

## ЗМІНИ ФІТОНЕМАТОДНИХ УГРУПОВАНЬ ЯЛИНИ У ВТОРИННИХ ЕКОСИСТЕМАХ СКОЛІВСЬКИХ БЕСКИДІВ

Мєдведєва І.В., Козловський М.П.Інститут екології Карпат Національної академії наук України  
вул. Козельницька 4, 79026, м. Львів  
medvedeva.iruna@gmail.com

Оскільки фітонематоди є досить численними та здатні швидко реагувати на зміни в середовищі, вони є відмінною біоіндикаторною групою для оцінки рівня трансформованості екосистем. Вони представлені різними трофічними групами: сапрофагами, фітофагами, і хижаками. Співіснуючи з іншими ґрунтовими організмами, нематоди займають окрему екологічну нішу, а саме плівкову та капілярну воду ґрунту. Порівнюючи функціональну організацію фітонематодних угруповань первинних та вторинних екосистем, можна зробити висновки про ступінь їх трансформованості. Нематодні угруповання первинних екосистем мають сформовану структурну та функціональну організацію, що дало нам змогу використовувати їх для біоіндикаційної оцінки стану природності екосистем.

Дослідні ділянки було закладено на одній з природоохоронних територій України – НПП «Сколівські Бескиди». В якості контрольної ділянки була обрана ялиново-ялицева бучина – корінна, або первинна екосистема. Та два монодомінантні ялинники, в яких було виявлено всихаючі дерева. Зміна едифікаторної породи в свою чергу спричинила зміни трав'яного ярусу, складу та потужності підстилки. Відповідно ці фактори вплинули на склад мікрофауни. Це підтверджено виявленими нами змінами видового складу та співвідношення трофічних груп нематод. На контрольній ділянці в складі підстилки переважали нематоди, які належать до трофічної групи «бактеріофаги». Що свідчить про інтенсивні процеси розкладу опадів та утворення гумусу. Натомість в похідних лісах чисельність бактеріофагів різко зменшувалась, а рослиноїдних навпаки – зростала. Також тенденція до зниження чисельності спостерігалась і для трофічної групи нематод «хижі». Результати наших досліджень можуть бути використані в подальшому для покращення ефективності ведення лісового господарства. А саме формування нових лісонасаджень з урахуванням орієнтації на корінні екосистеми, що сприятиме збереженню видового різноманіття цілому. *Ключові слова:* трофічна група; первинна екосистема; нематода; підстилка.

### Changes of phytonematode communities of spruce in secondary ecosystems of Skolivski Beskydy. Miedvedieva I., Kozlovsky M.

Phytonematodes are considered as an excellent bioindicator group for assessing the level of ecosystems transformation. This is due to their number and ability to respond quickly to changes in the environment. Also they are represented by various trophic groups: saprophages, phytophages and predators. Coexisting with other soil organisms, nematodes occupy a separate ecological niche, namely film and capillary soil water. Comparing the functional organization of phytonematode communities of primary and secondary ecosystems it is possible to assess the degree of their transformation. Nematode communities of primary ecosystems have a developed structural and functional organization, that made it possible to use them for bioindication assessment of the natural state of ecosystems.

The research plots were established in one of the nature protected areas of Ukraine – NPP «Skolivski Beskydy». As a control plot we have chosen the spruce – fir – beech community – namely the indigenous or primary ecosystem – as well as two monodominant spruce communities where the dead trees were found. The change in the edificator tree species, in turn, caused changes in the herb layer, as well as in the composition and capacity of the litter. Accordingly, these factors affected the composition of the microfauna. This fact is confirmed by the changes revealed in the species composition and the ratio of trophic groups of nematodes. The litter of the control plot was dominated by nematodes – «bacteriophages» indicating the intensive processes of decomposition of the litter and the humus formation. In contrast, the number of bacteriophages has decreased dramatically in secondary forests, while the number of herbivorous species has increased. The tendency to the number decreasing was also observed in the trophic group of «predatory» nematodes.

The results of our research can be used in the future to improve the efficiency of forestry management. It concerns the formation of new forest plantations, taking into account the focus on the indigenous ecosystems, which will contribute to the preservation of species diversity as a whole. *Key words:* trophic group; primary ecosystem; nematode; litter.

**Постановка проблеми.** Внаслідок ведення лісового господарства у сучасному лісовому покриві НПП Сколівські Бескиди сформовано чимало монодомінантних деревостанів, зокрема ялинових. Такі насадження виявились нестійкими і почали масово в'янути. Як виявилось ця проблема є мало вивченою і потребує багаторічних досліджень. Для того щоб виявити зміни, які відбулись у монодомінантних насадженнях порівняно з умовнокрінними лісами, ми використовували індикаторні властивості ґрунтових нематод. Первинні нематодні комплекси мають збережену структуру та співвідношення трофічних

груп і виступають еталонними для наших досліджень. Адже нематодні угруповання є зручною біоіндикаторною групою для порівняння змін в похідних екосистемах під дією антропогенного впливу. Це проявляється у зниженні видового різноманіття та зростанні чисельності рослиноїдних видів, що призводить до руйнування екосистем. Виявлені зміни вторинних нематодних комплексів, що проявляються у перерозподілі енергії між трофічними групами в сторону фітофагів свідчать про деградацію досліджуваної екосистеми [1]. Дослідження таких змін у вторинних екосистемах є важливим для збе-

реження корінних екосистем. А також для створення високопродуктивних штучних екосистем з формуванням нефітопатогенних нематодних комплексів.

**Об'єкт дослідження** – функціональна організація фітонематодних угруповань вторинних екосистем.

**Предмет дослідження** – зміни фітонематодних угруповань ялини у вторинних екосистемах.

**Мета роботи** – дослідити структурну та функціональну організацію фітонематодних угруповань вторинних екосистем та проаналізувати зміни спричинені антропогенним впливом, порівнявши з отриманими раніше результатами досліджень у первинних екосистемах.

Для того, щоб встановити причини масового в'янення ялини ми поставили низку завдань: 1. Приймаючи результати досліджень в умовно-первинній екосистемі за еталонні, детально вивчити структурну та функціональну організацію нематодних угруповань первинних екосистем і проаналізувати ступінь їх трансформованості у вторинних екосистемах. 2. Охарактеризувати закономірності розподілу фітонематод в ґрунті та підстилці монодомінантних ялинників. А також співвідношення їх трофічних груп для порівняння з результатами досліджень фітонематодних комплексів в мішаній бучині.

**Наукова новизна** – вперше на даній території були проведені дослідження, пов'язані з вивченням структурної та функціональної організації нематодних угруповань, змінених під дією антропогенного впливу.

**Практичне значення** – результати наших досліджень можуть бути використані в подальшому для покращення ефективності ведення лісового господарства. А саме формування нових лісонасаджень з орієнтуванням на корінні екосистеми, що сприятиме збереженню видового різноманіття в цілому.

**Матеріали та методи дослідження.** Дослідні ділянки були обрані в межах НПП Сколівські Бескиди. Дві з них у монодомінантних смечечниках, а саме вологий мезотрофний ялинник віком 70-80 років та вологий мезотрофний ялинник віком 60-70 років. В якості контролю – ялиново – ялицева бучина. На кожній з ділянок було обрано 5 дослідних смек під якими проводили забір матеріалу впродовж двох років. Для аналізу сезонної динаміки нематод, проведено збір зразків у весняний, літній та осінній періоди.

Відбір проб ґрунту та підстилки проводили з допомогою біоценометра, виділення ґрунтових нематод проведено з окремих горизонтів підстилки (L, F, H), шарів ґрунту (0–5; 10–15; 20–25 см). Із зразків ґрунту та підстилки виділяли нематод на приладі Кемпсона за методом Бермана [2]. Таксономічний склад визначали [3], користуючись індексами Де Мана та загальновідомими визначниками та посібниками [4, 5]. За методикою Г. Уїтса [6] визначали приналежність нематод до певних трофічних груп,

після чого вираховували їх співвідношення у ґрунті та підстилці.

Виділення нематод з ґрунту полягає у їх здатності, як оксифілів, виходити у воду. Сито з дослідним матеріалом (лісовою підстилкою чи ґрунтом) встановлювали у лійку і наповнювали її водою до такого рівня, щоб проба була занурена. Рухомі нематоди проникають через фільтри у воду та збираються на дні пробірки, яка з'єднана з лійкою гумовою трубою. Час експозиції: 2 доби при кімнатній температурі. Пізніше при відкритті затискача частину води зливали, залишаючи її тільки у пробірці. Тоді пробірку нагрівали у воді температурою близько 60 градусів для осідання нематод з товщі води на дно, 2/3 води відтягували і доливали розчином формаліну 3% або спиртом 70%. Після чого, з кожної пробірки нематод підраховували під біокуляром. Поділ нематод на трофічні групи дозволив визначити інтенсивність зараження та встановлення порогу шкідливості. Із виділених нематод готували тимчасові та постійні препарати та для подальшого таксономічного визначення, розглядали їх під мікроскопом [7].

При дослідженні угруповань нематод смереки проводили визначення їх таксономічного статусу та проводили поділ на три функціональні групи: сапрофаги, фітофаги і хижаки. Для цього використовували класифікацію трофічних груп нематод. У цій класифікації нематод поділяють на такі трофічні групи: 1) Рослиноїдні. 2) Грибоїдні. 3) Бактеріоїдні. 4) Поглиначі субстрату. 5) Хижі. 6) Поїдачі одноклітинних еукаріотів. 7) Інвазійні стадії паразитів тварин. 8) Всеїдні. Статистичну перевірку отриманих результатів здійснювали за допомогою t-критерію Стьюдента.

**Аналіз останніх досліджень та публікацій.** Детальне вивчення структурно-функціональної організації нематодних угруповань первинних екосистем дозволило нам визначити ступінь трансформованості вторинних екосистем, адже антропогенна діяльність призводить до змін у їх формуванні. Нематодні угруповання корінних екосистем мають збережену еволюційно-сформовану структурну та функціональну організацію та співвідношення трофічних груп. Тому такі угруповання мають значну біоіндикаційну роль [8]. У світі більше уваги стали приділяти дослідженню ґрунтової біоти, її взаємозв'язків, особливостей формування, просторового розміщення та впливу на неї зовнішніх чинників. Іноземні вчені приділили чимало уваги вивченню взаємодії нематод з іншими ґрунтовими організмами порівнюючи їх в порушених та природних екосистемах, що також дало їм змогу встановити ступінь трансформованості екосистем [9].

Структурна організація угруповань ґрунтових нематод у значній мірі визначає їх кількісні характеристики. У первинних екосистемах вони формують стійкі, стабільні комплекси, які беруть активну участь у розкладі органічної речовини лісової

екосистеми, а у вторинних вони можуть бути одним із чинників ендегенних змін екосистеми [10]. Зокрема, було використано індекс структур нематодних угруповань для оцінки трансформованості орних полів, беручи за еталон природні екосистеми (дубовий ліс та маквісові чагарники) на південному заході Франції [11].

Порівнюючи результати китайських дослідників з нашими, виявлено схожі закономірності щодо чисельності нематод в різних типах підстилки. Розкладання підстилки є основною складовою кругообігу поживних речовин в лісових екосистемах. Чисельність нематод та їх видова різноманітність залежить від типу підстилки. Зазначено, що субстрат з опадів хвойних порід був більш заселений рослиннідами видами ніж мішаний листяний [12].

У Словаччині були проведені дослідження ранніх сукцесій в лісових екосистемах. Результати досліджень показують, що метаболічна активність функціональних груп нематод реагувала на порушення екосистем. Особливо чутливими до змін є нематоди лісових екосистем з добре розвинутою підстилкою та гумусом [13]. Японськими вченими було підтверджено вплив температури на розвиток *Bursaphelenchus xylophilus* при дослідженні на стійких та нестійких породах сосни, в результаті чого для розвитку захворювання стійких порід необхідні були вищі температури [14]. Для Китайських дослідників наявність нематод видів роду *Aphelenchoides* та *Acrobeloides* стала індикаційною ознакою поступового відновлення лісів на деградованих карстових ґрунтах. Оскільки нематоди заселяють усі типи ґрунтів і утворюють в них домінуючу групу організ-

мів, їх угруповання є біологічними показниками здоров'я ґрунту [15].

У похідних ялинових лісах, відсутні представники рядів *Chromadorida* і *Araeolaimida* (які були типовими для корінних лісів в наших попередніх дослідженнях), а еудомінантним за видовим різноманіттям є ряд *Tylenchida*. Всеїдні нематоди представлені в основному видами роду *Eudorylaimus*, та *Aporcelaimellus*, хижі нематоди родами *Prionchulus*, *Iotonchus*, *Tripyla*, серед бактеріофагів домінують нематоди родів *Plectus* і *Acrobeloides*, а групу мікофагів в основному представляють види роду *Aphelenchoides*. Повний перелік видового складу фітонематод та їх приналежність до трофічних груп в насадженнях ялини європейської на ділянках Гл-1, Гл-4 у 2014–2015 рр. опублікований нами раніше [16].

#### Результати досліджень та їх обговорення.

Аналізуючи заселеність усіх горизонтів підстилки, спостерігаємо збільшення загальної чисельності нематод від верхнього до нижнього. Незважаючи на деякі відмінності в абсолютних показниках заселеності окремих горизонтів, загальні закономірності участі трофічних груп нематод у загальному угрупованні зберігаються.

У всіх горизонтах підстилки частка всеїдних нематод найбільша і становить 40–48% від угруповання, проте, порівняно з показниками корінного біоценозу, у похідному значно зросли показники рослиннідних та грибоїдних форм 24–28% і 20–23% відповідно. І натомість спостерігається зменшення бактеріоїдних та хижих форм 4–5% та 3–4% відповідно (рис. 1–3).

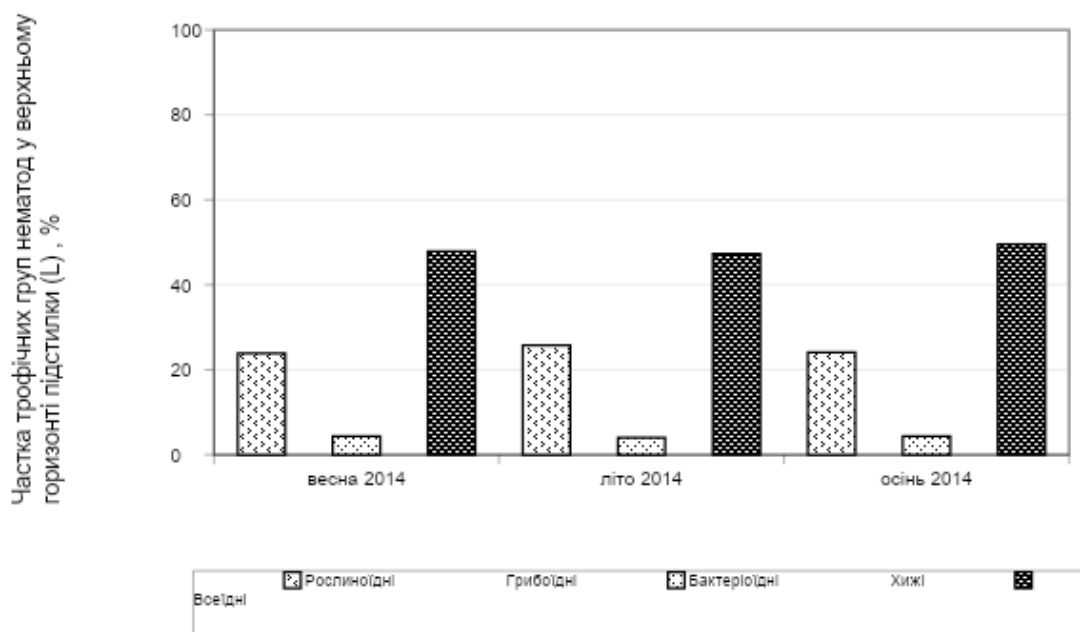


Рис. 1. Частка трофічних груп нематод у верхньому горизонті підстилки (L), % на контрольній ділянці Гл1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь)

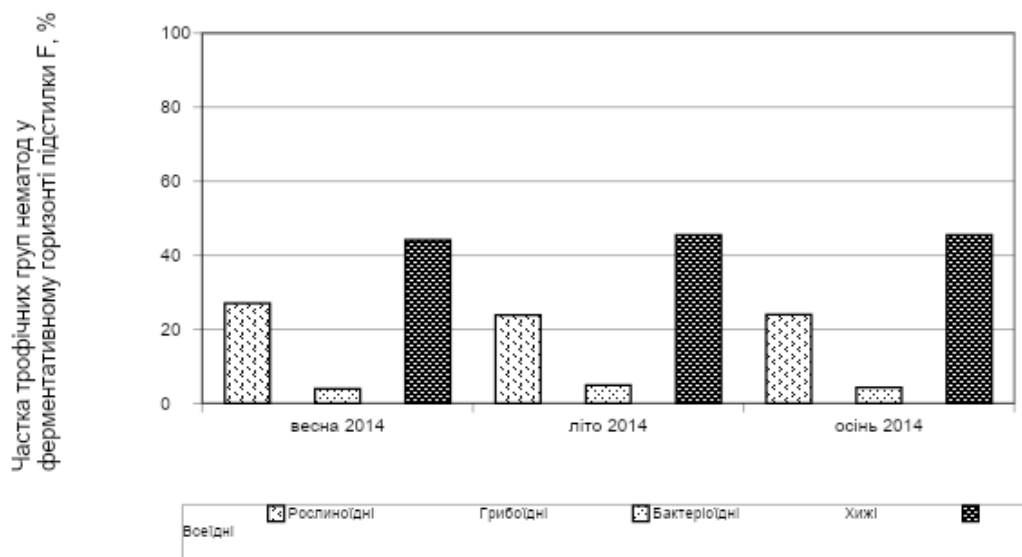


Рис. 2. Частка трофічних груп нематод у горизонті підстилки (F), % на контрольній ділянці Г1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь)

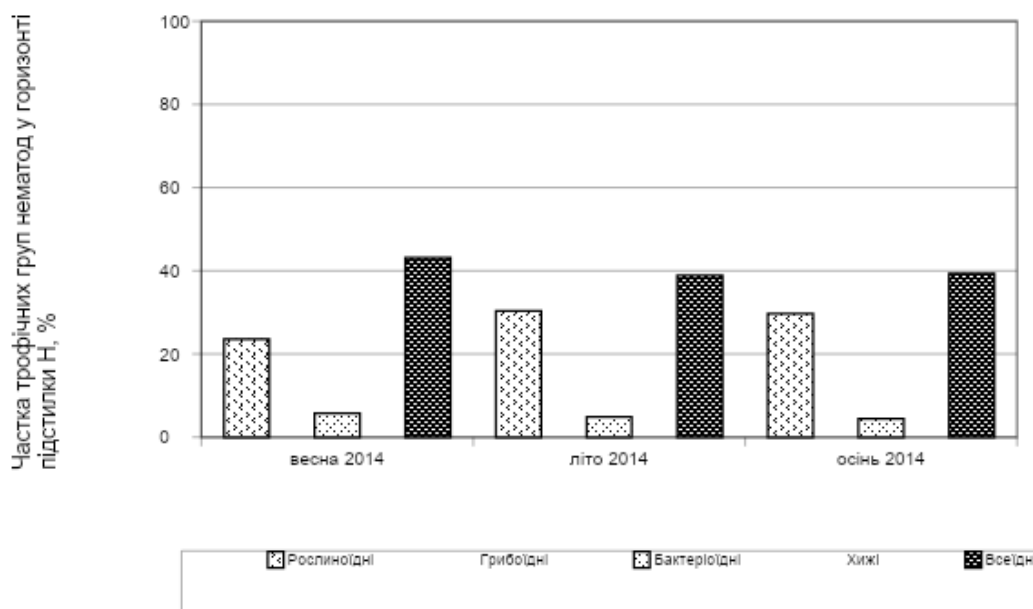


Рис. 3. Частка трофічних груп нематод у гумусовому горизонті підстилки (H), % на контрольній ділянці Г1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь).

У всіх досліджуваних нами екосистемах найбільша заселеність нематодами спостерігається у літній період, проте показники заселеності підстилки і ґрунту відрізняються. У насадженнях ялини в підстилці перебуває лише 35–44%, а в ґрунті – 56–65%. Більша частка ґрунтових нематод у підстилці під кронаю ялини у мішаному буковому лісі вказує на більш інтенсивні процеси розкладу органіки, порівняно з ялинниками (рис. 4–6).

Для опрацювання статистичних даних були використані показники чисельності фітонематод усіх трофічних груп у верхньому та нижньому горизонтах підстилки корінної і похідної екосистем за осін-

ній сезон (оскільки у цей час чисельність статевозрілих особин є найвищою).

В Таблиці 1 відображені достовірності різниць між середніми арифметичними значеннями контрольної та дослідної ділянок. А саме показано різниці між показниками по трофічних групах фітофагів та мікофагів, зростання чисельності яких у похідних екосистемах, свідчить про регресивні зміни. Більша чисельність хижих та бактеріодних форм у корінній екосистемі навпаки, свідчить про стабільність екосистеми та її збережений стан природності (табл. 1).

Чисельність нематод у ґрунті зменшується з глибиною. У всіх шарах ґрунту на відміну від підстилки

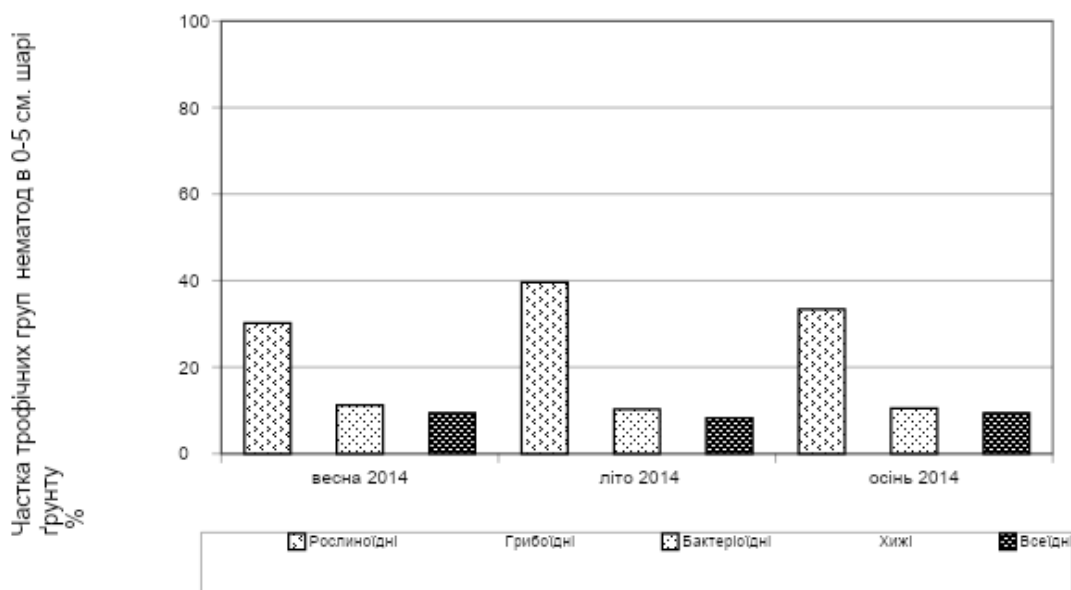


Рис. 4. Частка трофічних груп нематод в 0–5 см. шарі ґрунту % на контрольній ділянці Гл1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь)

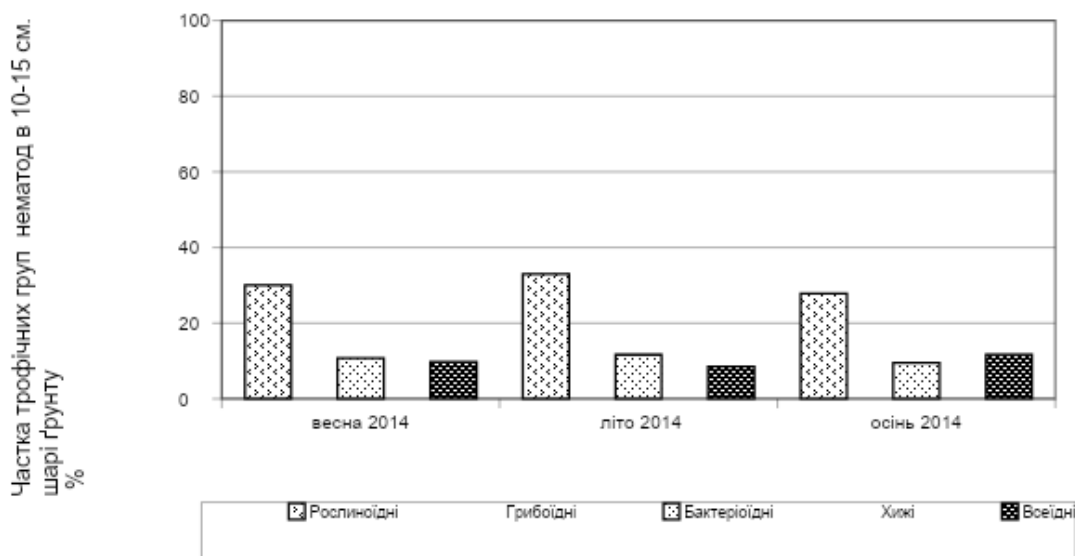


Рис. 5. Частка трофічних груп нематод в 10–15 см. шарі ґрунту % на контрольній ділянці Гл1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь)

збільшується чисельність представників рослиноїдних та грибоїдних трофічних груп 30–40% і 31–40%. Зменшилась частка всеїдних 9–14% а також суттєве зниження чисельності спостерігалось для бактеріоїдних та хижих форм 8–11% та 7–10% відповідно. В результаті порівняння нематодних угруповань мішаних та чистих деревостанів було виявлено наступні закономірності. У похідних екосистемах із зміною породного складу деревостанів доміантною групою стали фітофаги і мікофаги, а найменша частка належить бактеріофагам і хижим, на відміну від умовно корінної екосистеми, де доміантними трофічними групами виступають бактеріоїдні

та хижі. Що свідчить про збереження структури біоценозу останніх.

Заміна мішаних корінних лісів на монодомінантні насадження ялини призводить до значної перебудови структурної організації угруповань ґрунтових нематод. У ялинниках більше ніж на 40% зменшується видовий склад нематод і з'являються нові фітопаразитичні види, також змінюється структура домінування в таксономічних і трофічних групах. Такі структурні зміни нематодного угруповання в ялинниках указують на його деградацію, порівняно з первинними екосистемами.

**Висновки.** Формування угруповань нематод підстилки та ґрунту в мішаних лісах та монодомі-

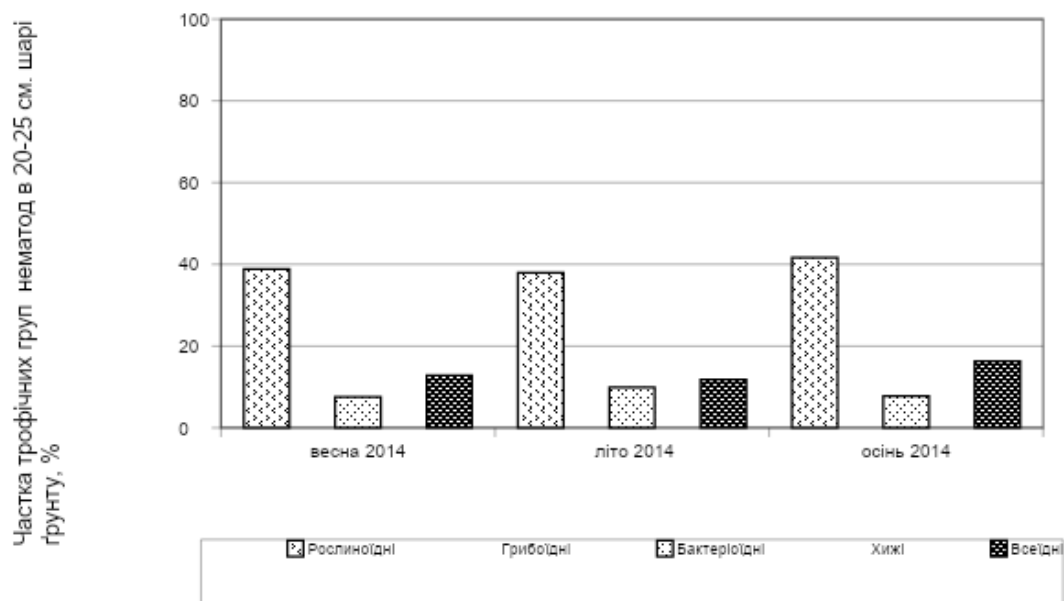


Рис. 6. Частка трофічних груп нематод в 20–25 см. шарі ґрунту % на контрольній ділянці Гл1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь)

Таблиця 1

Достовірність різниці середніх арифметичних показників за критерієм Стьюдента по всіх трофічних групах нематод в L- горизонті та H-горизонті підстилки первинної та вторинної екосистем

Горизонт підстилки/трофічна група	M	M	t-test
L фітофаги	7,600000	17,00000	-1,9006
H фітофаги	2,000000	35,20000	-13,6221
L мікофаги	2,400000	14,60000	-5,05706
H мікофаги	5,800000	28,00000	-5,47523
L бактеріофаги	21,20000	5,20000	3,103434
H бактеріофаги	46,40000	11,00000	8,545641
L хижі	15,00000	8,00000	1,443990
H хижі	20,40000	15,80000	0,498647
L всеїдні	86,6000	25,00000	4,210299
H всеїдні	119,2000	46,80000	6,802397

L, H – верхній та нижній горизонти підстилки відповідно, M – середнє значення, t-test – достовірність різниці.

нантних ялинниках мають ряд спільних ознак і відмінностей. До спільних закономірностей належать: збільшення заселеності підстилки у нижніх горизонтах, порівняно з верхніми, і загальне домінування в усіх горизонтах трофічної групи вільноживучих нематод. Основні відмінності виявляються у тому, що в мішаному буковому лісі у декілька разів більша частка хижих видів, а у формуванні угруповання домінують рослиноїдні та грибоїдні форми нематод. У заселенні ґрунту досліджуваних екосистем також існують спільні закономірності та відмінності. В усіх лісових екосистемах найбільш заселений нематодами верхній шар ґрунту, а з глибиною їх чисельність зменшується.

В результаті досліджень сезонної динаміки виявлено що у різні періоди вегетаційного сезону і у всіх шарах ґрунту трофічна група рослиноїдних видів

є домінують групою у формуванні нематодного угруповання. У ялинниках частка грибоїдної трофічної групи становить 36% від усього угруповання в ґрунті та 22% – в підстилці, практично незалежно від періоду вегетації. На нашу думку, велика чисельність і частка у нематодному угрупованні грибоїдних видів нематод зумовлена двома особливостями: основними агентами розкладу опадової хвої є гриби, а коріння хвойних порід завжди розвиває мікоризу, без якої розвиток хвойних погіршується або стає неможливим.

У монодомінантних ялинниках сформувались вторинні, нестійкі фітопатогенні комплекси. Угруповання ґрунтових нематод у ялинниках виступають як ендегенні чинники руйнування цих екосистем. Сформовані угруповання нематод у вторинних екосистемах змінити неможливо, тому альтернативним варіантом вирішення даної проблеми є їх переформатування у природні типи лісу.

## Література

1. Голубець М.А. Козловський М.П. Потік енергії та її розподіл в наземних екосистемах як основа формування тваринного населення ґрунту. *Наукові записки Львівського державного природознавчого музею*. 1996. Т. 12. С. 31–35.
2. Гиляров М.С., Перель Т.С., Бызова Ю.Б. Изучение почвенных беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза. Программа и методика биогеоценологических исследований. М. : Наука, 1974. С. 147–168.
3. Нестеров П.И. Клас круглых червей *Nematoda*. Кишинев, Штиинца, 1988. 276 с.
4. Yeates G.W. Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes. *Pedobiologia*. 1971. Vol. 11. P. 173–179.
5. Golden A.M. Classification of the genera and higher categories of the order Tylenchida (Nematoda). Plant parasitic nematodes / Ed / by B.M. Zuckerman, Mai W.F., Rohde R.A. New York, London, 1971. P. 191–232.
6. Andrassy I. Klasse nematoda (Ordungen Monchysterida, Desmoscolecida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida). Berlin: Akademie Verlag, 1984. 509 p.
7. Суменкова Н.И. О методах приготовления препаратов нематод для морфотаксономических исследований. Фитогельминтологические исследования. М. : Наука, 1978. С. 127–136.
8. Медведєва І. В. Козловський М.П. Функціональна організація угруповань ґрунтових нематод ялини у первинних екосистемах. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія Агронія і біологія*. 2020. Вип. 2, № 40. С. 30–37.
9. Kavitha P.G., Sudha A., Ahila Devi P. Exploration and biodiversity of nematode in Nilgiri forest ecosystem. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2020. Vol. 9, № 5. P. 1722–1727.
10. Козловський М.П. Фітонематоди наземних екосистем Карпатського регіону. Львів, 2009. 236 с.
11. Plant and soil microfaunal biodiversity across the borders between arable and forest ecosystems in a Mediterranean landscape / L.E. Jackson, T.M. Bowles, H. Ferris et al. *Applied Soil Ecology*. 2019. Vol. 136. P. 122–138.
12. The effects of gap size and litter species on colonization of soil fauna during litter decomposition in *Pinus massoniana* plantations / Huang Y., Yang X., Zhang D., Zhang J. *Applied Soil Ecology*. 2020. DOI 10.1016/j.apsoil.2020.103611
13. Renc M., Cerevková A., Gömöryová E. Soil Nematode Fauna and Microbial Characteristics in an Early-Successional Forest Ecosystem. *Journal Forests*. 2019. Vol. 10, № 10. P. 888. DOI 10.3390/f10100888
14. Effects of Temperature Factors on Resistance against Pine Wood Nematodes in *Pinus thunbergii*, Based on Multiple Location Sites Nematode Inoculation Tests / Iki T., Matsunaga K., Hirao T. et al. *Forests*. 2020. Vol. 11, № 9. P. 922. DOI 10.3390/f11090922
15. Community diversity, structure and carbon footprint of nematode food web following reforestation on degraded Karst soil / Hu N., Li H., Tang Z. et al. *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. P. 28138. DOI 10.1038/srep28138
16. Медведєва І.В., Козловський М.П. Структурно-функціональна організація фітонематодних угруповань ялини європейської у мішаних букових лісах Сколівських Бескидів та її насадженнях. *Тематичний збірник. ІЕК НАН України «Наукові основи збереження біотичної різноманітності»*. Львів, 2017. С. 31–44.