

ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ НЕМАТОД ЯЛИНИ У ПЕРВИННИХ ЕКОСИСТЕМАХ

Медведєва Ірина Володимирівна

провідний інженер відділу охорони природних екосистем
Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів, Україна
ORCID: 0000-0002-5893-0708
medvedeva.iruna@gmail.com

Козловський Микола Павлович

доктор біологічних наук
Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів, Україна

На основі вивчення структурно-функціональної організації нематодних угруповань первинних екосистем можна 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, а також співвідношення трофічних груп. Це забезпечує цілісність і стійкість біогеоценозів. Тому такі угруповання мають значну біоіндикаційну роль. Дослідження проводили в межах Національного природного парку «Сколівські Бескиди». Еталонною ділянкою був обраний мішаний буковий ліс. Протягом двох років відбирали зразки підстилки та ґрунту під кронами ялини. Виділяли нематод з ґрунту за допомогою методу Бермана на приладі Кемпсона. Для визначення видової приналежності користувалися індексами Де Мана. Користуючись поділом нематод на трофічні групи за Г. Йтсом, вираховували частку кожної з них у підстилці та ґрунті.

Чисельність нематод у підстилці збільшується від верхнього горизонту до гумусового. У свіжоопалому листі найменше різноманіття нематод (горизонт L). У 2014 і 2015 роках у верхньому горизонті підстилки у різні пори року зосереджено від 22 до 28 %, ферментативному від 30 до 35 %, а гумусовому від 38 до 47 % загальної чисельності фітонематод. В трьох горизонтах підстилки найбільша чисельність всеїдних нематод, частка яких становить приблизно дві третини всього угруповання з найбільшою кількістю влітку. Частка хижих нематод навесні і восени становить приблизно 10 %, а влітку збільшується до 15 %. Бактеріофаги навесні становлять близько 18 %, влітку – 25 %, а восени – 22 %, з переважанням їх у F-горизонті підстилки. Частка грибоїдних у всіх горизонтах підстилки становить приблизно 5 %, з переважанням загальної чисельності цієї трофічної групи у ферментному горизонті.

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*. Отримані нами результати пізніше були використані для порівняння змін у нематодних угрупованнях у похідних екосистемах.

Ключові слова: структурно-функціональна організація, корінна екосистема, нематодний комплекс, трофічна група.

DOI: <https://doi.org/10.32845/agrobio.2020.2.4>

Вступ. Нематодні угруповання можуть служити індикатором трансформацій екосистем (Bongers, 1999). Французькі дослідники використали індекс структур нематодних угруповань для оцінки трансформованості орних полів, беручи за еталон природні екосистеми (дубовий ліс та маквісові чагарники) на південному заході Франції (Jackson, et al., 2019). Нематоди є численною групою організмів. Вони заселяють усі горизонти підстилки та ґрунт по всій глибині вкорінення дерев. Відомо, що нематоди заселяють ґрунтові пори, заповнені водою, водяні плівки та усю товщу підстилки (Busse et al., 2019). Проте вони є малодослідженою групою організмів, про що свідчать результати дослідження нематодних угруповань в Атлантичному лісі на півдні Бразилії, де було виявлено значну кількість нових, все ще неохарактеризованих нематод ґрунтової біоти (Müller et al., 2019).

Зазвичай, при дослідженні впливу наслідків буревіїв на екосистеми, більше уваги приділяли вивченню представників флори, а не ґрунтової біоти. Проте, її реакція на зміни, спровоковані зовнішніми збурювальними чинниками, не менш важлива. Результати досліджень показують, що метаболічна активність функціональних груп нематод реагувала на порушення екосистем. Особливо чутливими до змін є нематоди

лісових екосистем з добре розвиненою підстилкою та гумусом. (Renc et al., 2019). Отже, вплив середовища та зовнішніх чинників також має вагомий вплив на активність нематод (Ruehle, 1965).

Японськими вченими підтверджено вплив температури на розвиток *Bursaphelenchus xylophilus* при дослідженні на стійких та нестійких до захворювання породах сосни. Встановлено, що для розвитку захворювання стійких порід необхідні були вищі температури (Iki et al., 2020). Зараження нематодами внаслідок експорту деревини турбувало і американських дослідників. Описано первинну та вторинну передачу *B. xylophilus*. Проведено огляд останніх досліджень щодо захворюваності, контролю та ризиків нематоди соснової деревини та її переносників в експортованій продукції хвойних порід (Dwinell & Nickle, 2009).

Просторовий розподіл та чисельність видів нематод у лісах відображає тип та родючість ґрунту, потужність підстилки, що свідчить про їх високу біоіндикаційну роль (Yeates, 2007). Раніше подібні дослідження проводились у Пернамбуко (Бразилія) на території Бразильського атлантичного лісу. Також було проведено аналіз сезонної динаміки

нематод ґрунту (Cardoso et al., 2016). Детальне вивчення просторового розподілу, формування фітонематодних угруповань та їх взаємодії з іншими організмами може бути фундаментальним для розробки біологічних методів боротьби з рослинотними формами. Використання грибів, які мають пристосування до відловлювання нематод і мають здатність до захоплення, описані у працях С. Ронга разом із співавторами (Rong, et al., 2020). Доцільним також є вивчення взаємодії нематод з іншими ґрунтовими організмами, порівняння їх у порушених та у природних екосистемах (Kavitha, et al., 2020).

Важливим напрямом наукової роботи є дослідження структури нематодних угруповань лісових екосистем для боротьби із шкідниками у лісових розсадниках, шляхом застосування ентомопатогенних нематод (Zapałowska & Skwiercz, 2018). Бразильські вчені досліджували взаємозв'язок дощових черв'яків з нематодами, які вважають доцільним використання цих зв'язків у біотичних методах боротьби із фітопаразитичними видами нематод (Dionisio et al., 2018). Індійські дослідники акцентували увагу на проблемі експорту зараженої деревини в Азію, наголошуючи на тому, що це може створити серйозний карантинний ризик поширення рослинотних видів. Види роду *Pratylenchus*, *Xiphinema* та деякі інші спричиняють всихання дерев протягом п'яти років, а такий вид, як *B. xylophilus* знищує дерево протягом року. Високий вміст органіки, достатня вологість та помірна температура лісових ґрунтів з різноманітною флорою створюють сприятливі умови для виживання нематод у лісових екосистемах (Khan, 2012). Для Китайських дослідників виявлення видів роду *Aphelenchoides* та *Acrobeloides* стали індикаційною ознакою поступового відновлення лісів на деградованих карстових ґрунтах. Оскільки нематоди заселяють усі типи ґрунтів і утворюють в них домінуючу групу організмів, їх угруповання є біологічними показниками здоров'я ґрунту (Hu et al., 2016).

Раніше у Сколівських Бескидах переважали мішані букові ліси. Зараз значну частину територій цих лісів займають штучно створені монодомінантні ялинники, які є не стійкими до нових умов зростання, у зв'язку з чим вони почали масово всихати. Подібна ситуація у результаті антропогенного навантаження у бескидському регіоні склалася у Моравії (Чехія), де мішані ліси з переважанням субформацій бука лісового (*Fagus sylvatica* L.) та ялиці (*Abies alba* Mill.) були замінені на мононасадження ялини європейської (*Picea abies* (L.) H. Karst.). Дослідження проводили у різновікових лісах для встановлення ступеня деградованості похідних екосистем. Результати підтвердили, що у молодих ялинових насадженнях віком 5–9 років була найбільша біомаса нематод, яка зменшувалась із збільшенням віку ялини (Hanel, 1994). Отже, детальне вивчення структури та функціонування фітонематодного комплексу корінних екосистем є актуальним і у подальшому дасть змогу оцінити їх зміни під впливом антропогенної діяльності, що може стати базою для з'ясування проблем боротьби зі шкідниками за участі нематод.

Матеріали і методи досліджень. Для з'ясування причин в'янення ялини проведено дослідження співвідношення трофічних груп у нематодних комплексах ґрунту і

підстилки та відстежено їх сезонну динаміку в умовно первинній (ялиново-ялицева бучина) та в антропогенно трансформованих (монодомінантні ялинники) екосистемах, прийнявши мішаний буковий ліс за еталонну дослідну ділянку. Отже, для дослідження було обрано три ділянки (одну контрольну і дві дослідні) у межах НПП Сколівські Бескиди, який розташований у північно-східній частині Українських Карпат.

Ділянка Гл 1 – ДП Головецьке ЛГ Славського ДЛГ, вологий мезотрофний ялинник віком 70–80 років (*Piceetea*) (похідна екосистема).

Ділянка Гл 4 – ДП Головецьке ЛГ Славського ДЛГ, вологий мезотрофний ялинник віком 60–70 років (*Piceetea*) (похідна екосистема).

І контрольна ділянка Бт 1 – ДП Бутивланське ЛГ НПП «Сколівські Бескиди», волога мезотрофна ялиново-ялицева бучина (*Piceeto-(Abieto)-Fageta*) віком 90–100 років.

В даній роботі представлено результати досліджень фітонематодних угруповань підстилки цих екосистем. Розкладання підстилки є основною складовою кругообігу поживних речовин у лісових екосистемах. Чисельність нематод та їх видова різноманітність залежить від типу підстилки. Зазначено, що субстрат з опадів хвойних порід був більш заселений рослинотними видами, ніж мішаний листяний (Huang et al., 2020). Впродовж двох вегетаційних періодів відбирались зразки ґрунту на трьох дослідних ділянках з шарів глибиною 0–5 см, 10–15 см, 20–25 см та підстилки горизонтів L, F та H під кронами ялини у п'ятикратній повторюваності. Дослідження проводили за методиками А. Парамонова та Н. Суменкової (Paramonov, 1952; Sumenkova, 1978). Нематод з ґрунту та підстилки виділяли за методом Бермана на приладі Кемпсона. Німецькі дослідники також віддають перевагу використанню методу Бермана, який дає більше ніж на 90 % ефективності вилучення нематод, на відміну від методу Кобба (Moser & Frankenbach, 2009). Видову приналежність визначали, користуючись систематичними довідниками за П. І. Нестеровим (Nesterov, 1988), а також користуючись працями В. Г. Губіної (Gubina, 1982). Користуючись поділом нематод на трофічні групи за Г. Ййтсом (Yeates, 1979), вираховували частку кожної з них у ґрунті та підстилці.

Результати. Основна кількість видів фітонематод зосереджена у верхньому 5-сантиметровому шарі ґрунту, із збільшенням глибини їх кількість зменшується (Kozłowsky, 2009). У підстилці ж, навпаки, чисельність нематод збільшується від верхнього горизонту до гумусового. У свіжоопалому листі найменше різноманіття нематод (горизонт L). У 2014 і 2015 роках у верхньому горизонті підстилки у різні пори року зосереджено від 22 до 28 %, ферментативному від 30 до 35 %, а гумусовому від 38 до 47 % загальної чисельності фітонематод.

На рисунку 1 відображено частку різних трофічних груп нематод в угрупованні, виражену у відсотках, у верхньому горизонті підстилки контрольної ділянки. Рослинотні форми займають 3,7 %, грибоїдні – 0,7 %, бактеріоїдні – 25 %, хижі – 10,4 % і всеїдні – 59,9 % від загального угруповання L-горизонту підстилки упродовж різних періодів вегетації (весна, літо, осінь). Таке співвідношення трофічних груп свідчить про збережену природну структуру нематодного комплексу.

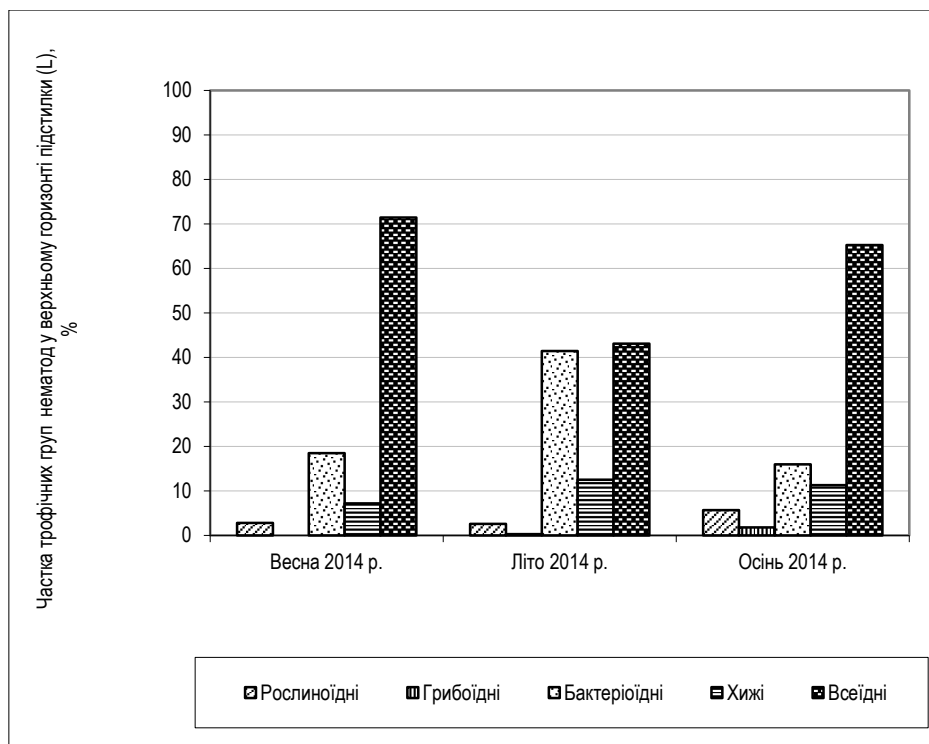


Рис. 1. Частка трофічних груп нематод у верхньому горизонті підстилки (L), % на контрольній ділянці Бт1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь).

У ферментному горизонті підстилки, як і у верхньому, переважають всеїдні та бактеріоїдні трофічні групи нематод (рис. 2). Рослиноїдні форми займають 1,4 %, грибоїдні – 3,7 %, бактеріоїдні – 20,7 %, хижі – 15,3 % і всеїдні – 58,9 %

від загального угруповання протягом трьох досліджуваних сезонів (весна, літо, осінь). Загальна чисельність фітонематод у середньому горизонті підстилки є більшою, ніж у верхньому.

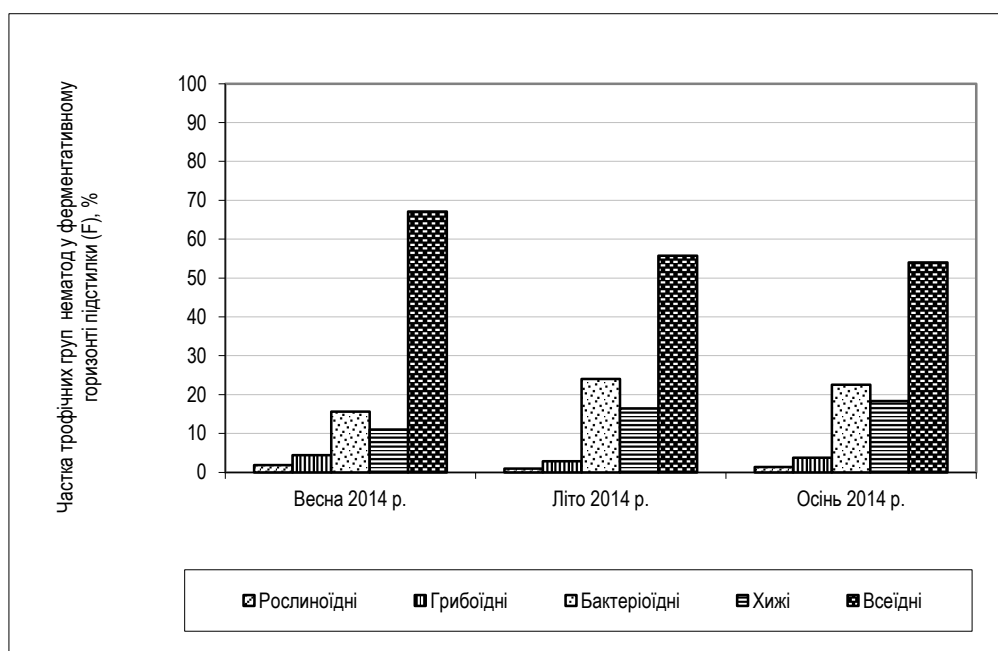


Рис. 2. Частка трофічних груп нематод у ферментному горизонті підстилки (F), % на контрольній ділянці Бт1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь).

Н – горизонт підстилки характеризується переважанням всеїдних та бактеріоїдних трофічних груп (рис. 3). Рослиноїдні форми займають 1,2 %, грибоїдні – 2,2 %, бактеріоїдні

– 19,4 %, хижі – 9,7 % і всеїдні – 67,5 % від загального угруповання протягом трьох досліджуваних сезонів.

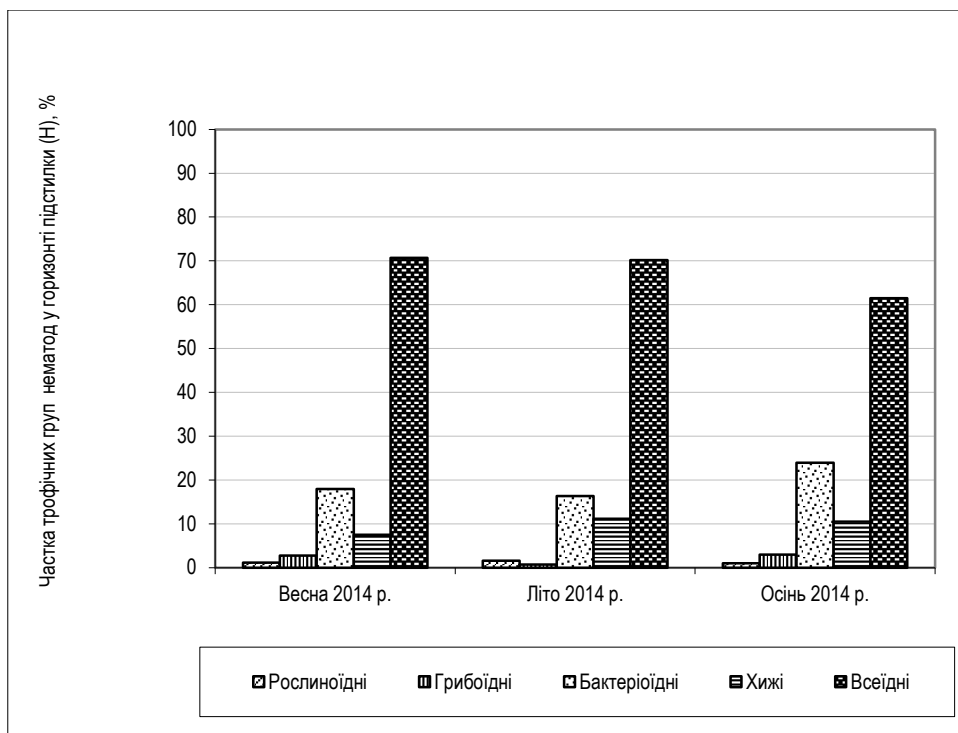


Рис. 3. Частка трофічних груп нематод у нижньому горизонті підстилки (Н), % на контрольній ділянці Бт1 за 2014 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь).

Результати досліджень упродовж двох років є дуже подібними. L – горизонт підстилки також заселений найменше. З переважанням всеїдних та бактеріоїдних трофічних груп нематод. Найменшою є частка рослиноїдних форм –

0,4 %, грибоїдних – 0,9 %, хижих – 7 %, бактеріоїдних – 18,2 % і всеїдних – 73,9 % (рис. 4, 5).

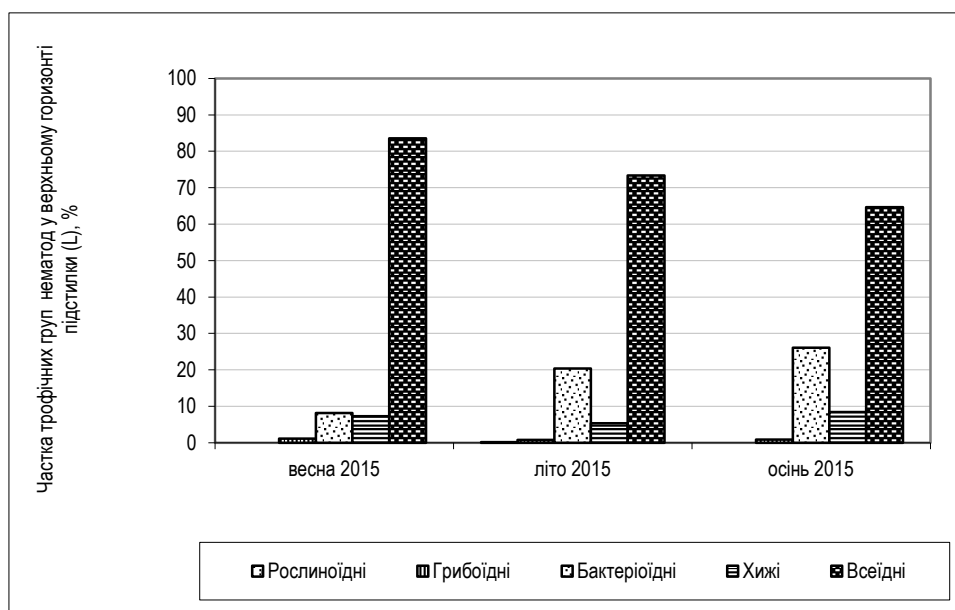


Рис. 4. Частка трофічних груп нематод у верхньому горизонті підстилки (L), % на контрольній ділянці Бт1 за 2015 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь).

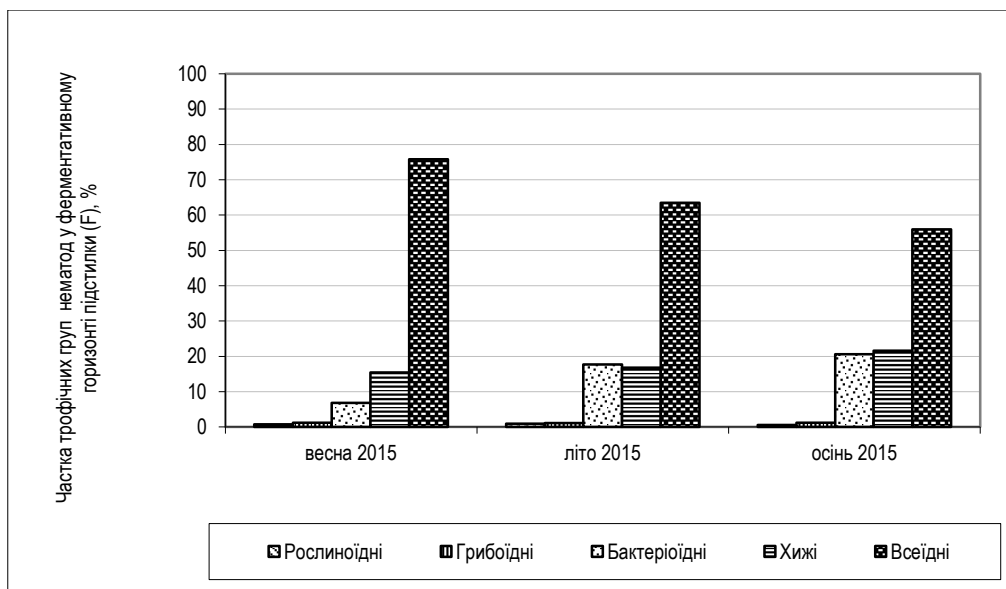


Рис. 5. Частка трофічних груп нематод у ферментному горизонті підстилки (F), % на контрольній ділянці Бт1 за 2015 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь).

У ферментному горизонті підстилки рослиноїдні форми становлять 0,8 %, грибоїдні – 1,2 %, бактеріоїдні – 15,1 %, хижі – 17,9 % і всеїдні – 65 % від загального угруповання протягом трьох досліджуваних сезонів (весна, літо, осінь). У горизонті Н переважають всеїдні – 72,9 % та хижі

13,0 %. (рис. 6). Рослиноїдні форми займають 2,2 %, грибоїдні – 0,6 %, бактеріоїдні – 11,4 % від загального угруповання протягом трьох досліджуваних сезонів.

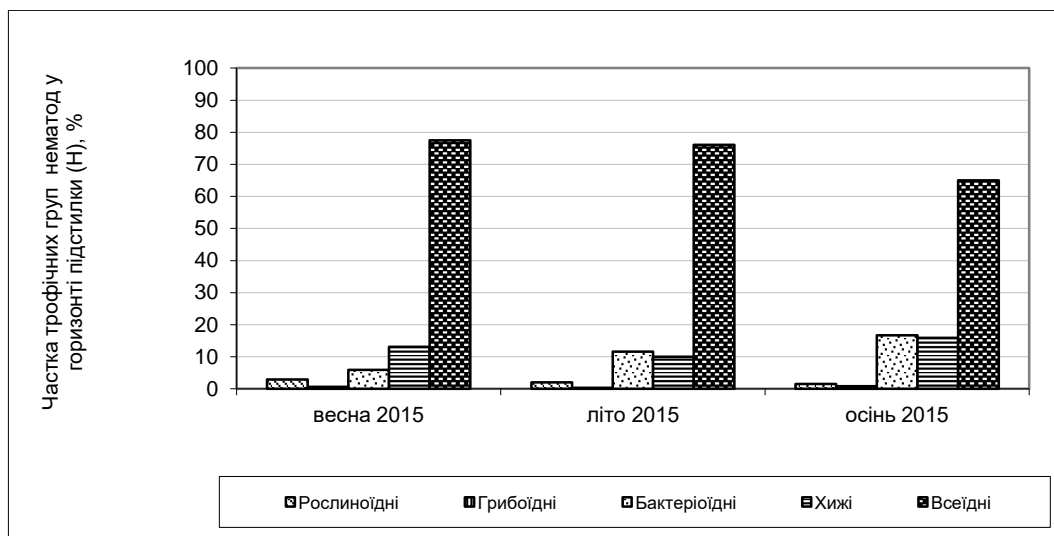


Рис. 6. Частка трофічних груп нематод у нижньому горизонті підстилки (H), % на контрольній ділянці Бт1 за 2015 р. упродовж вегетаційного періоду (весна, літо, осінь).

У всіх горизонтах найбільша чисельність всеїдних нематод, частка яких становить приблизно дві третини всього угруповання із найбільшим заселенням влітку. Частка хижих форм навесні і восени становить приблизно 10 %, а влітку збільшується до 15 %. Бактеріофаги навесні становлять близько 18 %, влітку – 25 %, а восени – 22 %, з переважанням їх у ферментному горизонті підстилки (F). Частка мікогельмінтів у всіх горизонтах підстилки становить приблизно 5 %, з переважанням загальної чисельності цієї трофічної групи у ферментному горизонті.

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*.

Обговорення. Подібні результати отримали японські дослідники, які відбирали зразки у прибережному сосновому лісі для встановлення структури та просторового розподілу нематодних угруповань. Аналізуючи наведені дані, досліджуваний нематодний комплекс мав просту структуру і регулювався безпосередньо абіотичними чинниками, такими як вміст води та рН ґрунту. В угрупованні переважали бактеріоїдні нематоди (*Acrobeloides*) 20–25 %, всеїдні (*Aporcelaimellus*) 15–20 % та бактеріоїдні 12–22 % (*Prismatolaimus*) становили 60 % усіх родів виявлених у ша-

рах ґрунту 0–10 см та 10–20 см (Kitagami, et al., 2017). За результатами наших досліджень у нематодному комплексі первинних екосистем також переважають всеїдні та рослиноїдні нематоди.

Також аналіз трофічного співвідношення нематод був використаний у дослідженнях впливу інвазійних видів на структуру та функції екосистем, де *Spartina alterniflora* Loisel. та *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. мали різний вплив на видовий склад фітонематод. А саме виявлення меншої чисельності рослиноїдних представників у присутності інвазійної *S. alterniflora*, і більшої чисельності бактеріоїдних представників у присутності *P. australis* (Zhang et al., 2017).

В результатах наших досліджень екологічна група всеїдних нематод представлена, в основному, такими таксонами, як *Dorylaimus*. Група хижих представлена, в основному, видами родів *Prionchulus*, *Lotonchus* а також *Tripyla*, спалахи чисельності яких припадають на літній період. Найбільша заселеність переважно припадає на F-горизонт. Бактеріофаги представлені видами родів *Alaimus*, *Plectus* (найбільша кількість), *Drilosephalobus* і *Acrobeles* (у незначних кількостях). Заселять переважно горизонт F. Група мікофагів представлена, в основному, видами роду *Aphelenchus* і *Tylenchus*. Фітофаги представлені родами у більшій кількості *Eudorylaimus*, у меншій – *Mesodorylaimus*, у найменшій – *Criconeema* (найбільша чисельність спостерігається протягом літнього періоду). Вони заселяють нижні шари підстилки.

Подібні дослідження проводились у Китайській провінції Сичуань у субальпійських та альпійських лісах. Для вивчення різноманітності ґрунтових нематод були підібрані первинний, вторинний та мішаний ліси. Усі особини були класифіковані на рослиноїдних, грибоїдних, бактеріоїдних, всеїдних та хижаків. У первинному та вторинному лісах переважали грибоїдні, а у мішаних лісах переважали бактеріоїдні види (Chen et al., 2017). Вивчення співвідношення трофічних груп у межах природного букового лісу та прилеглого до нього керованого лісу також підтверджують більшу чисельність бактеріофагів у природних лісах, ніж в антропогенно змінених (Björnlund et al., 2004).

Аналізуючи сезонну динаміку нематод контрольної ділянки, отримані наступні результати. Впродовж трьох сезонів (весна, літо, осінь) закономірність збільшення чисельності нематод в усіх горизонтах підстилки від L до H є майже однаковою в 2014 і в 2015 роках (в L – найменше, в F – середнє і в H – найбільше значення). З переважанням в усіх горизонтах частки всеїдних близько 60–70 % із сезонним піком чисельності у літній період. Частка хижих навесні і восени – близько 10 %, яка влітку збільшується до 15 %. Частка бактеріофагів навесні становить близько 18 %, влітку – близько 25 % і восени – близько 22 % з переважанням їх у ферментному шарі підстилки (F). Частка мікогельмінтів у всіх горизонтах підстилки становить близько 5 %, з переважанням загальної чисельності цієї трофічної групи в F-горизонті. Чисельність не суттєво змінювалася впродовж сезонів, але збільшувалася у літній період. Частка фітогельмінтів у всіх горизонтах підстилки є найменшою – близько 2 %. Їх чисельність збільшується до 3 % у літній період. В Китаї, у горах Чанбайшань, також досліджували сезонну динаміку нематод та спостерігали коливання чисельності ґрунтових безхребетних без суттєвих відмінностей між сезонами. Проте відрізнялися закономірності розподілу нематод та їх таксономічний склад у вторинній та первинній екосистемах (Chen & Xiuqin, 2019).

За результатами досліджень природні ліси характеризувались високим видовим різноманіттям нематод та високою мікробною біомасою у порівнянні з напівприродними і керованими екосистемами в Словаччині (Renčo et al., 2020). Дослідження ґрунтів різного призначення господарських угідь в Кенії також дало цікаві результати для можливості порівняння нематод деградованих екосистем та екосистем, що знаходяться у природному стані. Чисельність грибоїдних нематод зростала із збільшенням інтенсивності землекористування (Wachira et al., 2013).

Висновки. В результаті господарської діяльності площі корінних екосистем постійно зменшуються, а на їх місцях з'являються нові штучні насадження, переважно із зміною едифікаторних порід, що призводить до зміни консортивної структури та зниження стійкості таких екосистем. Проведені дослідження дають можливість використовувати отримані результати для порівняння з похідними екосистемами та для визначення ступеня трансформованості похідних екосистем.

В первинній екосистемі заселеність підстилки нематодами становила 56–68 % протягом двох вегетаційних періодів. Зосередження їх більшої чисельності у підстилці мішаного лісу свідчить про те, що у ній інтенсивно відбувається переробка органічної речовини. В цьому процесі беруть участь нематоди, які належать до трофічної групи бактеріоїдні, частка яких переважає у підстилці та ґрунті мішаного лісу і складає 32–37 %. Такі результати вказують на збережену структурно-функціональну структуру нематодного комплексу, що може слугувати еталоном для аналізу співвідношень трофічних груп нематодних комплексів вторинних екосистем.

На основі вивчення структурно-функціональної організації нематодних угруповань первинних екосистем з'являється можливість визначити ступінь трансформованості вторинних екосистем, адже антропогенна діяльність призводить до змін у їх формуванні. Нематодні угруповання корінних екосистем мають збережену еволюційно-сформовану структурно-функціональну організацію та співвідношення трофічних груп. Це забезпечує цілісність і стійкість біогеоценозів. Тому такі угруповання мають значну біоіндикаційну роль. Дослідження, які проводились у межах НПП Сколівські бескиди, показали, що чисельність нематод у підстилці збільшується від верхнього горизонту до гумусового. У свіжоопалому листі найменше різноманіття нематод (горизонт L). У 2014 і 2015 роках у верхньому горизонті підстилки в різні пори року зосереджено від 22 до 28 %, ферментативному від 30 до 35 %, а гумусовому від 38 до 47 % загальної чисельності фітонематод. У всіх горизонтах найбільша чисельність всеїдних нематод, частка яких становить приблизно дві третини всього угруповання із найбільшим заселенням влітку. Частка хижих форм навесні і восени становить приблизно 10 %, а влітку збільшується до 15 %. Бактеріофаги навесні становлять близько 18 %, влітку – 25 %, а восени – 22 %, з переважанням їх у ферментному горизонті підстилки (F). Частка мікогельмінтів у всіх горизонтах підстилки становить приблизно 5 %, з переважанням загальної чисельності цієї трофічної групи у ферментному горизонті. Всеїдні нематоди представлені в основному видами роду *Eudorylaimus* та *Aporcelaimellus*, хижі нематоди родами *Prionchulus*, *Lotonchus*, *Tripyla*, серед бактеріофагів домінують нематоди родів

Plectus і *Acrobeloides*, а групу мікофагів в основному представляють види роду *Aphelenchoides*. Отримані доцільно ви-

користувати для порівняння змін у нематодних угрупованнях у похідних екосистемах.

Бібліографічні посилання:

1. Bongers, T., & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(6), 224–228. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01583-3.
2. Jackson, L. E., Bowles, T. M., Ferris, H., Margenot, A. J., Hollander, A., Garcia-Palacios, P., Daufresne, T., & Sánchez-Moreno, S. (2019). Plant and soil microfaunal biodiversity across the borders between arable and forest ecosystems in a Mediterranean landscape. *Applied Soil Ecology*, 136, 122–138.
3. Busse, M., Giardina, C. P., Mores, D. M., & Page-Dumroese, D. S. (2019). Global Change and Forest Soils: Cultivating Stewardship of a Finite Natural Resource. *Developments in soil science*, 36, 411–412.
4. Müller, C. A., Pereira, L. de M., Lopes, C., Cares, J., Borges, Luiz Gustavo dos Anjos, Giongo, A., Graeff-Teixeira, C., Morassutti, L. A. (2019). Meiofaunal diversity in the Atlantic Forest soil: A quest for nematodes in a native reserve using eukaryotic metabarcoding analysis. *Forest Ecology and Management*, 453, 117591. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117591
5. Renc, M., Cerevková A. & Gömöryová, E. (2019). Soil Nematode Fauna and Microbial Characteristics in an Early-Successional Forest Ecosystem. *Journal Forests*, 10(10), 888. doi: 10.3390/f10100888
6. Ruehle, J. L. (1965). The Biology of Plant Parasitic Nematodes. *Forest Science*, 11, 383. doi.org/10.1093/forestscience/11.3.383.
7. Iki, T., Matsunaga, K., Hirao, T., Ohira M., Yamanobe, T., Iwaizumi, M. G., Miura, M., Isoda, K., Kurita, M., Takahashi, M., Watanabe, A. (2020). Effects of Temperature Factors on Resistance against Pine Wood Nematodes in *Pinus thunbergii*, Based on Multiple Location Sites Nematode Inoculation Tests. *Forests*, 11(9), 922. doi: 10.3390/f11090922.
8. Dwinell, L. D. & Nickle, W. R. (1989). An Overview of the Pine Wood Nematode Ban in North America // Southeastern Forest Experiment Station, 2, 20.
9. Yeates G. W. (2007). Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(2), 216–225. doi: 10.1139 / x06-172.
10. Cardoso, M., S. O., Pedrosa, E. M. R., Ferris, H., Rolim, M. M., & Oliveira L. S. C. (2016). Nematode Fauna of Tropical Rainforest in Brazil: A Descriptive and Seasonal Approach. *J Nematol.*, 48(2), 116–125.
11. Rong, S., Xin-Juan, Z., Hai-Qing, W., Fa, Z., Xiao-Yan, Y. & Wen, X. (2020). Succession of soil nematode-trapping fungi following fire disturbance in forest. *Journal of Forest Research*, 25(6), 433–438. doi: 10.1080/13416979.2020.1793465
12. Kavitha, P. G., Sudha, A. & Devi, P. A. (2020). Exploration and biodiversity of nematode in Nilgiri forest ecosystem. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 9(5), 1722–1727.
13. Zapalowska, A. & Skwiercz, A. (2018). Entomopathogenic nematodes in the soil of forests and nurseries. *Sulwan*, 162(12), 1018–1028.
14. Dionísio, J. A., Demetrio, W. C. & Maceda, A. (2018). Earthworms and Nematodes: The Ecological and Functional Interactions. *The Ecological Engineers of Soil*, Sajal Ray, IntechOpen. doi: 10.5772/intechopen.74211. Available from: <https://www.intechopen.com/books/earthworms-the-ecological-engineers-of-soil/earthworms-and-nematodes-the-ecological-and-functional-interactions>
15. Khan, M. R. (2012). Nematodes, an Emerging Threat to Global Forests: Assessment and Management. *Plant Pathology Journal*, 11(4), 99–113. doi: 10.3923/ppj.2012.99.113
16. Hu, N., Li, H., Tang, Z., Li, Z., Tian, J., Lou, Y., Li, J., Li, G. & Hu, X. (2016). Community diversity, structure and carbon footprint of nematode food web following reforestation on degraded Karst soil. *Scientific Reports*, 6, 28138. doi: 10.1038/srep28138
17. Hanel, L. (1996). Soil nematodes in five spruce forests of the Beskydy mountains, Czech Republic. *Fundamental and applied nematology*, 19(1), 15–24.
18. Huang, Y., Yang, X., Zhang, D., Zhang, J. (2020). The effects of gap size and litter species on colonization of soil fauna during litter decomposition in *Pinus massoniana* plantations. *Applied Soil Ecology*, 15, 103611. doi: 10.1016/j.apsoil.2020.103611
19. Paramonov, A. A. (1952). Opyt ekologicheskoy klassifikatsyi fitonematod [Experience of ecological classification of phytonematodes]. *Trudy helmintologicheskoy laboratoriy AN SSSR*, 6, 338–369 (in Russian).
20. Sumenkova, N. I. (1978). O metodakh prigotovleniya preparatov nematod dlya morfotaksonomicheskikh issledovaniy [On the methods of preparation of nematode preparations for morphotaxonomic studies]. *Fitogelmintologicheskie issledovaniya. Nauka, Moskva*, 127–136 (in Russian).
21. Moser, T. & Frankenbach, S. (2009). Methodological adaptation for nematodes extration in forest soils of the southern Mata Atlântica. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44(8). doi: 10.1590/S0100-204X2009000800027
22. Nesterov, P. I. (1988). Klass kruglykh chervyey *Nematoda* [Roundworm class *Nematoda*]. Kishinev, Shtiintsa, 276 (in Russian).
23. Gubina, V. G. (1982). Nematody rasteniy i pochvy Rod [Plant and soil nematodes Genus *Ditilenkhus*]. Nauka, Moskva, 248 (in Russian).
24. Yeates, G. W. (1979). Soil nematodes in terrestrial ecosystems. *J. Nematol*, 11, 213–229.
25. Kozlovskiy, M. P. (2009). Fitonematody nazemnykh ekosystem Karpatskoho rehionu [Phytonematodes of terrestrial ecosystems of the Carpathian region]. Lviv, 316.

26. Kitagami, Y., Kanzaki, N., & Matsuda, Y. (2017). Distribution and community structure of soil nematodes in coastal Japanese pine forests were shaped by harsh environmental conditions. *Applied Soil Ecology*, 119, 91–98.
27. Zhang, P., Neher, D. A., Li, Bo & Wu, J. (2018). The Impacts of Above- and Belowground Plant Input on Soil Microbiota: Invasive *Spartina alterniflora* Versus Native *Phragmites australis*. *Ecosystems*, 21, 469–481.
28. Chen, Ya, Yang, Wan Qin, Wu, Fu Zhong, Yang, Fan, Lan, Li Ying, Liu, Yu Wei, Guo, Cai Hong, & Tan, Bo (2017). Diversity of soil nematode communities in the subalpine and alpine forests of western Sichuan, China. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*, 28(10), 3360–3368. doi: 10.13287/j.1001-9332.201710.037
29. Bjørnlunda, L., Vestergårda, M., Johanssona, S., Nyborga, M., Steffensena, L., & Christensena, S. (2002). Nematode communities of natural and managed beech forests – a pilot survey. *Pedobiologia*, 46(1), 53–62. doi: 10.1078/0031-4056-00113.
30. Chen Ma & Xiuqin Yin (2019). Responses of soil invertebrates to different forest types in the Changbai Mountains of China // *Journal of Forest Research*, 24(5), 1–9. doi: 10.1080/13416979.2019.1592287
31. Renčo M., Gömöryová E, & Čerevková A. (2020). The Effect of Soil Type and Ecosystems on the Soil Nematode and Microbial Communities. *Helminthologia*, 57(2), 129–144. doi: 10.2478/helm-2020-0014
32. Wachira P. S. & Okoth, J. W. (2013). Kimenju. *Journal of Agricultural Science*, 5(12). doi: 10.5539/jas.v5n12p154

Miedvedieva I. V., Senior engineer of Natural Ecosystems department, Institute of Ecology of the Carpathians of the National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, Ukraine

Kozlovsky M. P., Doctor of Biological Sciences, Institute of Ecology of the Carpathians of the National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, Ukraine

FUNCTIONAL ORGANIZATION OF SOIL NEMATODE COMMUNITIES OF SPRUCE IN PRIMARY ECOSYSTEMS

Based on the study of the structural and functional organization of nematode communities of primary ecosystems, it is possible to determine the degree of transformation of secondary ecosystems, because anthropogenic activity leads to changes in their formation. Nematode communities of indigenous ecosystems have preserved their evolutionary-formed structural and functional organization and the ratio of trophic groups. This ensures the integrity and stability of biogeocenoses. Therefore, such groups have a significant bioindication role. The research was conducted within the Skolivski Beskydy National Nature Park. A mixed beech forest was selected as the reference plot. For two years, we have been taking samples of litter and soil under the spruce canopy. Nematodes were separated from the soil using the Berman method on a Kempson device. De Man indices were used to determine species. Based on the division of nematodes into trophic groups according to G. Yeats, we calculated the part of each of them in the litter and soil.

The number of nematodes in the litter increases from the upper horizon to the humus. In freshly fallen leaves the variety of nematodes (horizon L) is the least. In 2014 and 2015 in the upper horizon of the litter at different times of the year, the number of phytoneumatodes varied from 22 to 28 %, in the enzymatic horizon from 30 to 35 %, and in the humus horizon from 38 to 47 % of the total number of phytoneumatodes. The three litter horizons have the largest number of omnivorous nematodes, which is about two-thirds of the total number of the community with the largest quantity in summer. The part of predatory nematodes in spring and autumn is about 10 %, and in summer increases to 15 %. Bacteriovorus nematodes make about 18 % in spring, 25 % in summer, and 22 % in autumn, with a predominance in the F-horizon of litter. The part of fungivorous nematodes in all horizons of litter is approximately 5 %, with a predominance of the total number of this trophic group in the enzyme horizon.

Omnivorous nematodes are represented mainly by species of the genus *Eudorylaimus* and *Aporcelaimellus*, carnivorous nematodes belong to the genera *Prionchulus*, *Iotonchus*, *Tripyla*, and bacteriophages are dominated by nematodes of the genera *Plectus* and *Acrobeloides*, and the group of fungivorous is mainly represented by species of the genus *Aphelenchoides*.

Our results were later used to compare changes in nematode communities in derived ecosystems.

Key words: structural and functional organization, primary ecosystem, nematode complex, trophic group.

Дата надходження до редакції: 29.09.2019 р.