

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ФІТОНЕМАТОДНИХ УГРУПОВАНЬ ЯЛИНИ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ У МІШАНИХ БУКОВИХ ЛІСАХ СКОЛІВСЬКИХ БЕСКИДІВ ТА ЇЇ НАСАДЖЕННЯХ

Микола Павлович Козловський
Ірина Володимирівна Медведєва

Козловський М.П., Медведєва І.В. Структурно-функціональна організація фітонематодних угруповань ялини європейської у мішаних букових лісах Сколівських Бескидів та її насадженнях // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2017. – Том 8(15), № 1. – С. 31-44. – ISSN 2220-3087.

Наведені результати досліджень видової різноманітності, таксономічного розподілу й належності до трофічних груп ґрунтових нематод ялини європейської у мішаних букових лісах та її насадженнях у Сколівських Бескидах. Проаналізовані загальні кількісні характеристики заселеності окремих горизонтів підстилки і шарів ґрунту нематодами та їх трофічними групами у різні періоди вегетаційного сезону впродовж двох років. Показані зміни структурно-функціональної організації фітонематодних угруповань в ялинниках. Зроблено припущення, що значне збільшення абсолютних показників чисельності рослинних фітонематод у ялинниках та їх частки в угрупованні нематод є однією з ендегенетичних причин їх руйнування.

Ключові слова: ґрунтові нематоди, видове різноманіття, трофічні групи, сезонна динаміка, всихання ялини

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів найбільш поширеними у первинному біогеоценотичному покриві були мішані букові ліси. Натепер, унаслідок господарської діяльності, вони замінені на значних територіях насадженнями ялини європейської, які виявилися функціонально нестійкими, схильними до захворювань і всихання. Така ситуація потребує з'ясування причин нестійкості ялинових насаджень (Антропогенні зміни..., 1994). Порівняно з корінними біогеоценозами, в антропогенно змінених чи штучно сформованих лісових екосистемах відбувається значна трансформація консортивної структури ґрунтових безхребетних тварин, що призводить і до змін їхньої функціональної організації. Проте, це питання малодосліджене як у контексті збереження біорізноманіття ґрунтових тварин, так і функціонування вторинних екосистем (Козловський, 2002).

Однією із груп організмів, які можуть істотно впливати на стійкість лісових екосистем, є ґрунтові нематоди. Ці тварини безпосередньо впливають на два основні процеси у функціонуванні екосистем: розклад відмерлих органічних решток і засвоєння рослинами сонячної енергії шляхом безпосереднього впливу на їх кореневу систему (Козловський, 2009).

Матеріали та методика досліджень

Еталонною екосистемою для характеристики нематодних угруповань була умовно первинна біогеоценозна екосистема – волога мезотрофна ялиново-ялицева бучина віком 90-100 років (Бт-1), розташована на території Бутивлянського лісництва НПП “Сколівські Бескиди” на схилі ПнСх експозиції з ухилом 10°, на висоті 550 м н.р.м. У межах цього ж типу біогеоценозу були досліджені вологий мезотрофний ялинник віком 70-80 років на схилі ПнЗх експозиції з ухилом 15°, 581 м н.р.м., який розташований на території Головецького лісництва ДП “Славське ЛГ” (Гл-1), і вологий мезотрофний ялинник віком 60-70 років на схилі ПнЗх експозиції з ухилом 15°, 620 м н.р.м., який розташований на території Головецького лісництва ДП “Славське ЛГ” (Гл-4). Такий методологічний підхід дозволив з’ясувати вплив зміни едифікатора лісових екосистем на структурно-функціональну організацію угруповань ґрунтових нематод та їх біогеоценотичну роль у вторинних екосистемах (Екологічний потенціал..., 2003).

Дослідження фітонематодних угруповань проводили за загальноприйнятими методиками (Dunger, Fiedler, 1989). Поділ фітонематод на трофічні групи прийнятий за Г. Йїтсом зі співавторами (Yeates et al., 1993).

З метою з’ясування сезонних змін нематодних угруповань ґрунту проби відбирали весною, літом та восени впродовж двох років під кронами одних і тих самих смерек, у 5-кратній повторності в кожній екосистемі з окремих горизонтів підстилки (L, F, H) та 0-5, 10-15, 20-25 см шарів ґрунту.

Результати досліджень та їх обговорення

Структурна організація нематодних угруповань. У досліджених екосистемах виявлено 105 видів нематод, які належать до 10 рядів (табл. 1). В умовно первинній екосистемі зареєстровано 90 видів нематод, тоді як у 60- і 70-річних насадженнях ялини – 52 і 48 видів відповідно. Збіднення видового різноманіття в ялинниках відбувається за рахунок зникнення видів, притаманних мішаній бучині. В ялинниках виявлено лише три види, які відсутні в первинній екосистемі: *Longidorus elongatus* і *Crossonema menzeli* – ектопаразити коріння ялини, та *Parasitorhabditis* sp. – вільноживуча стадія паразитичних нематод комах.

У первинній екосистемі (Бт-1) видове різноманіття фітонематод належить до 10 рядів, серед яких найбільшу частку має ряд *Dorylaimida* (29,8%; табл. 2). У вторинних ялинових лісах, порівняно з мішаною бучиною, відсутні представники рядів *Chromadorida* і *Araeolaimida*, а еудомінантним за видовим різноманіттям є ряд *Tylenchida* (34,6-35,4%).

Коефіцієнт Соренсена для видового різноманіття досліджених нематодних угруповань значно різниться. Так, між угрупованнями нематод ялинових насаджень він становить 0,93, тоді як між ними і угрупованням мішаної бучини є в межах 0,64-0,69.

Видовий склад фітонематод та їх належність до трофічних груп* в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини європейської (Гл-1, Гл-4), 2014-2015 рр.

№	Таксон	Бт-1	Гл-1	Гл-4
	<i>Chromadorida</i>			
1	<i>Odontolaimus chlorurus</i> (de Man, 1880)	3		
	<i>Enoplida</i>			
2	<i>Tripula affinis</i> de Man, 1880	5	5	5
3	<i>T. filicaudata</i> (de Man, 1880)	5	5	
4	<i>T. longicaudata</i> Nesterov, 1979	5		
5	<i>Trischistoma monochystra</i> (de Man, 1880)	5		
6	<i>Cryptonchus</i> sp.	3		
7	<i>Tobrilus</i> sp.	5		
8	<i>Ironus filicaudatus</i> (Bastian, 1865)	5		
9	<i>Alaimus editorus</i> (de Man, 1880)	3	3	3
10	<i>A. primitivus</i> (de Man, 1880)	3	3	
11	<i>Amphidellus dolichurus</i> (Thomson, 1878)	3	3	
12	<i>Amphidellus</i> sp.	3		
	<i>Monchysterida</i>			
13	<i>Monhystera aenariensis</i> (Costa, 1856)	3		
14	<i>Prismalaimus dolichurus</i> (de Man, 1880)	3	3	3
	<i>Teratocephalida</i>			
15	<i>Teratocephalus terrestris</i> (Butschli, 1873)	3	3	3
	<i>Plectida</i>			
16	<i>P. armatus</i> (Bastian, 1865)	3	3	3
17	<i>P. cirratus</i> (Bastian, 1865)	3		
18	<i>P. parietinus</i> (Bastian, 1865)	3		
19	<i>P. parvus</i> (Bastian, 1865)	3		
20	<i>P. longicaudatus</i> (Bastian, 1865)	3	3	3
21	<i>P. rizophilus</i> (Bastian, 1865)	3	3	3
22	<i>Anaplectus granulatus</i> (Bastian, 1865)	3	3	3
23	<i>Wilsonema otophorum</i> (de Man, 1880)	3	3	3
24	<i>Tylocephalus auriculatus</i> (Butschli, 1873)	3	3	3
	<i>Araeolaimida</i>			
25	<i>Bastiana gracilis</i> (de Man, 1876)	3		
	<i>Mononchida</i>			
26	<i>Clarcus papillatus</i> (Bastian, 1865)	5	5	5
27	<i>C. parvus</i>	5		
28	<i>Prionchulus muscorum</i> (Dujardin, 1845)	5		
29	<i>Mononchulus brachyuris</i> (Butschli, 1873)	5		
30	<i>Mylonchulus striatus</i> (Cobb, 1917)	5		
31	<i>Anatonchus tridentatus</i> (Cobb, 1917)	5		
32	<i>Iotonchus zschokkei</i> (Koenike 1902)	5		
	<i>Dorylaimida</i>			
33	<i>Laimydorus filiformis</i> (Bastian, 1865)	8	8	8
34	<i>L. vixamictus</i> (Andrassy, 1962) Siddigi, 1969	8		
35	<i>Mesodorylaimus bastiani</i> (Butschli, 1873)	8	8	8
36	<i>M. meyli</i> (Andrassy, 1958)	8		
37	<i>M. mesonyctius</i> (Kreis, 1930)	8		

38	<i>M. recurvus</i> Andrassy, 1964	8		
39	<i>Eudorylaimus acuticaudatus</i> Andrassy, 1959	8		
40	<i>E. bryophilus</i> (de Man, 1880) Andrassy, 1959	8	8	8
41	<i>E. bureshi</i> (Andrassy, 1958) Andrassy, 1959	8	8	8
42	<i>E. carteri</i> (Bastian, 1865)	8		
43	<i>E. ettersbergensis</i> (de Man, 1885) Andrassy, 1959	8		
44	<i>E. krygeri</i> (Ditlevsen, 1928) Andrassy, 1959	8		
45	<i>E. maritus</i> (Andrassy, 1959)	8	8	8
46	<i>E. microdorus</i> (Gearaert, 1966)	8		
47	<i>E. monohystera</i> (de Man, 1880) Andrassy, 1959	8		
48	<i>E. paraobtusicaudatus</i> (Micoletzky, 1929) Andrassy, 1959	8		
49	<i>E. simmus</i> (Andrassy, 1958) Andrassy, 1959	8	8	
50	<i>E. sp.</i>	8		
61	<i>Aporcelaimus superbus</i> (de Man, 1880) Goodey, 1951	8	8	8
62	<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i> (Bastian, 1865)	8	8	
63	<i>A. obscurus</i> (Thorne et Swanger, 1936) Heyns, 1965	8		
64	<i>Nygolaimus brachyuris</i> (Butschli, 1873)	5		
65	<i>Enchodellus macrodorus</i> (de Man, 1880)	8		
66	<i>Longidorus elongatus</i> (Butschli, 1873)		1	1
67	<i>Tylencholaimus mirabilis</i> (Butschli, 1873)	2	2	2
68	<i>T. stecki</i> (Steiner, 1914)			
69	<i>Tylencholaimellus coronatus</i> Thorne, 1939	2	2	2
70	<i>Diphtherophora communis</i> (de Man, 1880)			2
71	<i>Triplonchium minor</i> (Colbran, 1956)	2	2	2
	Rhabditida			
72	<i>Rhabditis brevispina</i> (Claus, 1863) Butschli, 1873	3	3	3
73	<i>Rh. filiformis</i> Butschli, 1873	3		
74	<i>Parasitorhabditis piniperde</i> (Fuchs, 1937) Sobolev et Paramonov, 1954	3		
75	<i>Parasitorhabditis sp.</i>		3	3
76	<i>Diploscapter coronata</i> (Cobb, 1893)	3		
77	<i>Bunonema reticulata</i> (Richters, 1905)	3		
78	<i>Eucephalobus elongatus</i> (de Man, 1880) Thorne, 1937	3	3	3
79	<i>E. latus</i> (Cobb, 1906) Thorne, 1937	3		
80	<i>E. mucronatum</i> (Kozłowska & Roguska-Wasilevska, 1963)	3	3	3
81	<i>Acrobeles ciliatus</i> Linstow, 1877	3	3	3
82	<i>Cervidellus serratus</i> (Thorne, 1925) Thorne, 1937	3	3	3
83	<i>Chiloplacus propinguus</i> (de Man, 1921)	3		
84	<i>Acrobeloides buetschli</i> (de Man, 1884)	3	3	3
85	<i>A. nanus</i> (de Man, 1880)	3	3	3
86	<i>Panagrolaimus rigidus</i> (Schneider, 1866) Thorne, 1937	3		3
	Tylenchida			
87	<i>Tylenchus davainei</i> (Bastian, 1865)	1e	1e	1e
88	<i>T. exiguus</i> de Man, 1876	1e	1e	1e
89	<i>T. filiformis</i> Butschli, 1873	1e	1e	1e
90	<i>T. fusiformis</i> Thorne et Malek, 1968	1e	1e	1e
91	<i>T. limichus</i> Nesterov, 1973	1e	1e	
92	<i>T. minutus</i> (Cobb, 1893)	1e		
93	<i>Rotylenchus uniformis</i> . (Thorne)	1	1	1
94	<i>Helicotylenchus pseudorobustus</i> (Steiner, 1914)	1	1	1
95	<i>Crossonema menzeli</i> (Stefanski, 1924)		1	1

96	<i>Xenocriconemella macrodora</i> (Taylor, 1936)	1	1	1
97	<i>Gracilacus audriellus</i> (Brown, 1959) Raski, 1962	1	1	1
98	<i>Aphelenchus sp.</i>	2	2	2
99	<i>Aphelenchoides asterocaudatus</i> (Das, 1960)	2	2	2
100	<i>A. composticola</i> (Franklin, 1957)	2	2	2
101	<i>A. helophilus</i> (de Man, 1880) Goodey, 1933	2	2	2
102	<i>A. parietinus</i> (Bastian, 1865)	2	2	2
103	<i>A. pusillus</i> (Thorne, 1929) Filipjev, 1934	2	2	2
104	<i>A. saprophilus</i> Franklin, 1957	2	2	2
105	<i>Aphelenchoides sp.</i>	2	2	2

* 1 – екто- і ендопаразити; 1e – пожирачі кореневих волосків; 2 – грибоїдні; 3 – бактеріоїдні; 5 – хижі; 8 – всеїдні.

Таблиця 2.

Кількість видів (n) і їх частка (%) у таксономічних групах фітонематод в екосистемах

Таксон	Екосистема*					
	Бт-1		Гл-1		Гл-4	
	n	%	n	%	n	%
Chromadorida	1	1,1	0	0	0	0,0
Enoplida	11	12,2	5	9,6	2	4,2
Monchysterida	2	2,2	1	1,9	1	2,1
Teratocephalida	1	1,1	1	1,9	1	2,1
Plectida	9	10,0	6	11,5	6	12,5
Araeolaimida	1	1,1	0	0	0	0,0
Mononchida	7	7,8	1	1,9	1	2,1
Dorylaimida	26	28,9	12	23,1	11	22,9
Rhabditida	14	15,6	8	15,4	9	18,8
Tylenchida	18	20,0	18	34,6	17	35,4
Разом	90	100	52	100	48	100

* Тут і далі: Бт-1 – смереково-ялицева бучина, Гл-1 – 60-річне насадження ялини, Гл-4 – 70-річне насадження ялини.

Видове різноманіття ґрунтових нематод досліджених лісових екосистем належить до 6 трофічних груп, проте відрізняється за певними показниками (табл. 3). У мішаній бучині найбільша кількість видів і їх частка в угрупованні належить бактеріоїдним і всеїдним видам нематод, тоді як частка в угрупованні груп пожирачів кореневих волосків і екто- й ендопаразитів найменша. У насадженнях ялини переважають бактеріоїдні та грибоїдні види, а найменша частка належить хижим видам. Частка в цих угрупованнях груп пожирачів кореневих волосків і екто- й ендопаразитів істотно збільшується.

Заміна мішаного ялиново-ялицево-букового лісу на монодомінантні ялинники призводить до значної перебудови структурної організації угруповань ґрунтових нематод. У ялинниках більше ніж на 40% збіднюється видовий склад нематод і з'являються нові фітопаразитичні види, змінюється структура

домінування в таксономічних і трофічних групах. Такі структурні зміни нематодного угруповання в ялинниках указують на його деградацію, порівняно з первинними екосистемами.

Таблиця 3.

Кількість видів (n) і їх частка (%) у трофічних групах фітонематод в екосистемах

Трофічна група	Екосистема					
	Бг-1		Гл-1		Гл-4	
	n	%	n	%	n	%
Пожирачі кореневих волосків	6	6,7	5	9,6	4	8,3
Екто- і ендопаразити	4	4,4	6	11,5	6	12,5
Грибоїдні	11	12,2	11	21,2	12	25,0
Бактеріоїдні	33	36,7	19	36,5	18	37,5
Хижі	14	15,6	3	5,8	2	4,2
Всеїдні	22	24,4	8	15,4	6	12,5
Разом	90	100	52	100	48	100

Кількісні характеристики нематодних угруповань. 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 відмерлої органіки, а у вторинних вони можуть бути одним із чинників ендегенних змін екосистеми (Козловський, 2009).

Упродовж двох вегетаційних періодів встановлені загальні показники чисельності нематод у досліджених екосистемах (табл. 4). Незважаючи на деякі відмінності в абсолютних показниках заселеності ґрунтовими нематодами екосистем, у них зберігаються певні закономірності.

У всіх екосистемах найбільша заселеність нематодами спостерігається у літній період, проте показники заселеності підстилки і ґрунту відрізняються. У мішаній бучині заселеність підстилки під кронами ялини становить 56-68%, а в ґрунті – 32-44%. У насадженнях ялини в підстилці перебуває лише 35-44%, а в ґрунті – 56-65% нематод. Більша частка ґрунтових нематод у підстилці під короною ялини у мішаному буковому лісі вказує на більш інтенсивні процеси розкладу відмерлої органіки, порівняного з ялинниками.

Це припущення підтверджує і розподіл трофічних груп нематод у заселеності цих екосистем (табл. 5). У 2014 р. частка рослиноїдних видів у підстилці під короною ялини в мішаному лісі становила приблизно 2%, тоді як у ялинниках – 25-28%. У ґрунті ці показники становили 1% і 27-37% відповідно.

Основними агентами розкладу відмерлої органіки у мішаному лісі є бактеріоїдні нематоди, їх частка у підстилці становить 17-26%, а в ґрунті – 32-37%, тоді як у ялинниках лише 4-8% і 10-15% відповідно. У ялинниках більш поширені грибоїдні нематоди, частка яких у підстилці становить 22-24%, а в ґрунті – 36-48% відповідно, тоді як у мішаному буковому лісі їх частка у формуванні угруповання не перевищує 6%.

Таблиця 4.

Чисельність (п, тис. особин/м кв.) і частка (%) фітонематод у підстилці та ґрунті в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини (Гл-1, Гл-4)

Показник	Екосистема, період вегетації								
	Бт-1			Гл-1			Гл-4		
	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь
	2014 р.								
Чисельність	828	2032	1390	962	1155	1011	1012	1470	1270
	У тому числі в підстилці								
Чисельність	564	1129	797	398	512	425	405	516	469
Частка, %	68,1	55,6	57,3	41,4	44,3	42,0	40,0	35,1	36,9
	У тому числі в ґрунті								
Чисельність	264	903	593	564	643	586	607	954	801
Частка, %	31,9	44,4	42,7	58,6	55,7	58,0	60,0	64,9	63,1
	2015 р.								
Чисельність	984	2062	1160	1118	1464	1317	1187	1640	1492
	У тому числі в підстилці								
Чисельність	628	1153	728	458	556	501	424	640	586
Частка, %	63,8	55,9	62,8	41,0	38,0	38,0	35,7	39,0	39,3
	У тому числі в ґрунті								
Чисельність	356	909	432	660	908	816	763	1000	906
Частка, %	36,2	44,1	37,2	59,0	62,0	62,0	64,3	61,0	60,7

Таблиця 5.

Чисельність (тис. особин/м кв.) і частка (%) трофічних груп фітонематод в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини (Гл-1, Гл-4), 2014 р.

Показник, група	Екосистема, період вегетації								
	Бт-1			Гл-1			Гл-4		
	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь
	Загальна чисельність								
	828	2032	1390	962	1155	1011	1012	1470	1270
	У тому числі в підстилці								
	564	1129	797	398	512	425	405	516	469
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,8	1,7	2,4	24,8	27,1	26,7	28,2	25,5	25,7
Грибоїдні	2,5	1,3	2,9	22,3	21,6	22,3	23,8	22,7	22,7
Бактеріоїдні	17,4	25,9	21,3	4,8	4,7	4,4	4,2	7,4	7,8
Хижі	8,5	13,3	13,4	3,5	3,6	3,2	4,5	6,8	6,7
Всеїдні	69,8	57,8	59,9	44,6	43,0	43,5	39,3	37,6	37,2
	У тому числі в ґрунті								
Показник, група	264	903	593	564	643	586	607	954	801
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	0,8	0,7	0,5	32,0	37,1	33,1	31,6	29,2	26,8
Грибоїдні	4,5	3,9	5,6	37,0	35,6	37,3	36,8	46,9	47,7
Бактеріоїдні	35,0	32,3	36,7	10,2	10,6	9,6	15,1	11,6	12,4
Хижі	33,7	24,9	29,8	10,6	7,6	8,5	5,6	4,4	4,4
Всеїдні	26,0	38,2	27,3	10,3	9,1	11,5	10,8	7,9	8,7

Основними агентами розкладу відмерлої органіки у мішаному лісі є бактеріодні нематоди, їх частка у підстилці становить 17-26%, а в ґрунті – 32-37%, тоді як у ялинниках лише 4-8% і 10-15% відповідно. У ялинниках більш поширені грибоїдні нематоди, частка яких у підстилці становить 22-24%, а в ґрунті – 36-48% відповідно, тоді як у мішаному буковому лісі їх частка у формуванні угруповання не перевищує 6%.

В екосистемі мішаного букового лісу більшу половину чисельності нематод угруповання як у підстилці, так і в ґрунті становлять хижі та всеїдні види. В екосистемах ялинників їх частка значно менша. Такі ж закономірності участі трофічних груп в угрупованні нематод спостерігалися і в наступному вегетаційному періоді (табл. 6).

Таблиця 6.

Чисельність (тис. особин/м кв.) і частка (%) трофічних груп фітонематод в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини (Гл-1, Гл-4), 2014 р.

Показник, група	Екосистема, період вегетації								
	Бт-1			Гл-1			Гл-4		
	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь
	Загальна чисельність								
	984	2062	1160	1118	1464	1317	1187	1640	1492
	У тому числі в підстилці								
	628	1153	728	458	556	501	424	640	586
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,4	1,2	0,8	27,9	28,3	26,5	29,2	27,0	26,6
Грибоїдні	1,0	0,6	1,0	22,3	22,8	22,8	23,4	20,3	21,5
Бактеріодні	6,8	15,4	20,4	3,8	5,2	4,4	5,3	8,0	6,8
Хижі	12,2	11,0	16,1	2,7	5,5	4,0	4,9	7,1	6,0
Всеїдні	78,6	71,7	61,7	43,4	38,1	42,4	37,3	37,7	39,1
	У тому числі в ґрунті								
Показник, група	356	909	432	660	908	816	763	1000	906
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,2	0,8	1,1	29,2	35,2	35,1	32,9	32,4	34,6
Грибоїдні	5,4	17,1	4,3	37,0	37,6	37,7	38,9	38,9	34,8
Бактеріодні	32,0	20,6	28,8	13,4	10,8	10,6	12,7	10,3	11,2
Хижі	33,3	15,6	32,5	11,2	8,9	9,6	4,1	4,1	3,9
Всеїдні	28,1	45,9	33,3	9,2	7,4	7,1	11,3	14,3	15,6

Угруповання нематод у підстилці формується під впливом багатьох чинників: хімізму опаду, вологості, наявності коріння рослин тощо. З метою більш детальної характеристики цього процесу були досліджені угруповання, які формуються в окремих горизонтах підстилки досліджуваних екосистем (табл. 7, 8).

У всіх екосистемах заселеність горизонтів підстилки збільшується від верхнього до нижнього. Незважаючи на деякі відмінності в абсолютних показниках заселеності окремих горизонтів, загальні закономірності участі трофіч-

них груп нематод у загальному угрупованні зберігаються.

Таблиця 7.

Чисельність (тис. особин/м кв.) і частка (%) трофічних груп фітонематод в окремих горизонтах підстилки в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини (Гл-1, Гл-4), 2014 р.

Показник, група	Екосистема, період вегетації								
	Бт-1			Гл-1			Гл-4		
	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь
	Чисельність L горизонту підстилки								
	159	317	213	95	119	96	92	117	105
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	2,8	2,6	5,7	23,9	25,8	24,1	25,2	27,9	24,9
Грибоїдні	0,0	0,3	1,8	21,5	19,6	19,1	25,2	23,0	22,2
Бактеріоїдні	18,5	41,4	16,0	4,4	4,0	4,3	2,4	8,2	7,9
Хижі	7,2	12,5	11,3	2,4	3,2	3,0	3,5	5,2	7,0
Всеїдні	71,4	43,1	65,2	47,8	47,3	49,5	43,7	35,8	38,0
Показник, група	Чисельність F горизонту підстилки								
	174	374	274	131	168	133	134	176	156
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,8	0,9	1,4	27,1	23,8	24,0	30,7	25,1	24,2
Грибоїдні	4,4	2,8	3,7	21,5	21,5	22,6	23,3	23,1	24,4
Бактеріоїдні	15,6	24,1	22,5	3,9	5,0	4,3	3,6	6,6	6,8
Хижі	11,0	16,4	18,3	3,4	4,2	3,6	4,5	7,5	6,4
Всеїдні	67,1	55,7	54,0	44,1	45,5	45,4	37,9	37,7	38,2
Показник, група	Чисельність H горизонту підстилки								
	230	439	310	172	225	196	179	223	208
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,1	1,6	1,0	23,6	30,3	29,7	27,9	24,4	27,1
Грибоїдні	2,8	0,7	3,0	23,4	22,8	23,7	23,4	22,3	21,6
Бактеріоїдні	17,9	16,3	23,9	5,8	4,8	4,4	5,5	7,8	8,5
Хижі	7,5	11,2	10,5	4,1	3,3	2,9	5,0	7,2	6,8
Всеїдні	70,7	70,2	61,5	43,1	38,8	39,3	38,2	38,4	36,1

Зокрема, найменша частка серед трофічних груп нематод у мішаному буковому лісі належить рослиноїдним видам. Їх частка у всіх горизонтах підстилки, як правило, є в межах 1-3%, іноді вони не були знайдені взагалі, і лише восени 2014 р. їх частка у верхньому горизонті становила приблизно 6%. Натомість, у ялинниках трофічна група рослиноїдних видів завжди займає домінуюче положення, а їх частка в угрупованні всіх горизонтів підстилки становить 23-30%. Малочисельною групою в підстилці мішаного букового лісу є грибоїдні форми, частка яких у всіх горизонтах підстилки не перевищує 4%. У ялинових екосистемах ця група чисельна в усіх горизонтах підстилки і становить 20-28% в угрупованні.

В умовно первинній екосистемі частка бактеріоїдних видів коливається в значних межах – від 6 до 41%, а середнє значення знаходиться на рівні приблизно 20%. Ця група є основним об'єктом харчування хижих видів, частка

яких у цій екосистемі є значно більшою (7-22%), ніж у ялинниках (2-9%). В останніх бактеріодні нематоди становлять лише 2-9% в угрупованні підстилки. Найчисленнішою групою в усіх горизонтах підстилки є всеїдні види, частка яких у буковому лісі становить 54-84%, а ялинниках – 34-50%.

Таблиця 8.

Чисельність (тис. особин/м кв.) і частка (%) трофічних груп фітонематод в окремих горизонтах підстилки в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини (Гл-1, Гл-4), 2015 р.

Показник, група	Екосистема, період вегетації								
	Бт-1			Гл-1			Гл-4		
	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь
	Чисельність L горизонту підстилки								
	177	262	183	122	135	133	95	155	136
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	0	0,1	0	28,6	29,8	27,8	25,6	24,6	23,2
Грибоїдні	1,1	0,7	0,9	19,7	23,6	19,7	24,9	20,0	20,7
Бактеріодні	8,1	20,4	26,0	2,4	4,0	2,4	4,7	8,9	6,6
Хижі	7,2	5,4	8,4	1,8	3,1	2,9	2,7	5,2	3,3
Всеїдні	83,5	73,4	64,7	47,5	39,5	47,2	42,1	41,3	46,2
Показник, група	Чисельність F горизонту підстилки								
	160	219	145	148	173	163	132	193	182
	Частка трофічних груп								
	Рослиноїдні	0,8	0,9	0,6	28,1	28,7	26,7	28,1	26,2
Грибоїдні	1,2	1,1	1,2	23,8	22,0	23,2	22,0	20,4	21,7
Бактеріодні	6,8	17,7	20,6	4,1	3,9	4,3	4,6	8,1	6,9
Хижі	15,5	16,8	21,6	1,5	4,6	3,5	6,3	6,0	5,8
Всеїдні	75,8	63,5	55,9	42,4	40,7	42,2	39,0	39,2	40,7
Показник, група	Чисельність H горизонту підстилки								
	240	546	285	188	247	204	197	293	268
	Частка трофічних груп								
	Рослиноїдні	2,9	2,0	1,6	27,3	27,3	25,4	31,7	28,7
Грибоїдні	0,7	0,3	0,8	22,8	22,8	24,6	23,5	20,2	21,9
Бактеріодні	5,9	11,6	16,7	4,4	6,9	5,8	6,0	7,4	6,9
Хижі	13,1	10,0	15,9	4,1	7,5	5,0	5,0	8,9	7,5
Всеїдні	77,4	76,1	65,0	41,4	35,6	39,3	33,8	34,8	34,3

Формування угруповань нематод підстилки в умовно первинній екосистемі та ялинниках має як спільні ознаки, так і відмінності. 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 більшу роль має трофічна група бактеріодних видів, тоді як у ялинниках домінують рослиноїдні та грибоїдні нематоди.

У всіх лісових екосистемах найбільш заселений нематодами верхній шар ґрунту, а з глибиною їх чисельність зменшується (табл. 9, 10).

Таблиця 9.

Чисельність (тис. особин/м кв.) і частка (%) трофічних груп фітонематод в окремих шарах ґрунту в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини (Гл-1, Гл-4), 2014 р.

Показник, група	Екосистема, період вегетації								
	Бт-1			Гл-1			Гл-4		
	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь
	Чисельність 0-5 см шару ґрунту								
	106,96	496	264,16	241,04	307,76	276,8	250	375,28	321,92
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,3	0,7	0,5	30,1	39,6	33,4	30,4	25,9	25,8
Грибоїдні	4,2	5,2	6,0	37,3	34,1	37,7	37,9	50,2	48,9
Бактеріоїдні	33,1	28,3	36,5	11,2	10,2	10,5	15,1	11,6	12,0
Хижі	34,3	20,7	33,3	11,9	7,8	9,0	6,3	4,4	4,8
Всеїдні	27,1	45,0	23,7	9,4	8,3	9,4	10,4	7,8	8,5
	Чисельність 10-15 см шару ґрунту								
	95,36	251,76	195,36	200,48	205,12	198,88	204,96	328,64	276,56
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	0,6	0,5	0,5	30,1	33,0	27,9	33,0	29,4	27,6
Грибоїдні	4,4	2,9	5,2	39,1	38,4	42,3	34,9	48,5	47,6
Бактеріоїдні	33,0	37,1	37,5	10,7	11,7	9,5	14,9	10,4	12,1
Хижі	36,3	29,4	28,1	10,4	8,4	8,7	5,7	3,9	4,4
Всеїдні	25,7	30,2	28,7	9,7	8,5	11,7	11,6	7,8	8,4
	Чисельність 20-25 см шару ґрунту								
	61,76	155,44	132,96	122,56	130,4	110,72	151,52	250,08	202,8
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	0,4	1,1	0,6	38,8	37,9	41,6	31,9	33,7	27,4
Грибоїдні	4,9	1,1	5,6	32,7	34,6	27,4	37,8	39,8	46,1
Бактеріоїдні	41,2	37,2	35,9	7,5	9,9	7,8	15,3	13,3	13,3
Хижі	28,8	30,9	25,3	8,2	5,7	6,9	4,4	4,9	3,7
Всеїдні	24,7	29,7	32,6	12,8	11,8	16,3	10,6	8,3	9,4

Відмінності між нематодними угрупованнями ґрунту мішаного букового лісу та ялинниками ще істотніші, ніж у підстилці. Зокрема, частка рослиноїдних видів у мішаному буковому лісі у всіх шарах ґрунту становить приблизно 1%, тоді як у ялинниках – 26-42%. Тобто, у різні періоди вегетаційного сезону і у всіх шарах ґрунту трофічна група рослиноїдних видів є домінантною групою у формуванні нематодного угруповання.

Грибоїдні види в угрупованні нематод ґрунту мішаного букового лісу становлять 1-6% і лише влітку 2015 р. їх частка була 18%. У ялинниках частка цієї трофічної групи становить 34-50%. При цьому різниці між заселенням окремих шарів ґрунту не спостерігається, не залежить вона і від періоду вегетації. На нашу думку, велика чисельність і частка у нематодному угрупованні грибоїдних видів нематод зумовлена тим, що основними агентами розкладу відмерлої хвої є гриби, а коріння хвойних порід завжди розвиває мікоризу, без якої розвиток хвойних погіршується або стає неможливим.

Частка бактеріодних нематод у всіх шарах ґрунту мішаного букового лісу в 2-4 рази більша ніж у ялинниках. Оскільки бактеріодні нематоди є основним джерелом живлення для хижих нематод, то це пояснює більшу у 3-8 разів частку в угрупованні нематод мішаного букового лісу хижих видів. В умовно первинній екосистемі більша частка всеїдних видів – 24-47% усього угруповання, тоді як у ялинниках вона становить лише 6-16%.

Таблиця 10.

Чисельність (тис. особин/м кв.) і частка (%) трофічних груп фітонематод в окремих шарах ґрунту в екосистемах мішаного букового лісу (Бт-1) та насадженнях ялини (Гл-1, Гл-4), 2015 р.

Показник, група	Екосистема, період вегетації								
	Бт-1			Гл-1			Гл-4		
	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь	Весна	Літо	Осінь
	Чисельність 0-5 см шару ґрунту								
	140,32	415,92	171,76	265,92	356,56	316,24	317,44	399,52	354,48
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,5	1,0	1,0	29,0	33,2	33,8	31,1	30,3	33,2
Грибоїдні	6,5	18,4	4,9	34,5	37,2	37,2	40,3	40,8	34,3
Бактеріодні	31,4	17,7	30,1	15,3	11,8	11,6	11,6	11,1	12,5
Хижі	33,7	16,0	30,5	12,1	10,0	9,8	5,1	4,0	4,3
Всеїдні	27,0	47,0	33,4	9,1	7,7	7,6	11,9	13,8	15,7
	Чисельність 10-15 см шару ґрунту								
Показник, група	118,08	290,72	147,52	227,04	307,76	277,12	250	341,04	309,12
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,2	1,0	1,2	28,2	35,8	34,9	33,5	33,0	34,1
Грибоїдні	4,1	16,4	4,2	38,2	37,2	37,3	36,4	38,9	35,6
Бактеріодні	32,2	22,0	28,5	13,5	11,2	10,7	13,4	9,5	10,6
Хижі	34,4	14,6	33,1	11,1	8,6	10,0	4,3	4,5	4,5
Всеїдні	28,2	46,0	32,9	9,1	7,3	7,1	12,4	14,1	15,1
	Чисельність 20-25 см шару ґрунту								
Показник, група	97,52	202,8	113,04	167,36	243,44	222,72	195,12	259,6	242,08
	Частка трофічних груп								
Рослиноїдні	1,0	0,4	1,2	31,0	37,5	37,1	35,2	34,7	37,1
Грибоїдні	5,4	15,3	3,5	39,3	38,8	38,8	40,1	36,1	34,3
Бактеріодні	32,6	24,6	27,0	10,3	8,9	9,0	13,6	10,1	10,0
Хижі	31,4	16,2	34,7	10,1	7,7	8,9	2,1	3,8	2,5
Всеїдні	29,6	43,5	33,5	9,4	7,1	6,2	9,1	15,2	16,1

Висновки

Угруповання нематод ґрунту ялиново-ялищевої бучини мають усі ознаки первинних нематодних комплексів, тоді як у досліджених ялинниках вони належать до вторинних, нестійких фітопатогенних комплексів. Угруповання ґрунтових нематод у ялинниках виступають як ендегенні чинники руйнування цих екосистем. Оскільки змінити ці угруповання нематод неможливо, то єдиним виходом покращення загальної ситуації цих лісових екосистем є їх реформатування у природні типи лісу.

- АНТРОПОГЕННІ ЗМІНИ БІОГЕОЦЕНОТИЧНОГО ПОКРИВУ В КАРПАТСЬКОМУ РЕГІОНІ / Голубець М.А., Козак І.І., Козловський М.П. та ін. – К.: Наук. думка, 1994. – 165 с.
- КОЗЛОВСЬКИЙ М.П. Оцінка функціональної організації ґрунтових безхребетних на основі фітонематодних угруповань // Науковий вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – Вип. 31. – С. 146-154.
- КОЗЛОВСЬКИЙ М.П. Фітонематоди наземних екосистем Карпатського регіону. – Львів: Манускрипт, 2009. – 316 с.
- ЕКОЛОГІЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ НАЗЕМНИХ ЕКОСИСТЕМ / Голубець М.А., Марискевич О.Г., Крок Б.О. та ін. – Львів: Поллі, 2003. – 180 с.
- DUNGER W., FIEDLER H.J. Methoden der Bodenbiologie. – Stuttgart, New York (Gustav Fischer Verlag), 1989. – 432 S.
- YEATES G.W., BONGERS T., DE GOEDE R.G.M. et al. Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists // Journal of nematology. – 1993. – Vol. 25, № 3. – P. 315-331.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФИТОНЕМАТОДНЫХ ГРУППИРОВОК ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В СМЕШАННЫХ БУКОВЫХ ЛЕСАХ СКОЛЕВСКИХ БЕСКИД И ЕЕ НАСАЖДЕНИЯХ

Н.П. Козловский, И.В. Медведева

Приведены результаты исследований видового разнообразия, таксономического распределения и принадлежности к трофическим группам почвенных нематод ели европейской в смешанных буковых лесах и ее насаждениях в Сколевских Бескидах. Проанализированы общие количественные характеристики заселенности отдельных горизонтов подстилки и слоев почвы нематодами, а также их трофическими группами в разные периоды вегетационного сезона в течение двух лет. Показаны изменения структурно-функциональной организации фитонематодных группировок в ельниках. Сделано предположение, что значительное увеличение абсолютных показателей численности растительноядных фитонематод в ельниках и их доли в общей группировке нематод является одной из эндогенетических причин их разрушения.

Ключевые слова: почвенные нематоды, видовое разнообразие, трофические группы, сезонная динамика, усыхание ели

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF PHYTONEMATODA COMMUNITIES OF THE EUROPEAN SPRUCE (*PICEA ABIES*) AND ITS CULTURES IN MIXED BEECH FORESTS OF THE SKOLIVSKI BESKYDY MTS

M. KOZLOVSKY, I. MEDVEDIEVA

The results on the studies of species diversity, taxonomical distribution and trophic dispersion of soil nematode communities of the European spruce (*Picea abies*) and its cultures in mixed beech forests of the Skolivski Beskydy Mts are presented. The general quantitative characteristics of the nematode population in several horizons of the litter and soil of spruce stands as well as trophic groups dispersion within different periods of vegetation season during 2 years (2014-2015) are analyzed. The changes of structural and functional organization of phytoneematoda communities in the spruce stands are shown in comparison with natural mixed forest ecosystem.

In comparison with virgin ecosystems there are significant changes within consortium structure of

the soil invertebrate communities in the managed or artificially formed up forest stands. It is related to the changes of their functional organization. However, the question still remains poorly investigated both from the point of view of biodiversity and functional aspects.

The mixed spruce-fir-beech forest ecosystems have the most occurrence in the initial vegetation cover of the Skolivski Beskydy Mts. Recently they have been replaced on the large areas by the stands of European spruce, which represent instable, disposed to diseases and wilt cultures. The situation needs an investigation of causes of the spruce forest stands instability. The soil nematodes are one of the group of organisms, which could make significant influence on this phenomenon. These animals have an influence immediately on 2 basic processes of the ecosystem functioning: destruction of the died off organic remnants and consumption of the solar energy by plants via immediate impact onto the root system.

The soil nematode communities of mixed spruce-fir-beech forest have all features of primary complexes, while they belong to derivative instable phytopathogenous complexes in the investigated spruce stands. The assumption is made, that significant increase of absolute numbers of phytovores in the replacing spruce stands, together with their shares in the nematode communities is one of endogenetic causes of the forest ecosystem's destruction. Since the change of these nematode communities is unreal, then the only way to improvement of the general situation in the derivate spruce forest ecosystems is its reconstruction into the natural forest types.

Key words: brown forest soils (burozems), lysimetric waters, nutrients

Надійшла 11.06.2017

Прийнята до друку 11.09.2017

Козловський М.П. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: myk234@ukr.net

KOZLOVSKY M. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: myk234@ukr.net

Медведєва І.В. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: medvedeva.iruna@gmail.com

MEDEVIEDIEVA I. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: medvedeva.iruna@gmail.com