


*На правах рукописи*

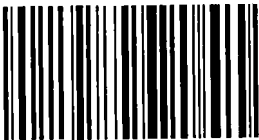


**КУДРИН Алексей Александрович**

**РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЯ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД  
В ПОЙМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ  
ПОДЗОН СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ  
РЕСПУБЛИКИ КОМИ**

03.02.08 – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



005009162

26 ЯНВ 2012

Сыктывкар 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Долгин Модест Михайлович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Зиновьева Светлана Васильевна

доктор биологических наук  
Болотов Иван Николаевич

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Институт биологии  
Карельского научного центра РАН

Защита состоится 22 февраля 2012 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.007.01 Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28.

факс: (8212)24-01-63  
email: dissovet@ib.komisc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 24.

Автореферат разослан « 16 » 01 2012 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
доктор биологических наук



А.Г. Кудяшева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность.** Одной из наиболее многочисленных и широко распространенных групп почвенных беспозвоночных животных по праву считают группу нематод (Соловьева, 1986). Нематоды в почве включаются в общую пищевую сеть и оказывают влияние на многие группы почвенных беспозвоночных (Hechler, 1963; Bilgrami et al., 1986; Yeates et al., 1993; Yeates, 1998; Ruess et al., 2001), регулируя их численность и выполняемые ими функции. Значимую роль нематоды играют в процессах деградации растительных остатков в почве (Стриганова, 1980; Freckman, 1988). Благодаря их жизнедеятельности в почву поступают минеральные и органические соединения в доступной для растений, бактерий и других организмов форме (Vinciguerra, 1979; Ferris et al., 1998; Wilson & Kakouli-Duarte, 2009). Велико также значение почвенных нематод как фитогельминтов (Шестеперов, 1995).

Нематоды обитают во всех природных зонах земного шара от арктических тундр до пустынь, в том числе и в таких уникальных экосистемах как поймы рек, которые представляют наиболее молодые и динамичные участки суши, подверженные интенсивному воздействию геологических и биологических факторов. По своим характеристикам пойменные биотопы резко отличаются от биотопов надпойменных террас и водоразделов, что определяется рядом особенностей. Наиболее значимы из них – ежегодное затопление паводковыми водами, придающее им специфический «земноводный» характер, отложение на поверхности пойменных почв речного аллювия, а также особое соотношение биологического и геологического круговоротов веществ. Все это обуславливает высокую биогенность пойменных почв (Добровольский, 1968). Численность, биомасса и таксономический состав почвообитающих животных в пойменных почвах значительно выше, чем на водоразделах. В настоящее время большой интерес к изучению почвенных беспозвоночных пойменных экосистем проявляется как в Европе (Dohle et al., 1999; Spang, 1999; Tockner et al., 2000; Adis, Junk, 2002; Tuf, 2002), так и в России (Лаптева и др., 2005; Добровольская и др., 2007; Таскаева, 2009; Рыбалов, Камаев, 2011). В большей степени изучена почвенная мезофауна и микроартроподы. Информация о нематодах пойменных экосистем весьма ограничена (Jonson et al., 1972; Ветрова, 1978; Соловьева, 1986; Романенко, 2000; Романенко и др., 2003). Недостаточно исследован таксономический состав нематод в различных пойменных биотопах, нет информации об особенностях структуры населения в градиенте увлажнения, отсутствует комплексная оценка влияния различных почвенно-экологических факторов на таксономический состав нематод. Остается неясным – насколько широким может быть диапазон флуктуаций численности, доминантов, трофических групп почвенных нематод в пойменных экосистемах.

**Цель и задачи исследований.** Цель работы – выявление особенностей структуры населения, пространственного распределения и динамики численности почвенных нематод в пойменных экосистемах подзон средней и северной тайги Республики Коми (РК).

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить таксономический состав почвенных нематод пойменных экосистем в подзонах средней и северной тайги РК.
2. Выявить закономерности изменения структуры населения почвенных нематод в градиенте влажности пойменных сообществ.
3. Изучить пространственное распределение почвенных нематод в пойменных экосистемах.
4. Выяснить характер сезонных изменений доминирующих родов, общей численности и трофических групп почвенных нематод.
5. Изучить влияние некоторых абиотических факторов на различные группы нематод в пойменных лесах.

**Связь работы с научными программами.** Работа выполнена в рамках госбюджетной темы отдела Экологии животных Учреждения Российской академии наук Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Структурно-функциональная организация животного мира европейского Северо-Востока России», 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) и гранта РФФИ «Животное население почв пойменных экосистем Севера» (09-04-98808 p\_sever\_a).

**Научная новизна.** Впервые выявлен таксономический состав почвенных нематод пойменных экосистем подзон средней и северной тайги Республики Коми, включающий 60 родов, из которых 16 являются новыми для региона. Установлены закономерности распределения почвенных нематод в градиенте увлажнения пойменных лесных и луговых биотопов. С увеличением влажности почвы в пойменных лесах отмечено снижение общей численности нематод и их таксономического разнообразия. Показано, что в условиях пойменных лесов степень колебания общей численности нематод в течение вегетационного сезона характеризуются как умеренная, среди постоянных доминантов выделяются как стабильные (*Tripyla* и *Eudorylaimus*) так и лабильные (*Filenchus* и *Plectus*) роды, из трофических групп наименьшие флуктуации численности свойственны хищникам и политрофам, наибольшие – паразитическим формам нематод, ассоциированным с растениями нематод и бактериотрофам.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты существенно расширяют современные представления о разнообразии и экологии почвенных нематод пойменных экосистем. Материалы диссертации и сформулированные в ней научные положения и выводы могут найти применение в работе природоохранных организаций при оценке состояния естественных биогеоценозов, организации экологического мониторинга и составлении кадастров животного мира России. Полученные данные используются в лекционных курсах «Зоология беспозвоночных», «Экология животных», «Животный мир Республики Коми» в Сыктывкарском государственном университете и Коми государственном педагогическом институте для студентов по специальностям экология и биология.

**Личный вклад автора.** Соискатель участвовал в постановке цели и задач исследования, провел сбор и анализ полученного материала, обработку данных и подготовил (в соавторстве) публикации, в которых отражены основные выводы данного исследования.

**Апробация работы.** Результаты исследований доложены и обсуждены на научных конференциях молодых ученых «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2008, 2009, 2010, 2011); международной научной конференции по лесному почвоведению «Продуктивность и устойчивость лесных почв» (Петрозаводск, 2009); всероссийской научной конференции с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009); IX симпозиуме Российского общества нематологов с международным участием «Нематоды естественных и трансформированных экосистем» (Петрозаводск, 2011).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано восемь работ, в том числе три – в изданиях из списка ВАК.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 145 страницах, состоит из введения, семи глав, выводов и четырех приложений на 20 стр.; содержит 28 таблиц и 24 рисунка. Список литературы включает 245 источников, в том числе 143 на иностранных языках.

## Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе обобщены данные о роли нематод в почвенных экосистемах, особенностях их пространственного распределения и сезонных флуктуаций, влиянии различных факторов окружающей среды, таких как влажность, температура, кислотность почвы и содержание органического вещества в почве. Рассмотрены существующие экологические классификации нематод. Приведен обзор данных литературы о разнообразии и структуре населения почвенных нематод в различных биотопах, в том числе и пойменных.

## Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2008-2010 гг. в подзоне северной (среднее течение р. Печора) и средней тайги (нижнее течение р. Сысола). В пойме р. Печора выделены ключевые участки, образующие естественный ряд по степени нарастания увлажнения аллювиальных почв:

– в массиве осиново-березового леса: ЛЕС1 – вершина гривы, почва аллювиальная дерново-лесная; ЛЕС2 – выровненный участок поймы, почва аллювиальная лугово-лесная; ЛЕС3 – глубокое межгрядное понижение, почва аллювиальная лугово-болотная лесная;

– на пойменных лугах: ЛУГ1 – красноовсяннично-разнотравный луг на вершине высокой гривы, почва аллювиальная дерновая; ЛУГ2 – разнотравно-злаковый луг невысокой гривы, почва аллювиальная дерново-луговая; ЛУГ3 – крупноразнотравно-щучковый луг межгрядного понижения, почва аллювиальная луговая.

Аналогичные ключевые участки, образующие естественный ряд по степени нарастания увлажнения, выделены в пойменном осиново-березовом лесном массиве, расположенном в центральной части пойменной террасы долины р. Сысола: ЛЕС4 – вершина высокой гривы, почва аллювиальная дерново-лесная; ЛЕС5 – выровненный участок поймы, почва аллювиальная лугово-лесная; ЛЕС6 – межгрядное понижение, почва аллювиальная лугово-болотная лесная.

На каждом участке проведено геоботаническое описание, заложены опорные разрезы для характеристики почв, исследован их гидротермический режим. В пойменных лесах долины р. Печора сбор материала проводили ежемесячно с июня по сентябрь 2008-2010 гг., на пойменных лугах – в августе 2009 г. и с июня по сентябрь 2010 г. В 2008 г. учитывали только таксономический состав нематод, в 2009-2010 гг. – и качественные, и количественные показатели нематоценозов. В пойме р. Сысола исследование осуществляли в июне-августе 2010 г. Для изучения нематод на каждом ключевом участке отбирали почвенные пробы (5×5 см) в семикратной повторности из наиболее заселенных горизонтов почвы: лесной подстилки А0 (0-3 см) и гумусоаккумулятивного горизонта А1 (3-10 см). Параллельно с отбором проб для выделения нематод, определяли полевую влажность почв гравиметрическим методом, рН водной и солевой суспензий – с помощью иономера «Анион 4100» при соотношении почва:раствор 1:2.5 для минеральных и 1:25 для органогенных горизонтов, содержание в образце почвы углерода водорастворимых органических веществ – методом Тюрина после упаривания аликвоты водной вытяжки (соотношение почв : вода для органогенных горизонтов 1 : 10, для минеральных – 1 : 5), общего органического углерода – на CNHS-O анализаторе EA 1110 (фирмы Carlo Erba) в аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Экстракцию нематод осуществляли при помощи модифицированного метода Бермана (Метлицкий, 1978) с экспозицией 48 ч. Фикси-

ровали при помощи горячего (80 °С) 4%-ного формалина. Идентификацию нематод проводили до рода, используя инверсионный световой микроскоп Leica DM4000 В с использованием отечественных и зарубежных определителей. Таксономическая структура нематод приведена в соответствии с «Freshwater nematodes: ecology and taxonomy» (2006). Каждый таксон нематод отнесен к определенной эколого-трофической группе (Yeates et al., 1993). Всего собрано около 40 тыс. экз. нематод, обработано более 800 почвенных проб, из них 375 – для исследования пространственного распределения.

Статистическая обработка проведена в соответствии с имеющимися рекомендациями (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992; Кузнецова, 2004; Wilson & Kakouli-Duarte, 2009) с использованием пакетов программ MS Excel (Microsoft Excel, 2002), PAST (Hammer et al., 2001), STATISTICA 6.0, Vesper 1.6 (Haas, 1990), BIODIV v.4 (Baev, Penev, 1993).

### **Глава 3. ПОЧВЕННЫЕ НЕМАТОДЫ ПОЙМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ**

В результате проведенных исследований в пойменных экосистемах подзона средней (пойма р. Сысола) и северной (пойма р. Печора) тайги Республики Коми выявлено 60 родов почвенных нематод, из которых 16 (*Diphtherophora*, *Malenchus*, *Trischistoma*, *Epitobrilus*, *Tobrilus*, *Iotonchus*, *Miconchus*, *Metateratocephalus*, *Eumonhystera*, *Monhystrella*, *Acrobeles*, *Steinernema*, *Pratylenchoides*, *Helicotylenchus*, *Mesocriconema*, *Gracilancea*) в регионе зарегистрированы впервые. В пойменных лесах обнаружено 59 родов: 52 – в средней тайге и 57 – в северной. Наиболее богаты в таксономическом отношении нематоценозы вершин грив и выровненных участков пойм. В почвах пойменных лугов (на примере долины р. Печора, северная тайга) выявлено 55 родов нематод. Высокой родовой насыщенностью отличаются семейства *Serphalobidae* и *Tylenchidae*. Большинство родов являются бактериотрофами, на долю которых приходится около 44% всего населения. Особенностью нематоценозов пойменных экосистем, в отличие от водоразделов, является высокое разнообразие хищных нематод.

### **Глава 4. ПОЧВЕННЫЕ НЕМАТОДЫ В ГРАДИЕНТЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЙМЕННЫХ СООБЩЕСТВ**

#### **4.1. Почвенные нематоды в градиенте влажности пойменных лесных сообществ**

В пойменных лесах долины р. Печора отмечено снижение таксономического разнообразия и численности нематод с увеличением степени увлажнения аллювиальных почв. В почве вершины гривы (ЛЕС1) обнаружено 52 рода с относительной численностью 1.5 тыс. экз./100 см<sup>3</sup>, в почве глубокого межгрядного понижения (ЛЕС3) – 42 рода с плотностью населения 0.5 тыс. экз./100 см<sup>3</sup>. Значения индекса Шеннона также постепенно уменьшаются с нарастанием влажности почв, что отражает постепенное снижение уровня биоразнообразия в сообществах нематод. Возрастание в рассмотренном ряду индекса Симпсона свидетельствует об увеличении по мере возрастания гидроморфизма аллювиальных почв степени доминирования отдельных родов. В пойменных лесных биотопах долины р. Сысола максимальное число родов (43) зафиксировано на выровненном участке поймы (ЛЕС5), минимальное (32) – в глубоком межгрядном понижении (ЛЕС6). С ростом увлажнения почв, как и в березово-осиновых лесах долины р. Печора, наблюдается аналогичное снижение относительной численности нематод с 1.0 до 0.6 тыс. экз./100 см<sup>3</sup>.

Структура доминирования нематод в аллювиальных почвах пойменных лесов, формирующихся в долинах рек Сысола и Печора, имеет общие черты. Для них отмечена высокая доля родов *Eudorylaimus*, *Plectus*, *Filenchus*: на вершинах грив на она составляет 34-42%, на выровненных участках – 31-38%, в межгривных понижениях – 18-20%. С возрастанием степени увлажнения аллювиальных почв в пойменных лесах снижается доля представителей родов *Filenchus*, *Plectus*, *Rhabditis*, *Acrobeloides*, *Tylencholaimus* и увеличивается – *Tripyla*, *Tobrilus* и *Dorylaimus*. В пойменных лесных экосистемах северной тайги высокого обилия достигают представители родов *Tripyla*, *Rhabditis* и *Paratylenchus*, средней – *Alaimus*. Представители родов *Dorylaimus* и *Tobrilus*, являются влаголюбивыми нематодами (Элиава, 1984; Гагарин, 1992), они достигают значительного обилия только в переувлажненных почвах, что позволяет считать их индикаторами переувлажнения и использовать для биоиндикации аллювиальных лугово-болотных почв.

В пойме р. Печора отмечено снижение относительного обилия паразитических, ассоциированных с растениями нематод и увеличение доли хищников и политрофов по мере нарастания влажности аллювиальных лесных почв (рис. 1А), в пойме р. Сысола – снижение доли микотрофов, нематод, ассоциированных с растением, и возрастание обилия политрофов (рис. 1Б). В целом, для нематоценозов пойменных лесов северной тайги, по сравнению со средней, характерно увеличение доли хищных и паразитических

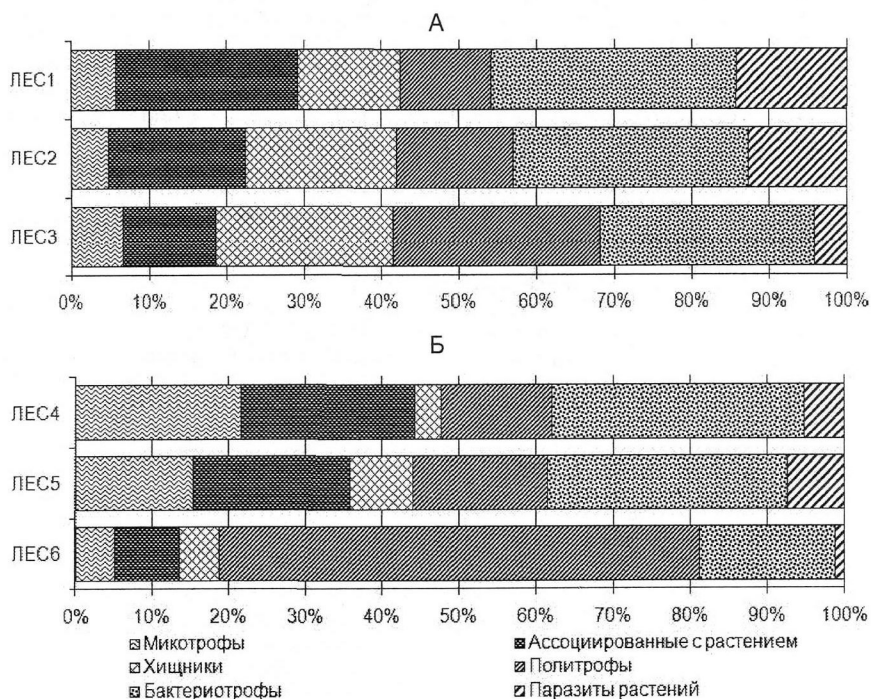


Рис. 1. Трофическая структура сообществ нематод пойменных лесов долины рек Печора (А) и Сысола (Б).

Условные обозначения: ключевые участки на вершине гривы (ЛЕС1, ЛЕС4), выровненного участка поймы (ЛЕС2, ЛЕС5), глубокого межгривного понижения (ЛЕС3, ЛЕС6).

форм нематод и снижение численности и обилия микотрофов (рис. 1). Последнее, возможно, связано с уменьшением грибной биомассы в почвах при продвижении с юга на север (Хабибуллина, 2009). Следует отметить, что высокие значения относительного обилия хищных форм нематод обычно отмечается в экосистемах, подверженных экстремальным воздействиям окружающей среды, имеющих бедную растительность, низкие показатели скорости разложения органического вещества и т.д. (Соловьева, 1986; Романенко, 2000; Груздева и др., 2005). В этих условиях, по-видимому, хищный образ существования энергетически более выгоден, по сравнению с благоприятными экологическими условиями. Возможно суровые условия северной тайги, обуславливающие снижение скорости разложения органического вещества, приводят к увеличению доли хищных нематод в почвах пойменных лесов, формирующихся в долине р. Печора.

#### 4.2. Почвенные нематоды в градиенте влажности пойменных луговых сообществ

При исследовании луговых ценозов выраженных зависимостей таксономического состава от уровня влажности аллювиальных почв, формирующихся под пологом злаково-разнотравных лугов в долине р. Печора, не выявлено. Количество отмеченных родов изменялось незначительно: от 48 родов на вершине высокой гривы прирусловой поймы (ЛУГ1) до 50 родов в межгрядном понижении центральной (ЛУГ3). Наибольшая численность нематод (1.5 тыс. экз./100 см<sup>3</sup>) зарегистрирована в дерново-луговой почве невысокой гривы (ЛУГ2), занимающей промежуточное положение по уровню влажности между участками ЛУГ1 и ЛУГ3 (Лаптева, Балабко, 1999). Наименьшая (1 тыс. экз./100 см<sup>3</sup>) – в аллювиальной дерновой почве красноосвянично-разнотравного луга (ЛУГ1), занимающего прирусловую гриву, почвы которой отличаются дефицитом влаги в послепаводковый период (Лаптева, Балабко, 1999). Нарастание степени увлажнения обуславливает снижение относительного обилия представителей родов *Tylencholaimus*, *Teratocephalus*, *Acrobeloides*, *Paratylenchus* и возрастание – *Tripyla*, *Miconchus*, *Metateratocephalus* и *Anaplectus*. В этом направлении происходят изменения и в трофической структуре нематод: увеличивается численность (с 24 до 274 экз./100 см<sup>3</sup>) и относительное обилие (с 3 до 25%) хищных форм (рис. 2). На всех исследованных лугах отмечено высокое обилие и высокая численность бактериотрофов. В дерновой почве прируслового луга (ЛУГ1) бактериотрофы составляют около 50% всех червей. В дерново-луговой почве центральной поймы (ЛУГ2), наряду с ними, повышается роль политрофов и паразитических форм. В луговой почве межгрядного пони-

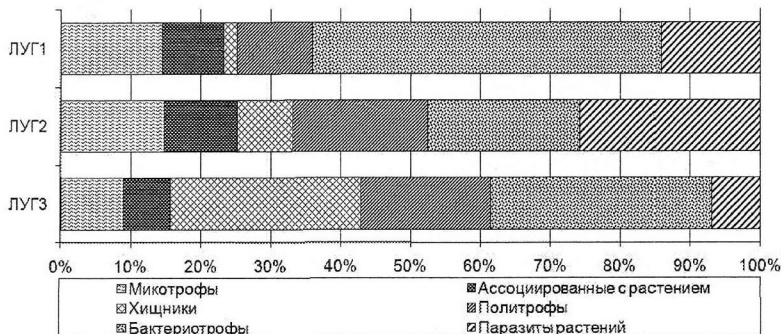


Рис. 2. Трофическая структура сообществ нематод пойменных лугов долины р. Печора.

Условные обозначения: ключевые участки на вершине гривы (ЛУГ1), невысокой гривы (ЛУГ2), межгрядного понижения (ЛУГ3).



жения (ЛУГЗ), помимо бактериотрофов, отмечена высокая доля хищных нематод.

#### 4.3. Сравнительный анализ населения почвенных нематод пойменных лесов и лугов

Показано, что таксономическое разнообразие нематод пойменных лесов (59 родов) несколько выше по сравнению с пойменными лугами (55 родов). Полученные нами данные подтверждают результаты Г.И. Соловьевой (1986), свидетельствующие о том, что в более суровых условиях Севера биоразнообразии нематод лесных биотопов несколько выше по сравнению с луговыми. Хотя для южных регионов отмечена обратная картина: луговые биотопы характеризуются более высокими показателями таксономического разнообразия нематод, чем лесные (Васильева, 1972; Соловьева и др., 1976; Armendariz, Arpin, 1996; Hanel, 1999; Popovici et al., 2000). По нашим данным, лесные и луговые биотопы существенно различаются по структуре доминирования нематод. В лесных биотопах сформировано ядро доминантов, состоящее из родов *Filenchus*, *Eudorylaimus* и *Plectus*. Они имеют высокие значения обилия на всех исследованных участках. В луговых биотопах четко выраженное ядро доминантов отсутствует. Каждый участок характеризуется своим набором доминирующих родов. Исключением является род *Eudorylaimus*, который, благодаря своему высокому разнообразию и пластичности, имеет высокие значения обилия во всех луговых биотопах.

В трофической структуре как лесных, так и луговых нематоценозов доминирующее положение занимают нематоды-бактериотрофы, относительное обилие и численность которых достигают наибольших значений, по сравнению с остальными трофическими группами. В луговых биотопах, по сравнению с лесными, численность и относительное обилие микотрофов и паразитических нематод было выше. Это обусловлено, по всей видимости, более высокой долей микроскопических грибов в микробных сообществах почв и более разнообразным составом травянистой растительности.

### Глава 5. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕМАТОД В ПОЙМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

#### 5.1. Вертикальное распределение нематод в пойменных лесах

Как показали проведенные исследования, нематоды заселяют как лесные подстилки (горизонт А0, глубина 0-3(5) см), так и гумусоаккумулятивные горизонты (горизонт А1, глубина 3(5)-8(10) см). Основная масса нематод сосредоточена в органогенных горизонтах (горизонт А0), на что указывают значения коэффициента вертикального распределения (рис. 3). Здесь отмечено несколько большее количество родов нематод, чем в гумусоаккумулятивных горизонтах (рис. 4), особенно на ключевых участках, расположенных на повышенных элементах пойменных террас (ЛЕС1 и ЛЕС4). Переувлажнение аллювиальных почв обуславливает повышение концентрации нематод в лесных подстилках. Для почв межгрядных понижений (ЛЕС3 и ЛЕС6), где в гумусоаккумулятивных горизонтах сохраняются анаэробные условия и в послепаводковый период, характерны максимальные значения коэффициента вертикального распределения (рис. 3).

Органогенные горизонты (гор. А0) отличаются высокими значениями численности и относительного обилия представителей родов *Metataterocephalus* и *Teratocephalus*, гумусоаккумулятивные – родов *Paratylenchus* и *Heterodera*. Различия в вертикальном распределении трофических групп нематод, в основном, связаны с наличием пищевых ресурсов (Ferris, McKenry, 1976; Ingham et al., 1985). В почвах пойменных лесов не выявлено доминирующей во всех почвенных горизонтах группы нематод, хотя сле-

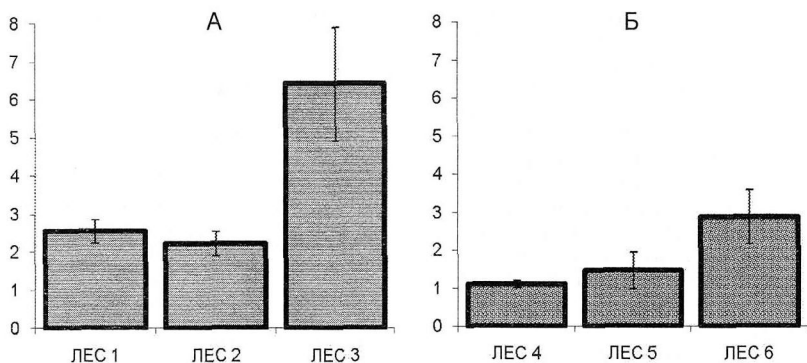


Рис. 3. Значения коэффициента вертикального распределения (Кв.р.) нематод в аллювиальных лесных почвах, формирующихся в долинах рек Печора (А) и Сыsола (Б). Условные обозначения как на рис. 1.

дует отметить довольно высокую долю в структуре нематоценозов бактериотрофов.

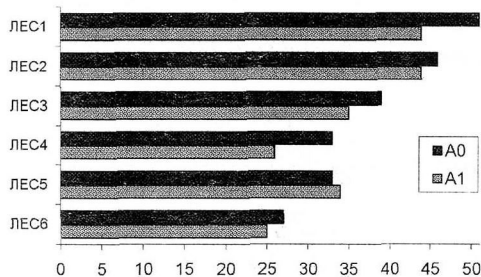


Рис. 4. Количество родов нематод в различных горизонтах аллювиальных лесных почв, формирующихся в долинах рек Печора и Сыsола.

Условные обозначения как на рис. 1.

Кроме того, на всех исследованных участках гумусоаккумулятивные горизонты (A1), по сравнению с лесными подстилками (A0), характеризуются более высокими значениями численности и относительного обилия нематод – паразитов растений, что вероятно связано с преимущественным распространением здесь корней травянистых растений. Аналогичная картина распределения паразитических нематод в почвенном профиле приводится в ряде других работ (Ferris and McKenry, 1976; Ingham et al., 1985).

## 5.2. Вертикальное распределение почвенных нематод в пойменных лугах

В почвах пойменных лугов численность нематод выше в дерновом горизонте, по сравнению с гумусоаккумулятивным. Аналогично пойменным лесам, в луговых ценозах возрастание влажности аллювиальных почв ведет к концентрированию нематод в верхних органогенных горизонтах почв (дерновой горизонт). Структура доминирования нематод в органогенных и минеральных горизонтах почв, формирующихся под пологом пойменных лугов, значительно отличается. Несмотря на то, что во всех горизонтах всех исследованных участков доминирующие позиции занимают представители рода *Eudorylaimus*, в дерновом горизонте на первое место выходит род *Aphelenchoides*, в гумусоаккумулятивном – роды *Tylencholaimus* и *Paratylenchus*. Приуроченность рода *Aphelenchoides* к дернине, а рода *Tylencholaimus* к горизонту A1, скорее всего, можно объяснить явлением конкуренции, так как представители данных родов принадлежат к одной трофической группе микротрофов. Распространение представителей рода

*Paratylenchus* преимущественного в минеральном горизонте (A1) связано с их питанием на корнях растений.

Соотношение трофических групп нематод отличается в зависимости от характера горизонта. В аллювиальной дерновой почве вершины гривы (ЛГУ1) в обоих горизонтах доминируют нематоды-бактериотрофы. По мере перехода от дернины к гумусоаккумулятивному горизонту снижается доля хищников и политрофов при возрастании доли микотрофов и паразитических нематод. В аллювиальной дерново-луговой почве центральной поймы (ЛГУ2) доля микотрофов и паразитов растений снижается, а политрофов – возрастает в минеральном горизонте A1, по сравнению с дерниной. В аллювиальной луговой почве межгрядного понижения (ЛГУ3) значительно выше обилие бактериотрофов в дернине, по сравнению с гумусоаккумулятивным горизонтом A1, для хищников и паразитов растений отмечена обратная картина.

В целом, вертикальное распределение нематод в почвах пойменных биотопов характеризуется общей тенденцией снижения их численности и разнообразия с глубиной, особенно в условиях умеренного климата. Многочисленными исследованиями (Чернов и др., 1973; Yeates, 1981; Ruess, 1995; Даниленко, 2000 и др.) показано, что максимальная численность и разнообразие нематод приурочены к верхнему 0-5 см слою почвы. Таким образом, основные процессы функционирования почв в целинных биотопах, связанные с жизнедеятельностью нематод, ограничены небольшим слоем в верхней части профиля, где сосредоточены основная масса органического вещества и корней травянистых растений. Присутствие нематод в глубоких слоях почв может быть обусловлено их вымыванием, заносом с почвенными частицами из верхних горизонтов или особенностями биологии отдельных видов, в частности, паразитических нематод.

### **5.3. Горизонтальное распределение нематод в пойменных экосистемах при переходе от одного типа биотопа к другому**

Горизонтальное распределение нематод изучали на примере долины среднего течения р. Печора (2010 г.) с помощью методов геостатистики (Ettema, Wardle, 2002; Покаржевский и др., 2007). Для этой цели были выделены три участка. Участок № 1, площадь 100×20 м, расположен в центральной части поймы, в 450 м от русла реки Печора, занимает участок разнотравно-щучкового луга (аллювиальная луговая почва), хвойно-мелколиственного леса (аллювиальная лугово-лесная почва) и разнотравно-злакового луга (аллювиальная дерново-луговая почва). Условно разделен на две луговые зоны и зону леса. Участок № 2, площадь 50×20 м, занимает участок перехода от разнотравно-злакового луга (аллювиальная дерново-луговая почва) к парковому ивняку разнотравному (аллювиальная луговая почва), в 400 м от русла реки. Условно разделен на зону луга и ивняка. Участок № 3, площадь 50×20 м, расположен в прирусловой части поймы в 200 м от русла реки, включает участок красноовсянично-разнотравного луга (аллювиальная дерновая почва) и ивняка разнотравного, занимающего склон гривы, переходящей в межгрядное старичное понижение (плывальная дерновая и аллювиальная луговая почвы). Выделена зона луга и ивняка.

На каждом участке отобрано по 125 почвенных проб объемом 75 см<sup>3</sup> с глубины 0-3 см, из них 100 – регулярным методом (пять рядов по 20 проб) и 25 – случайным образом на площади всего участка. Статистическая обработка проведена при помощи программного пакета Vesper 1.6, построение карто-схем – ArcMap 9. Как показали проведенные исследования, нематоды на исследованных участках распределены неравномерно, на что указывает индекс Мориситы (Im), значения которого выше 1. На участке № 1 в луговых зонах значения индекса агрегированности (Im) составляют 1.24 и 1.25, в лесной зоне – 1.82. Для зоны леса отмечена более ярко выраженная контрастность в распределении численности нематод (рис. 5), что свиде-

тельствует об увеличении степени их агрегированности в почве лесного биотопа по сравнению луговыми. На участке № 2 (рис. 6) зона ивняка отличается от зоны луга большим значением степени агрегированности и меньшей численностью нематод. На участке № 3 (рис. 7) для зоны ивняка отмечены меньшие значения индекса Мориситы ( $I_m$ ), по сравнению с зоной луга, и незначительные различия в численности нематод. Такая картина, обусловлена, по всей видимости, небольшой площадью ивняка, выделенного на участке №3 для обследования. В зоне луга выявлено два четко выраженных участка повышенной плотности нематод, которые соответствуют пониженным элементам рельефа прирусловой части поймы (рис. 7).

На неравномерность пространственного распределения почвенных нематод указывают многие авторы (Robertson, Freckman, 1995; Rossi et al., 1996; Klironomos, 1999; Ettema, Wardle, 2002). В пойме р. Печора на всех исследованных участках отмечена значительная агрегированность нематод. Ее интенсивность определяется характером фитоценоза и особенностями рельефа пойменной террасы. Так, отмеченное возрастание агрегированности нематод в зонах леса и в ивняковых зарослях на исследованных участках связано с расположением деревьев, образующих вокруг себя пятна по-

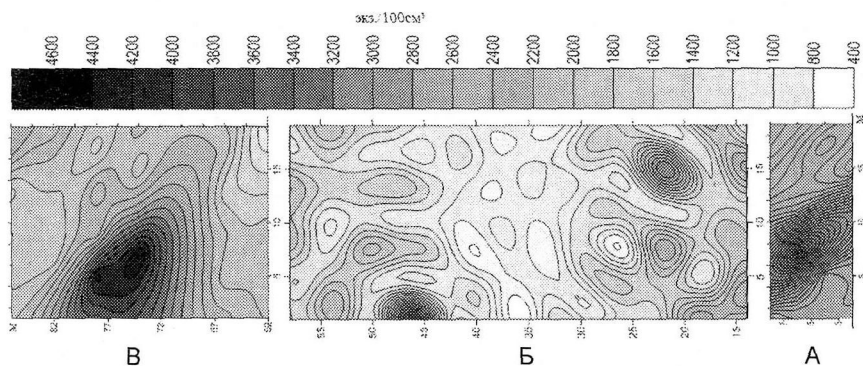


Рис. 5. Картограмма пространственного распределения нематод на участке № 1: А, В – зона луга; Б – зона леса.

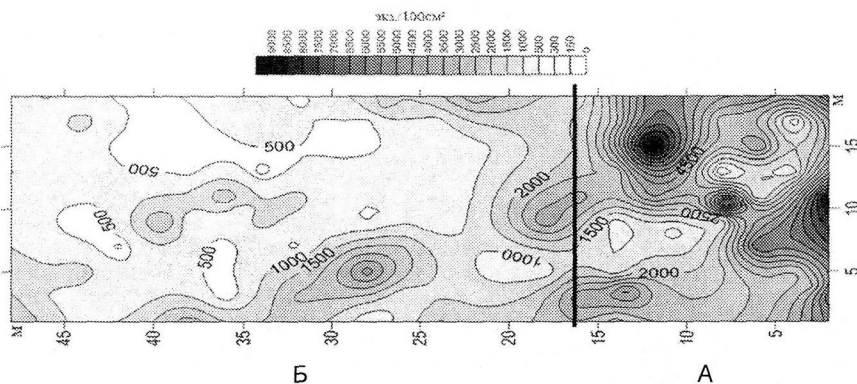


Рис. 6. Картограмма пространственного распределения нематод на участке № 2: А – зона луга; Б – зона ивняка.

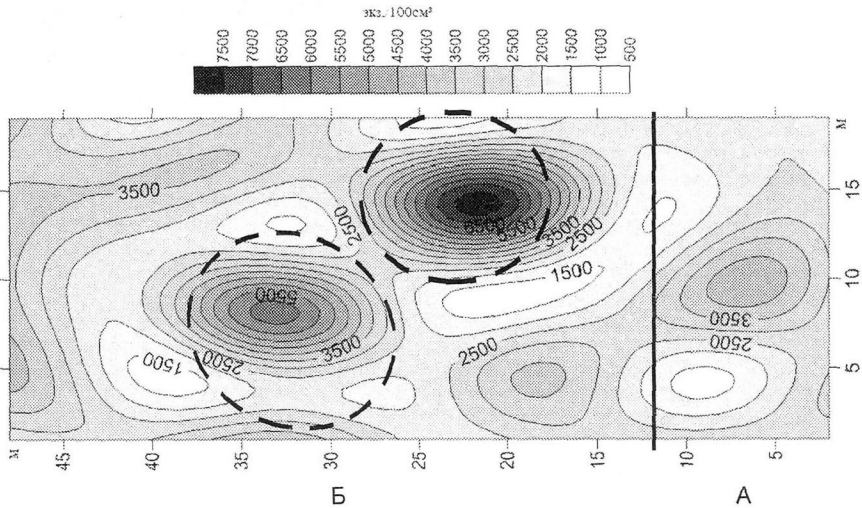


Рис. 7. Картограмма пространственного распределения нематод на участке № 3: А – зона ивняка; Б – зона луга; пунктирной линией отмечены понижения рельефа.

вышенной плотности нематод на расстоянии до 1 м от ствола (Klironomos, 1999). Пространственное распределение почвенных организмов может быть неоднородным даже при относительной однородности участка (Покаржевский и др., 2007). На агрегированность нематод в луговых ценозах может оказывать существенное влияние микро- и мезорельеф поймы, с которым связано перераспределение тепла и влаги, различия в параметрах влажности и температуры почвы, а также концентрации растительности (Wasilewska, 1970). Это хорошо иллюстрирует распределение нематод на участке №3, где выделяется два участка их повышенной плотности, соответствующие двум значительным понижениям на территории прирусловой части поймы. Таким образом, для горизонтального распределения нематод в пределах пойменной террасы долины р. Печора характерна их значительная агрегированность в зонах леса и ивняковых зарослей, по сравнению с луговыми сообществами.

## Глава 6. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД

Сезонную динамику структуры населения почвенных нематод исследовали на примере пойменных лесов долины р. Печора (2009-2010 гг.). Для оценки вариабельности использовали такие показатели как кратность варьирования, коэффициент вариации и индекс стабильности. Они широко применяются для описания вариабельности сообществ коллембол (Кузнецова, 2004, 2007). Учитывая, что нематоды относятся к той же размерной группе, нами была сделана попытка применить эти показатели в данных исследованиях.

Специфика экологических условий пойменных экосистем, в частности ежегодное затопление тальми водами, должны отражаться на функционировании почвенной биоты. Однако флуктуации численности нематод в течение сезона на всех исследованных участках носили весьма умеренный

характер, на что указывают рассчитанные значения коэффициента вариации (39-66%) и индекса стабильности (0.43-0.61). Вероятно, это связано со значительной устойчивостью нематод к временному воздействию различных факторов. Следует отметить, что в глубоком межгрядном понижении (ЛЕС3), в связи с его длительным затоплением, флуктуирование доминирующих родов и отдельных трофических групп нематод было значительно выше, чем на остальных участках (табл. 1). Все многообразие динамики численности нематод можно свести к трем основным типам: стабильный, волнообразный и пикообразный (Шестеперов, 1995). Сезонные флуктуации нематод, имеющие место в почвах пойменных лесов, занимающих высокую гряду (ЛЕС1) и выровненный участок поймы (ЛЕС2), можно отнести к волнообразному типу динамики, который характеризуется увеличением численности в течение какого-то времени, стабилизацией и последующим ее снижением, при наличии определенной периодичности. Изменения численности нематод в почве межгрядного понижения (ЛЕС3), скорее всего, будут относиться к пикообразному типу, так как имеют место подъемы и спады численности без четко выраженной фазы стабилизации.

Среди постоянно доминирующих родов выделяются как стабильные, численность которых в течение сезона слабо изменяется, так и лабильные, численность которых значительно флуктурует. Наиболее стабильны роды *Tripyla* и *Eudorylaimus*. Они имеют значения по с-р шкале 3 и 5, что характеризует их как нематод с невысокой скоростью размножения и довольно длинными жизненными циклами, в связи с чем их численность изменяется слабо. Тогда как роды *Filenchus* и *Plectus* отличаются высокой лабильностью и имеют значение 2 по с-р шкале, что позволяет отнести их к R-стратегам и объясняет значительные флуктуации численности представителей этих двух родов в пойменных экосистемах.

Причинами сезонных изменений могут быть как абиотические, так и биотические факторы (Jones, Kempton, 1978; Norton, 1978; Хотько и др., 1982; Шестеперов, 1985; Соловьева, 1986; Hanel, 1994; Шестеперов, 1995). Проведенный множественный регрессионный анализ показал значимое влияние температуры воздуха, осадков и влажности почвы на сезонные

Таблица 1

Кратность варьирования некоторых статистических и экологических показателей, характеризующих сообщества нематод в пойменных лесах бассейна р. Печора

Показатель	Ключевой участок		
	ЛЕС1	ЛЕС2	ЛЕС3
Доля постоянных доминантов	2-24	3-43	11-281
Доля трофических групп	2-20	3-12	3-71
Микотрофы	8.5	5.4	40
Ассоциированные с растением	13.5	11.1	31.6
Хищники	2.0	3.6	9.0
Полиграфы	3.2	3.6	12.0
Бактериотрофы	10.4	8.9	3.4
Паразиты	19.9	11.4	71.0
Общая численность	6.7	3.2	4.9
Индекс Шеннона	1.2	1.2	1.7
Индекс Мориситы	1.6	1.2	1.7

Примечание: для постоянных доминантов и жизненных форм указан диапазон колебаний признака. Условные обозначения как на рис. 1.

**Результаты множественного регрессионного анализа  
влияния абиотических факторов на численность нематод  
(значения коэффициента бета)**

	Осадки	Температура	Влажность почвы	R <sup>2</sup>
ЛЕС1	<b>-0.28</b>	<b>-0.39</b>	<b>0.51</b>	0.45
ЛЕС2	0.08	<b>-0.23</b>	<b>0.48</b>	0.37
ЛЕС3	0.02	-0.07	<b>0.58</b>	0.31

*Примечание:* жирным шрифтом выделены достоверные значения ( $p < 0.05$ ). Условные обозначения как на рис. 1.

флуктуации нематод в почвах пойменных лесов долины р. Печора. Из учтенных факторов наибольшее положительное значение на нематод оказывает уровень увлажнения почвы (табл. 2). Влияние количества выпадающих осадков носит, скорее всего, опосредованный характер через измененные степени увлажнения почвы, которая, в свою очередь, зависит от особенностей паводкового режима, уровня залегания грунтовых вод и температуры воздуха, влияющей на испарение с поверхности почвы. Влияние температуры воздуха имеет отрицательный характер (табл. 2) и статистически достоверно только для участков леса, занимающих вершину гривы (ЛЕС1) и выровненный участок поймы (ЛЕС2).

Флуктуации общей численности нематод несколько отличаются по годам и по участкам, однако среди них можно выделить общие тенденции. Так для аллювиальных дерново-лесных почв вершины гривы (ЛЕС1) и лугово-лесных почв выровненного участка поймы (ЛЕС2) отмечены два подъема численности, которые в основном приурочены к началу и концу вегетационного периода. Снижение численности в августе обусловлено повышением температуры воздуха и снижением степени увлажнения почвы.

Численность трофических групп нематод в течение вегетационного периода также подвержена колебаниям. Наиболее стабильны политрофы и хищники, что обусловлено их биологией. Эти группы нематод относятся, в основном, к К-стратегам с длинной продолжительностью жизни, низким уровнем воспроизводства и метаболической активности. Значительным колебаниям численности подвержены бактериотрофы, паразитические нематоды, а также нематоды, ассоциированные с растениями.

## Глава 7. ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ НА КОМПЛЕКС ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД

Влияние почвенных факторов на сообщества нематод исследовано на примере долины р. Печора. На ключевых участках пойменных лесов (ЛЕС1 – ЛЕС2 – ЛЕС3) в течение вегетационного периода 2009 г. отобраны 81 проба (по 27 с каждого участка) для выделения и идентификации нематод и 81 – для проведения физико-химических анализов почв. Учитывали следующие показатели: полевую влажность почв, содержание углерода водорастворимых органических веществ ( $C_{\text{ВОВ}}$ ) и pH почвенной среды (показатели в наибольшей степени влияющие на жизнедеятельность почвенной микробиоты). Диапазон значений учтенных параметров приведен в табл. 3. Оценку влияния данных факторов на нематод осуществляли с использованием множественного пошагового регрессионного анализа, который позволяет оценить эффект влияния нескольких признаков или факторов на переменную.

Таблица 3

**Диапазон значений  
почвенных параметров  
на участках пойменных лесов  
долины р. Печора**

Фактор	Значение		
	среднее	min	max
Полевая влажность, %	57	23	95
pH	4.79	4.13	5.47
C <sub>ов</sub> , мг/100 г	240	110	410

В результате проведенного анализа для различных родов нематод и их трофических групп получены регрессионные модели, отражающие количественную зависимость плотности их населения от влажности почвы, содержания органического углерода и pH (табл. 4).

Из учтенных факторов влияние pH среды на ассоциированных с растениями нематод оказалось статистически не достоверным, в то время как плотность населения данной группы обратно пропорциональна влажности и прямо пропорциональна концентрации органического углерода. При этом коэффициент детерминации данной модели ( $R^2 = 0.19$ ) указывает на то, что она объясняет около 19% разброса значений. Для политрофов статистически значимым является только влияние кислотности почвы: политрофы предпочитают менее кислые условия. На группу па-

Таблица 4

**Результаты множественного пошагового регрессионного анализа  
(коэффициент бета) влияния некоторых факторов  
на различные роды и трофические группы нематод**

Трофическая группа, род	Влажность, %	C <sub>ов</sub> , мг/100 г	pH	F-отношение	P	R <sup>2</sup>
Ассоциированные с растениями	<b>-0.31</b>	<b>0.23</b>	-	$F_{3,75} = 5.87$	0.00116	0.19
Политрофы	-	-	<b>0.33</b>	$F_{1,77} = 9.74$	0.00253	0.11
Паразиты растений	<b>-0.35</b>	0.18	-	$F_{3,75} = 5.59$	0.00161	0.18
<i>Ditylenchus</i>	-	<b>0.25</b>	-	$F_{1,77} = 5.08$	0.02697	0.06
<i>Filenchus</i>	<b>-0.25</b>	-0.18	<b>-0.25</b>	$F_{3,75} = 4.66$	0.00481	0.16
<i>Malenchus</i>	<b>-0.30</b>	0.16	-	$F_{2,76} = 5.04$	0.00873	0.12
<i>Tobrilus</i>	<b>0.46</b>	-	-	$F_{1,77} = 21.14$	0.00001	0.22
<i>Clarcus</i>	<b>-0.23</b>	0.18	<b>-0.21</b>	$F_{3,75} = 4.07$	0.00971	0.14
<i>Prionchulus</i>	<b>-0.23</b>	-	0.17	$F_{2,76} = 3.35$	0.04028	0.08
<i>Miconchus</i>	<b>-0.37</b>	-	-	$F_{1,77} = 12.30$	0.00075	0.14
<i>Mononchus</i>	<b>0.24</b>	-	-	$F_{1,77} = 4.80$	0.03138	0.06
<i>Dorylaimus</i>	<b>0.44</b>	-	0.17	$F_{2,76} = 11.60$	0.00004	0.23
<i>Mesodorylaimus</i>	-	-0.15	<b>0.26</b>	$F_{2,76} = 3.77$	0.02733	0.09
<i>Eudorylaimus</i>	<b>-0.39</b>	0.10	0.17	$F_{3,75} = 5.74$	0.00136	0.19
<i>Metateratocephalus</i>	0.21	-	<b>-0.24</b>	$F_{2,76} = 4.12$	0.01988	0.10
<i>Eumonhystera</i>	<b>0.32</b>	-	-	$F_{1,77} = 8.73$	0.00415	0.10
<i>Cephalobus</i>	-0.16	-	<b>0.29</b>	$F_{2,76} = 4.53$	0.01377	0.10
<i>Chiloplacus</i>	<b>-0.29</b>	<b>0.26</b>	0.15	$F_{3,75} = 5.04$	0.00307	0.17
<i>Cervidellus</i>	-0.20	-	<b>0.30</b>	$F_{2,76} = 5.29$	0.00002	0.12
<i>Acrobeloides</i>	<b>-0.35</b>	<b>0.28</b>	0.13	$F_{3,75} = 6.60$	0.00051	0.21
<i>Alaimus</i>	-	<b>-0.25</b>	-	$F_{1,77} = 5.06$	0.02722	0.06
<i>Prismatolaimus</i>	<b>0.28</b>	<b>-0.21</b>	0.18	$F_{3,75} = 4.84$	0.00524	0.16
<i>Paratylenchus</i>	<b>-0.33</b>	-	-	$F_{1,77} = 9.73$	0.00255	0.11
<i>Heterodera</i>	<b>-0.29</b>	0.19	-	$F_{2,76} = 5.32$	0.00684	0.12
<i>Helicotylenchus</i>	-	<b>0.26</b>	-0.12	$F_{2,76} = 3.60$	0.03202	0.09

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные значения при  $p < 0.05$ ; F – критерий Фишера; p – уровень значимости; R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации множественной регрессии.



разитических нематод оказывает достоверное влияние только влажность почвы, которая носит отрицательный характер. Для остальных трофических групп нематод достоверных связей с отмеченными факторами не установлено (табл. 4).

В основном на рассмотренные роды нематод достоверное влияние оказывает влажность почв, при этом регистрируются как положительные, так и отрицательные реакции. Роды *Tobrilus*, *Mononchus*, *Dorylaimus*, *Eumonhystra* и *Prismatolaimus* прямо пропорционально реагируют на увеличение степени увлажнения почвы, модели описывающие реакции данных родов (за исключением рода *Mononchus*) характеризуются наиболее высокими коэффициентами детерминации (0.19-0.23). Такая реакция связана с тем, что представители данных родов относятся к влаголюбивым нематодам, обитающим преимущественно в пресных водоемах и сильно переувлажненных почвах. В связи с этим их численность сильно возрастает с увеличением влажности почвы. Из родов испытывающих отрицательное влияние увлажнения следует отметить *Filenchus*, *Eudorylaimus* и *Acrobeloides*. Полученные нами данные согласуются с данными литературы, свидетельствующими о значительном влиянии влажности почвы на сообщества нематод (Noy-Meir, 1974; Sohlenius, Bostrom, 2001; Bakonyi, Nagy, 2007). Для большинства родов нематод, обитающих в аллювиальных лесных почвах, формирующихся в пойме р. Печора, характерна отрицательная реакция на возрастание влажности почв, что также хорошо согласуется с данными литературы (Bakonyi, Nagy, 2000).

Согласно результатам множественного регрессионного анализа для пяти родов отмечено значимое влияние содержания углерода водорастворимых органических соединений, однако, регрессионные модели для родов *Ditylenchus*, *Alaimus*, *Helicotylenchus* имеют низкие значения коэффициента детерминации. Роды *Mesodorylaimus*, *Cephalobus* и *Cervidellus* положительно реагировали на возрастание значений pH среды, роды *Filenchus* и *Clarcus* – отрицательно.

## ВЫВОДЫ

1. Выявлен таксономический состав почвенных нематод пойменных экосистем подзон средней и северной тайги Республики Коми, включающий 60 родов, из которых – 16 являются новыми для региона. В почвах пойменных лесов обнаружено 59 родов: 52 – в средней тайге и 57 – северной. В почвах пойменных лугов северной тайги отмечено 55 родов нематод. Основу структуры нематоценозов составляют представители семейств Serpharobidae и Tylenchidae. Большинство родов являются бактериотрофами, на их долю приходится около 44% всего населения.

2. В пойменных осиново-березовых лесах с увеличением степени увлажнения почв происходит снижение общей численности нематод, таксономического разнообразия и относительного обилия родов *Filenchus*, *Plectus*, *Rhabditis*, *Acrobeloides*, *Tylencholaimus*, увеличение относительного обилия родов *Tripyla*, *Tobrilus*, *Dorylaimus*, что может свидетельствовать о разнонаправленном влиянии степени увлажнения на различные роды нематод. В пойменных лугах увеличение влажности почв приводит к снижению относительного обилия родов *Plectus*, *Acrobeloides* и увеличению – *Tripyla*. Роды *Dorylaimus* и *Tobrilus* являются индикаторами переувлажненных лесных почв.

3. Наиболее таксономическое разнообразие и максимальная численность нематод в пойменных биотопах характерны для верхних горизонтов аллювиальных почв. В органогенных горизонтах доминируют представители родов *Metateratocephalus*, *Teratocephalus* и *Aphelenchoides*, в минеральных – представители родов *Paratylenchus*, *Heterodera* и *Tylencholaimus*. Горизонтальное распределение нематод характеризуется значительной степенью агрегированности, которое определяется преимущественным влиянием древесной растительности.

4. Колебания численности нематод в течение вегетационного сезона в пойменных лесах долины р. Печора относятся к волнообразному или пикообразному типу с умеренными флуктуациями в зависимости от степени увлажнения почвы. Наиболее нестабильные условия складываются в почвах межгрядных понижений, что обусловлено длительностью периода затопления, поэтому степень флуктуаций доминирующих родов и отдельных трофических групп здесь значительно выше. Среди постоянных доминантов выделяются стабильные (*Tripyla* и *Eudorylaimus*) и лабильные (*Filenchus* и *Plectus*) роды, что связано с их различной жизненной стратегией. Из трофических групп наименьшие флуктуации численности свойственны хищникам и политрофам, наибольшие – паразитическим формам нематод, ассоциированным с растениями нематодам и бактериотрофам.

5. Достоверное влияние на различные роды нематод в условиях пойменных лесов оказывают влажность почвы, содержание углерода водорастворимых органических соединений и рН почвенной среды. Для большинства рассмотренных родов характерно отрицательное влияние степени увлажнения почвы, в то время как для родов *Tobrilus*, *Dorylaimus*, *Eumonhystera* и *Prismatolaimus* отмечена обратная картина. Представители родов *Mesodorylaimus*, *Cephalobus* и *Cervidellus* положительно реагируют на возрастание значений рН среды, а *Filenchus* и *Clarcus* – отрицательно.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### В изданиях, рекомендованных ВАК:

Кудрин А.А., Лаптева Е.М., Долгин М.М. Комплекс почвенных нематод в пойменных лесах долины р. Печора // Теоретическая и прикладная экология. 2011. № 2. С. 75–83.

Кудрин А.А., Лаптева Е.М., Долгин М.М. Почвенные нематоды пойменных лугов долины р. Печора // Изв. Самарского НЦ. 2011. Т. 13, №1. С. 1119-1124.

Кудрин А.А. Структура населения нематод в градиенте влажности пойменных осиново-березовых лесов Республики Коми // Изв. ПГПУ им. Беллинского. 2011. №25. С. 358-363.

### В прочих изданиях:

Кудрин А.А. Почвенные нематоды пойменных экосистем среднего течения р. Печора // Материалы докл. Всеросс. молодежн. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2009. С. 108-109.

Кудрин А.А. К вопросу о структуре нематодных сообществ в почвах пойменных экосистем Севера // Материалы докл. междунар. конф. по лесному почвоведению «Продуктивность и устойчивость лесных почв». Петрозаводск, 2009. С. 205-206.

Кудрин А.А. Почвенные нематоды пойменного хвойно-мелколиственного леса бассейна реки Печора // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докл. XVII Всерос. молодежн. конф. Сыктывкар, 2010. С. 98-101.

Кудрин А.А., Лаптева Е.М., Долгин М.М. Влияние некоторых параметров среды на комплекс почвообитающих нематод пойменных лесов // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Сб. науч. статей. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 69-71.

Лаптева Е.М., Колесникова А.А., Таскаева А.А., Виноградова Ю.А., Дегтева С.В., Кудрин А.А., Хабибуллина Ф.М. Биотический комплекс аллювиальных лесных почв таежной зоны // Экологические функции лесных почв в естественных и нарушенных ландшафтах (памяти проф. В.В. Никонова): Материалы IV Всерос. науч. конф. с международным участием. Ч. 1. Апатиты: Изд. Кольского НЦ РАН, 2011. С. 33-37.

10

Лицензия № 19-32 от 26.11.96 г. КР 0033 от 03.03.97 г.

Тираж 100

Заказ 02(12)

---

Информационно-издательский отдел  
Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН  
167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28