500±100

ми этих горизонтов по составу пищевых ресурсов. Благодаря хорошо развитому ярусу травянистых растений, корневая система которых сосредоточена в верхней части гумусо-аккумулятивного горизонта, верхние минеральные горизонты аллювиальной почвы способны обеспечить необходимым количеством пищевых ресурсов паразитические формы нематод. В то же время для хищных форм с глубиной наоборот происходит уменьшение доступных пищевых ресурсов, таких, как более мелкие нематоды, коллемболы, грибы и прочие организмы, которые сосредоточены в основном в горизонте лесной подстилки [28, 29]. Высокая численность в составе нематоценозов хищников и политрофов, характеризующихся значениями по с-р шкале в пределах 3-5 баллов, указывает на зрелость данного сообщества и наличие минимального воздействия стрессовых факторов.

Расчёт индекса зрелости (MI) (табл. 3) характеризует сообщество нематод, функционирующее в аллювиальной почве пойменного леса как сукцессионно устоявшееся и не подвергавшееся антропогенному воздействию. Полученные значения хорошо соотносятся с данными

Д. Г. Даниленко [17], L. Hanel [30], полученными для ненарушенных лесных биотопов.

По данным литературы [31], значение индекса (CI) для агроценозов, лугов и лесных биотопов составляет соответственно 18, 24 и 50. Согласно исследованиям Hanel [30], при переходе от лугового биотопа к лесному происходит постепенное увеличение индекса CI, что свидетельствует о постепенной смене бактериального пути разложения органического вещества на грибной и увеличении в сообществе нематод доли микофагов. Близкая картина отмечена нами и в пойме р. Печора (табл. 3), что обусловлено особенностями флористического состава исследуемого биотопа. Величина индекса путей разложения органического вещества (CI) в пищевой сети горизонта лесной подстилки (38±9) свидетельствует о его смещении в сторону грибного разложения, что вполне оправдано, так как лесная подстилка в пойменном лесу представлена опадом как травянистых растений, так и листовыми пластинками берёзы и осины, а также хвоей ели. В горизонте A1 величина индекса CI (20±8) свидетельствует о преобладании бактериального пути разложения, что также вполне закономерно, поскольку

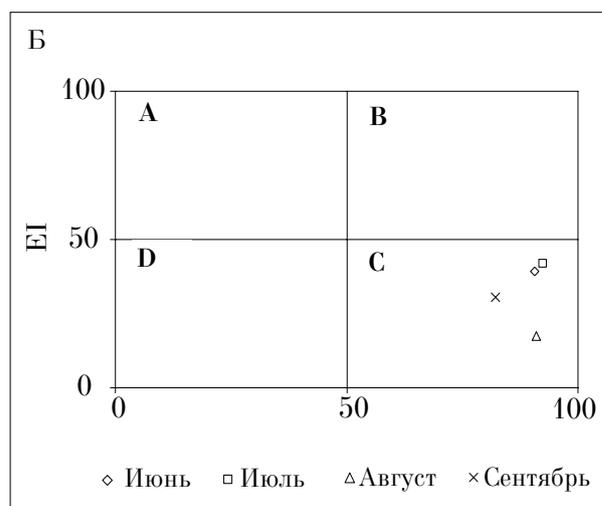
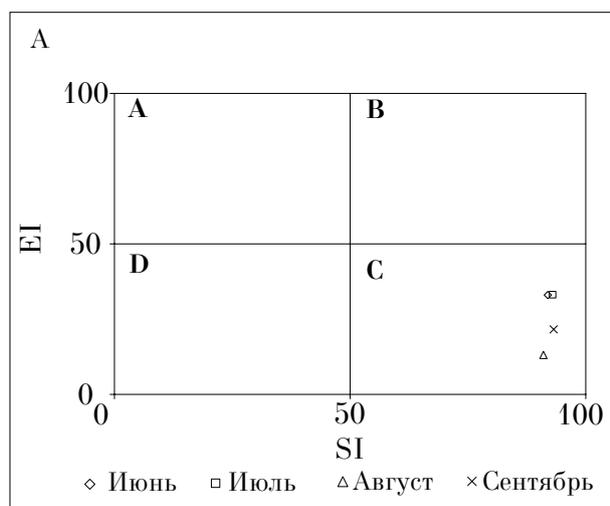


Рис. 3. Фаунистический профиль нематоценозов в почве пойменного хвойно-мелколиственного леса: А – горизонт A0; Б – горизонт A1

ку органическое вещество представлено здесь в первую очередь легкоразлагаемой корневой системой травянистых растений, 1/3 часть которой ежегодно отмирает и включается в процессы минерализации и гумификации [18].

Структурный индекс (SI) для исследованного нами сообщества нематод отличается довольно высокими значениями (табл. 3). Это обусловлено высокой численностью хищников и политрофов в трофической структуре нематоценозов, что предполагает наличие большого количества пищевых связей в экосистеме, более сложную структуру сообщества [27] и соответственно его высокую устойчивость [23].

Значения графически представленных индексов EI и SI (рис. 3) указывают на структурированность пищевой сети (все значения попали в квадрат С) и относительно низкий уровень первичной продукции, что соответствует данным, полученным для лесных биотопов [27].

Заключение

Таким образом, в результате проведённых исследований установлен таксономический состав нематоценозов аллювиальной луговой почвы пойменного хвойно-мелколиственного леса, сформированного в центральной части пойменной террасы долины среднего течения р. Печора. Показано, что данное сообщество нематод имеет обычный набор родовых таксонов почвенных нематод с типичным вертикальным распределением по горизонтам почвы и высокой долей хищных форм. Комплекс нематод аллювиальной луговой почвы долины р. Печора может быть охарактеризован как сукцессионно устоявшаяся система, функционирующая в условиях отсутствия антропогенного воздействия. Трофическая сеть высоко структурирована, характеризуется наличием большого количества пищевых связей, устойчивостью и относительно низким уровнем первичной продукции. В почвенной пищевой сети пойменной лесной экосистемы наблюдается относительное равновесие между бактериальным и грибным путём первичного разложения органического вещества, с небольшим смещением в сторону бактериального пути в минеральных горизонтах аллювиальной почвы.

Литература

1. Brussaard L. Biodiversity and ecosystem functioning in soil // *Ambio* 1997. V. 26. № 8. P. 563–570.
2. Goffman Peter M., Bohlen Patrick J. Soil and sediment biodiversity // *BioScience*. 1999. V. 49. № 2. P. 139–148.

3. Стриганова Б.Р. Локомоторная и трофическая активность беспозвоночных как фактор формирования почвенной структуры // *Почвоведение*. 2000. № 10. С. 1247–1254.
4. Черников В.А., Милащенко Н.З., Соколов О.А. Экологическая безопасность и устойчивое развитие // *Устойчивость почв к антропогенному воздействию*. Книга 3. Пушчино: Изд-во ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. 202 с.
5. Соловьева Г.И. Экология почвенных нематод. Л.: Наука, 1986. 247 с.
6. Vinciguerra M.T. Role of nematodes in the biological processes of the soil // *Italian Journal of Zoology*. 1979. V. 46. № 4. P. 363–374
7. Ferris H., Venette R.C., Van der Meulen H.R., Lau S.S. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement // *Plant and Soil*. 1998. V. 203. P. 159–171.
8. Forge T.A., Simard S.W. Trophic structure of nematode communities, microbial biomass, and nitrogen mineralization in soil of forests and clearcuts in the southern interior of British Columbia // *Can. J. Soil Sci.* 2000. V. 80. № 3. P. 401–410.
9. Porazinska Dorota L., Wall Diana H., Virginia Ross A. Population age structure of nematodes in the Antarctic dry valleys: Perspectives on time, space, and habitat suitability // *Arct., Antarct., and Alp. Res.* 2002. V. 34. № 2. P. 159–168.
10. Neher D.A. Role of nematodes in soil health and their use as indicators // *J. Nematol.* 2001. V. 33. P. 161–168.
11. Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // *Oecologia*. 1990. V. 83. P. 14–19.
12. Yeates G.W. Soil nematodes in terrestrial ecosystems // *J. Nematol.* 1979. V. 11. P. 117–212.
13. Richard D. Bardgett, Roger Cook, Gregor W. Yeates and Crystal S. Denton. The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems // *Plant and Soil*. 1999. V. 212. P. 23–33.
14. Yeates, G.W. Nematode of the Danish beach forest, I. Methods and general analysis. *Oikos*. 1972. V. 23. P. 178–189.
15. Павлюк Л.В. Сравнительный анализ нематофауны берёзового и елового леса Малинского лесничества // *Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области*. М.: Наука, 1983. С. 20–30.
16. Ruess L. Studies of nematode fauna on an acid forest soil, spatial distribution and extraction // *Nematologica*. 1995. V. 41. P. 229–239.
17. Данеленко Д.Г. Почвенные нематоды подзоны средней тайги Республики Коми // *Фауна и экология беспозвоночных животных европейского Северо-Востока России*. Сыктывкар, 2001. С. 71–78.
18. Добровольский Г.В. Почвы речных пойм центра Русской равнины. М.: Изд-во МГУ, 1968. 296 с.
19. Bayley P.B. Understanding large river-floodplain ecosystems // *Bioscience*. 1995. V. 45. P. 153–158.

20. Добровольский Г.В. Генезис, эволюция и охрана почвенного покрова пойм Нечернозёмной зоны РСФСР // Научные основы оптимизации и воспроизводства плодородия аллювиальных почв Нечернозёмной зоны РСФСР. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 1991. С. 3–14.
21. Yeates, G.W., Bongers, T., De Goede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgieva, S.S. Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists // J. Nematol. 1993. V. 25. P. 315–331.
22. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
23. Алалыкина Н.М., Каратаев А.Б., Ходырев Н.Н., Целищева Л.Г. Итоги исследований и инвентаризации почвенных беспозвоночных Кировской области // Проблемы почвенной зоологии: Материалы II (XII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии. М.: КМК, 1999. С. 14–15.
24. Ferris H., T. Bongers, 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.
25. Груздева Л.И. Видовое разнообразие и структура сообществ почвенных нематод как показатель антропогенной трансформации биогеоценозов // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар. 1999. С. 55–56.
26. Armenddriz I., Arpin P. Nematodes and their relationship to forest dynamics: I. Species and trophic groups // Biol. Fertil. Soils. 1996. V. 23. P. 405–413.
27. Ferris H., Matute M.M. Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web // Applied Soil Ecology. 2003. V. 23. P. 93–110.
28. Лаптева Е.М., Колесникова А.А., Таскаева А.А., Дегтева С.В., Виноградова Ю.А. Разнообразие микро- и мезофауны в аллювиальных лесных почвах средней тайги (на примере долины р. Сысола). Сыктывкар. 2005. 40 с. (Науч. докл. / Коми научный центр УрО РАН; Вып. 479).
29. Таскаева А.А. Коллемболы (Collembola) пойменных сообществ таёжной зоны Республики Коми // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 9. С. 1055–1063.
30. Hanel L. Soil nematodes in a meadow – spruce forest ecotone // Acta Societatis Zoologica Bohemicae. 1992. V. 56. P. 265–278.
31. Ruess L. Nematode soil faunal analysis of decomposition pathways in different ecosystems // Nematology. 2003. V. 5. P. 179–189.

Авторы выражают искреннюю благодарность Л.И. Груздевой, г.л.н.с Института биологии Карельского научного центра, за помощь в определении таксономической принадлежности нематод.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Выявление закономерностей формирования биоразнообразия, взаимосвязей макро- и микроорганизмов и их роли в трансформации органического вещества в почвах пойменных лесов европейского Северо-Востока» (Рег. № 09-П-4-1035).