

КАК ВЛИЯЕТ ИНВАЗИЯ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО *HERACLEUM SOSNOWSKYI* (UMBELLIFERAE) НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ?

©2025 Сущук А.А.*, Калинкина Д.С., Матвеева Е.М.

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (ИБ КарНЦ РАН), Петрозаводск, 185910 Россия
e-mail: *anna_sushchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 12.04.2025. После доработки 10.08.2025. Принята к публикации 18.08.2025

Впервые получены сведения о фауне почвенных нематод и структуре их сообществ в условиях инвазии борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. в северные луговые экосистемы. Исследование выполнено на территории Республики Карелия в окрестностях пос. Эссоила (Пряжинский район) и пос. Шуя (Прионежский район), где на данный момент существуют одни из самых обширных зарослей борщевика в регионе. Показано, что численность и разнообразие почвенных нематод в местах произрастания борщевика значительно варьировали, в структуре сообществ нематод доминировали бактериотрофы, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, то есть высокое обилие имели трофические группы нематод с широким спектром питания. На основе сравнительного анализа данных полевых сборов на двух модельных участках – монодоминантного растительного сообщества, образованного борщевиком, и контрольного лугового биоценоза выявлены изменения различных характеристик сообществ нематод, происходящие при внедрении борщевика в луговые экосистемы. Установлено, что в местах растительной инвазии происходит изменение доминирующих родов нематод и соотношения эколого-трофических групп, однако общее число выявленных таксонов нематод остаётся практически без изменений. Таким образом, внедрение нового для региона вида растения в природные сообщества не приводит к значительному снижению разнообразия фауны нематод. Регрессионный анализ показал наличие статистически значимых закономерностей между рядом параметров, характеризующих сообщества почвенных нематод (общая численность, индекс Маргалефа, обилие некоторых трофических групп нематод), и следующими экологическими факторами – кислотность почвы, содержание общего углерода и азота. Таким образом, проведённое исследование также позволило оценить роль почвенных условий как факторов формирования сообществ почвенных нематод в условиях инвазии *H. sosnowskyi* в луговые экосистемы.

Ключевые слова: растительные инвазии, почвенные нематоды, таксономическое разнообразие, структура сообществ, абиотические факторы, северные экосистемы.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-171-187

Введение

Проблема растительных инвазий и вытеснение инвазивными видами аборигенных представителей флоры и фауны является общемировой. Под инвазивными видами (также инвазионный, или инвазийный) понимают натурализовавшиеся чужеродные виды, в границах своего вторичного ареала внедряющиеся в естественные или полустественные сообщества и вытесняющие аборигенные виды или меняющие структуру сообществ. Эти виды могут представлять угрозу для местного видового или экосистемного био-

разнообразия, а также служить источником экономического ущерба или быть опасными для здоровья человека [Виноградова и др., 2010; Дгебуадзе, 2011; Инвазивные растения и животные ..., 2021]. На Северо-Западе России особого внимания заслуживает борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden., агрессивный инвазивный вид. Он формирует устойчивые популяции, способные к самоподдержанию без повторяющегося вселения [Антипина, Шуйская, 2009]. Формирование новых растительных сообществ под влиянием борщевика приводит к изменениям струк-

туры и функционирования всех компонентов природных сообществ, в том числе почвенных экосистем [Гольке и др., 2021; Лаптева и др., 2021; Glushakova et al., 2015; Čerevková et al., 2020].

Нематоды (круглые черви) представляют одну из наиболее многочисленных и разнообразных групп в почвенной фауне. Повсеместное распространение, большое количество видов с разнообразными типами питания, тесная трофическая связь с бактериями, грибами, растениями и активное участие в процессах преобразования органического вещества обеспечивают группе высокую значимость в экологических исследованиях при оценке состояния почвенных экосистем. Таким образом, нематоды имеют огромный потенциал как объекты биоиндикации, поскольку изменения структуры их сообществ предоставляют ценную информацию о степени нарушенности биотопа, о функциональном состоянии почвы, позволяя также делать выводы и о других биотических группах [Кудрин, Сущук, 2022; Bongers, 1990; Bongers, Ferris, 1999; Ferris et al., 2001].

Имеющиеся в литературе данные о сообществах почвенных нематод под влиянием инвазии новых видов растений немногочисленны и, кроме того, противоречивы. Так, численность нематод увеличивалась [Chen et al., 2007], снижалась [Fitoussi et al., 2016; Čerevková et al., 2020] или не изменялась [Yeates, Williams, 2001] под влиянием инвазий; разнообразие в целом снижалось [Renčo, Baležentienė, 2015; Lozzaro et al., 2018], но также инвазия растений была связана с появлением новых таксонов нематод [Yeates, Williams, 2001]; численность паразитов растений как снижалась, так и увеличивалась [Yeates, Williams, 2001; Morriën et al., 2012; Renčo, Baležentienė, 2015; Čerevková et al., 2020]; перестройка структуры сообществ, по разным сведениям, была связана с трофическими группами бактериотрофов, политрофов, нематод, ассоциированных с растениями, или паразитов растений [Renčo, Baležentienė, 2015; Čerevková et al., 2020]. В некоторых работах зарубежных авторов показано, что при инвазии и длительном произрастании растений (травянистых и древесных) в есте-

ственных биоценозах происходит изменение трофической структуры сообществ почвенных нематод в сторону увеличения доли бактериотрофов и снижения паразитов растений [Porazinska et al., 2007; Renčo, Baležentienė, 2015]. Такие закономерности авторы связывают с произрастанием инвазивных видов растений в местообитаниях, не свойственных для них, что предполагает отсутствие аборигенных патогенов, поражающих вид в естественных условиях.

Внедрение инвазивных видов растений оказывает влияние и на другие компоненты почвенной биоты. Инвазия *H. sosnowskyi* оказала негативное влияние на популяции аскомицетовых видов, при этом доля дрожжеподобных грибов, обладающих высокой гидролитической активностью (виды рода *Trichosporon*), увеличилась [Glushakova et al., 2015]. Ещё один инвазивный вид – недотрога желёзконосная *Impatiens glandulifera* Royle изменяет сообщества почвенных беспозвоночных [Tanner et al., 2013; Rusterholz et al., 2014], активность почвенных бактерий и сообщества почвенных грибов [Gaggini et al., 2018]. В частности, изучение влияния инвазии *I. glandulifera* в лесные биоценозы на сообщества почвенных микроорганизмов показало снижение биомассы бактериального компонента и изменение его структуры, в то же время для почвенных грибов отмечено снижение количества микоризных грибов и, как следствие, уменьшение биомассы микоризы по сравнению с незаселёнными участками [Gaggini et al., 2018, 2019].

Влияние инвазивных растений, приводящее к снижению видового и функционального разнообразия аборигенных растений, не всегда вызывает закономерную ответную реакцию разнообразия почвенных организмов на таксономическом или функциональном уровне. Так, внедрение *Reynoutria* spp. в природные экосистемы (Франция), несмотря на незначительное влияние на сообщества беспозвоночных на фоне уменьшения разнообразия растений, нарушает функциональные связи внутри почвенной пищевой сети, сокращая корреляции между детритофагами и хищниками (взаимоотношения по типу

«хищник – жертва») [Brousseau et al., 2021]. Полученные исследователями результаты раскрывают ещё один аспект воздействия растительных инвазий на экосистемы, также значимый для их стабильности и функционирования.

Таким образом, растительные инвазии трансформируют сразу многие компоненты экосистем – растительность, сообщества почвенных организмов и биоразнообразие в целом на различных его уровнях, – изменяя не только их состав, но и характер биотических взаимоотношений между отдельными компонентами.

В настоящем исследовании мы попытались ответить на вопрос, изменяются ли сообщества почвенных нематод при внедрении борщевика Сосновского в луговые экосистемы (на примере Республики Карелия). Для этого были исследованы монодоминантные растительные сообщества, образованные борщевиком, и контрольные луга, располагающиеся в непосредственной близости с местами инвазий. Нами была выдвинута гипотеза о формировании сообществ нематод с низким уровнем разнообразия, численности, доминированием нематод с низкими значениями по *c-p*-шкале (*r*-стратегии в широком смысле термина) и с изменением соотношения трофических групп под влиянием обеднения разнообразия растительности и становления монодоминантных растительных сообществ с борщевиком.

Материал и методика

Изучение разнообразия фауны, численности и структуры сообществ почвенных нематод в местах произрастания борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. выполнено на примере пос. Эссойла (Пряжинский район; 61°49' с. ш., 33°09' в. д.) и пос. Шуя (Прионежский район; 61°52' с. ш., 34°14' в. д.), где на данный момент существуют одни из самых обширных зарослей в Республике Карелия [Инвазивные растения и животные ..., 2021]. Полевые сборы выполнены на двух модельных участках в пределах каждой локации – в монодоминантном растительном сообществе, образованном борщевиком, и на контрольном луге.

Согласно геоботаническому описанию, в состав травяного яруса контрольного луга в пос. Эссойла входили виды семейства Роacea, одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria* L., клевер луговой *Trifolium pratense* L., горошек мышиный *Vicia cracca* L., лютик *Ranunculus* sp. Борщевик же образовывал сплошные заросли со 100%-м проективным покрытием.

В состав травяного яруса контрольного луга в пос. Шуя входили виды семейства Роacea, манжетка *Alchemilla* sp., тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L., купырь *Anthriscus* sp. Борщевик так же, как и в пос. Эссойла, образовывал сплошные заросли.

Образцы почвы были отобраны случайным образом из каждого биоценоза в пределах типичного однородного участка растительности (2×2 м) с использованием почвенного бура (диаметр 20 мм) на глубину 0–15 см в девяти повторностях ($n = 9$). Нематод выделяли модифицированным методом Бермана с экспозицией 48 ч, фиксация – ТАФом (триэтаноламин : формалин : вода в соотношении 2 : 7 : 91) [van Bezooijen, 2006]. Идентификацию нематод осуществляли на временных глицериновых препаратах. Устанавливали систематическую принадлежность (до уровня рода) не менее чем 100 особей нематод из каждой пробы с помощью микроскопа при увеличении 400–600×. Каждый таксон нематод относили к одной из шести эколого-трофических групп: бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Аср) [Yeates et al., 1993 a, b].

Для оценки состояния сообществ нематод и особенностей функционирования почвенных экосистем использованы следующие параметры: плотность популяций нематод (экз./100 г сырой почвы), таксономическое разнообразие (количество родов), индекс видового богатства Маргалефа D_{Mg} , индекс доминирования Симпсона C [Одум, 1975], эколого-трофическая структура сообществ нематод.

Проанализированы также эколого-популяционные индексы, разработанные для

сообществ нематод и характеризующие почвенную трофическую сеть, – индексы структурирования (structure index, SI) и обогащения (enrichment index, EI) [Ferris et al., 2001]. Индексы основаны на концепции функциональных групп нематод, которые, в свою очередь, определяются объединением трофики таксонов [Yeates et al., 1993a] и *c-p*-классов нематод [Bongers, 1990]. Таксоны нематод с различными экологическими стратегиями распределены в группы, выраженные в *c-p*-значениях по шкале Бонгерса (colonizers-persisters scale): от колонизаторов (*c-p* = 1), устойчивых к неблагоприятным условиям существования с быстрыми темпами размножения (*r*-стратегии в широком смысле), до персистеров (*c-p* = 5) с низкой репродуктивной способностью и повышенной чувствительностью к факторам окружающей среды (*K*-стратегии в широком смысле). Индекс EI основан на чувствительности функциональных групп нематод, не связанных с растениями, к возрастанию доступности пищевых ресурсов и характеризует обогащение почвы органикой. При его определении учитываются бактериотрофы и микотрофы с *c-p* = 1 и 2 соответственно, т.е. группы, связанные в своей трофике с активностью первичных потребителей детрита. SI вычисляется на основе функциональных групп нематод с высокими значениями (3–5) по *c-p*-шкале (B_{3-5} , M_{3-5} , P_{4-5} , X_{3-5}); индекс отражает увеличение числа трофических связей в экосистеме, степень зрелости почвенной трофической сети, сложность и стабильность среды обитания в целом. Подробное описание расчёта и интерпретации индексов представлено в статье Кудрина и Сущук [2022].

Фаунистический профиль, построенный при совмещении значений индексов SI и EI, даёт возможность охарактеризовать состояние почвенных трофических сетей и почвенной экосистемы [Ferris et al., 2001].

Результаты исследований будут проанализированы в виде попарных сравнений «Борщевик vs Борщевик» и «Борщевик vs Луг» в двух локациях. Числовые данные представлены в форме $M \pm SD$ (среднее значение $\pm$ стандартное отклонение). Статистическая обработка данных проведена с использованием U-критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney,

U-test). Различия между группами считали достоверными при $p < 0.05$.

Ординация сообществ почвенных нематод исследованных биоценозов проведена методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) с использованием индекса Брея – Кертиса на основе относительного обилия таксонов нематод. Оценку различий сообществ нематод между исследованными биоценозами проводили с помощью анализа группового сходства проб (ANOSIM). Различия между группами признавали значимыми при $p < 0.05$ (с учётом поправки Бонферрони). Процедуру анализа процента подобия (similarity percentage, SIMPER) применяли для установления таксонов, которые вносят наибольший вклад (в%) в различия анализируемых сообществ.

Для изучения зависимости между различными параметрами сообществ нематод (далее – нематологические параметры) и почвенными характеристиками использованы методы множественной линейной регрессии и обобщённых аддитивных моделей (GAM). Множественная линейная регрессия применялась для оценки линейных связей между зависимой переменной (нематологические параметры) и независимыми переменными или предикторами (почвенные характеристики). В общем виде уравнение регрессии имеет следующий вид: $y = b + a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_nx_n$, где y – зависимая переменная (нематологический параметр); $x_1 \dots x_n$ – независимая переменная или предиктор (почвенные характеристики); $a_1 \dots a_n$, b – коэффициенты регрессии.

Значимость отличий коэффициентов регрессии от нуля проверяли критерием Стьюдента t . В качестве критического уровня значимости отличий p принято стандартное значение $\alpha = 0.05$. При подтверждении нулевой гипотезы о незначимости отличий ($p > 0.05$) соответствующие предикторы по одному, начиная с имеющего наибольшее p , исключали из модели. Модельные параметры на каждом шаге пересчитывали. Адекватность моделей исходным данным проверяли критерием Фишера F , сравнивая межгрупповую дисперсию с внутригрупповой. Качество аппроксимации оценивали по коэффициенту детерминации R^2 .

Использование обобщённых аддитивных моделей (GAM), в частности сглаживающих функций (сплайны), не показало статистически значимых нелинейных связей между изученными нематологическими и почвенными параметрами.

Статистические анализы выполнены при помощи программы PAST 3.19 [Hammer et al., 2001] и программного пакета R [R Core Team, 2020].

Анализ почвенных свойств выполнен по общепринятым методикам [Аринушкина, 1970]. Оценивали pH водный и солевой – потенциометрически (pH метр Hanna), содержание общего углерода (C, %) – сжиганием по Тюрину со спектрофотометрическим окончанием (спектрофотометр СФ-2000, Россия), содержание общего азота (N, %) – сжиганием по Кьельдалю с титриметрическим и спектрофотометрическим окончанием, подвижного фосфора (Р под., %) и калия (К под., мг/кг) – по Кирсанову со спектрофотометрическим окончанием (фосфор) (спектрофотометр СФ-2000, Россия) и атомно-эмиссионным окончанием (калий) (атомно-абсорбционный спектрофотометр АА-7000, Shimadzu, Япония), нитратного азота – потенциометрическим методом (потенциометр «Анион-4100», Россия). Данные получены с использованием оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН.

Для выполнения исследования почвенных нематод использовано научное оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

Почвенные параметры. Анализ почвенных параметров показал, что почвы контрольных лугов (в двух локациях) выделяются более высоким содержанием углерода и азота, а также меньшим уровнем кислотности, чем почвы мест произрастания борщевика. В почве луга в пос. Шуя обнаружено самое высокое содержание углерода. В почве под борщевиком в пос. Эссойла выявлены самые низкие значения уровня pH сол., содержания углерода, азота, калия и нитратного азота (табл. 1).

Таксономическое разнообразие и численность нематод. Установлено, что разнообразие фауны нематод в местах произрастания борщевика в пос. Шуя составляло 31 род, а в пос. Эссойла – 20 родов. Таксономическое разнообразие по индексу Маргалефа D_{Mg} в первом случае значимо выше, чем во втором (Mann-Whitney U-test, $p < 0.05$), но различия между местами произрастания борщевика и луговыми биоценозами и в пос. Шуя, и в пос. Эссойла незначимы (Mann-Whitney U-test, $p > 0.05$). Более высокие значения индекса доминирования Симпсона отмечены в двух локациях пос. Эссойла (табл. 2).

Общий список выявленных в исследовании таксонов почвенных нематод представлен в таблице 3. Различия общей численности почвенных нематод во всех биотопах случайны (Mann-Whitney U-test, $p > 0.05$).

Эколого-трофическая структура сообществ нематод. Структура сообществ почвенных нематод в местах произрастания борщевика характеризовалась доминированием политрофов и сходным обилием нематод,

Таблица 1. Почвенные параметры в биотопах, сформированных сплошными зарослями борщевика, и в контрольных луговых биоценозах на территории Республики Карелия

Биотоп		pH вод.	pH сол.	C, %	N, %	Р под, %	К под, мг/кг	N от NO ₃ , мг/кг почвы
Шуя	Борщевик	5.30	5.46	15.76	0.30	0.029	200	66
	Луг	5.80	5.83	21.82	0.41	0.029	140	39
Эссойла	Борщевик	5.68	5.00	7.98	0.26	0.031	110	24
	Луг	5.64	5.37	11.92	0.37	0.040	366	41

Примечание: pH вод. – кислотность (водная вытяжка); pH сол. – кислотность (солевая вытяжка); C, %, – органический углерод; N, %, – общий азот; Р под., %, – подвижный фосфор; К под., мг/кг, – подвижный калий; N от NO₃, мг/кг, – нитратный азот.

Таблица 2. Характеристики сообществ почвенных нематод в местах инвазии *Heracleum sosnowskyi* в сравнении с контрольными луговыми биоценозами на территории Республики Карелия

Параметр	Шуя, борщевик <i>n</i> = 9	Эссойла, борщевик <i>n</i> = 9	Шуя, луг <i>n</i> = 9	Эссойла, луг <i>n</i> = 9
Численность и таксономическое разнообразие				
Численность, экз./100 г почвы	1639 ± 726 ^a	2758 ± 1251 ^a	1777 ± 588 ^a	1748 ± 516 ^a
Общее число родов нематод	31	20	31	19
Индекс D_{Mg}	4.05 ± 0.48 ^a	2.40 ± 0.43 ^b	4.01 ± 0.21 ^a	2.41 ± 0.20 ^b
Индекс <i>C</i>	0.08 ± 0.05 ^a	0.12 ± 0.11 ^b	0.10 ± 0.02 ^a	0.17 ± 0.06 ^b
Относительное обилие эколого-трофических групп нематод, %				
Б	20.6 ± 7.0 ^a	43.9 ± 11.6 ^b	19.6 ± 5.0 ^a	20.4 ± 5.1 ^a
М	12.1 ± 8.0 ^a	4.6 ± 3.9 ^b	13.0 ± 5.7 ^a	16.8 ± 8.2 ^a
П	26.6 ± 19.5 ^{ab}	21.0 ± 17.2 ^a	12.0 ± 7.1 ^b	27.2 ± 12.4 ^a
Х	1.6 ± 1.1 ^a	0 ^b	2.3 ± 2.0 ^a	0 ^b
Аср	21.0 ± 9.7 ^{ab}	18.7 ± 10.8 ^a	29.9 ± 5.7 ^b	28.7 ± 10.3 ^b
Пр	18.1 ± 9.9 ^a	11.8 ± 8.5 ^b	23.2 ± 5.0 ^a	6.9 ± 4.4 ^b
Численность эколого-трофических групп нематод, экз./100 г почвы				
Б	337 ± 184 ^a	1211 ± 609 ^b	345 ± 138 ^a	356 ± 167 ^a
М	198 ± 85 ^{ab}	128 ± 109 ^a	231 ± 146 ^{ab}	293 ± 193 ^b
П	436 ± 349 ^{ab}	579 ± 177 ^a	213 ± 112 ^b	476 ± 270 ^a
Х	26 ± 23 ^a	0 ^b	42 ± 33 ^a	0 ^b
Аср	344 ± 151 ^a	515 ± 415 ^a	534 ± 225 ^a	502 ± 151 ^a
Пр	298 ± 140 ^a	325 ± 312 ^{ab}	412 ± 154 ^a	121 ± 94 ^b

Примечания: *n* – объём выборки (число проб), числовые данные представлены в форме $M \pm SD$ (среднее значение ± стандартное отклонение). Значения с различными буквенными обозначениями в строке статистически различаются (Mann-Whitney U-test, $p < 0.05$): Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Х – хищники; Аср – нематоды, ассоциированные с растениями; Пр – паразиты растений. D_{Mg} – индекс видового богатства Маргалефа, *C* – индекс доминирования Симпсона.

ассоциированных с растениями, и бактериотрофов в пос. Шуя (см. табл. 2). Хищные нематоды обнаружены с незначительным относительным обилием (1.6%) только в почве биотопа пос. Шуя. В биотопе пос. Эссойла преобладали бактериотрофы (со значительным отрывом – 44% от фауны) и политрофы, которым незначительно уступали нематоды, ассоциированные с растениями (см. табл. 2).

Так, анализ эколого-трофической структуры сообществ нематод локаций в пос. Шуя показал, что в почве в месте произрастания борщевика на первой позиции в ряду доминирования трофических групп находятся политрофы. В почве контрольного луга нематоды, ассоциированные с растениями, являются доминирующей группой, позицию субдоминан-

та занимают паразиты растений (см. табл. 2). Обращает на себя внимание, что относительное обилие трёх трофических групп (бактерио-, микотрофы и хищники) представлено в двух сравниваемых сообществах сходно, однако различия статистически незначимы и для других групп.

В структуре сообщества нематод в почве под борщевиком в пос. Эссойла, как было отмечено выше, преобладали бактериотрофы, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями. В луговом же биоценозе относительное обилие нематод-бактериотрофов значимо (при $p < 0.05$) ниже, а микотрофов и нематод, ассоциированных с растениями, – выше, чем под борщевиком (см. табл. 2). Кроме того, обилие нематод-паразитов расте-

Таблица 3. Среднее относительное обилие (%) таксонов почвенных нематод в местах произрастания борщевика и в контрольных луговых биоценозах

Таксоны	Функциональная группа	Шуя		Эссойла	
		Борщевик	Луг	Борщевик	Луг
Отряд Enoplida Filipjev, 1929					
Семейство Alaimidae Micoletzky, 1922					
Alaimus De Man, 1880	Б4	0.9	1.1	1.2	0
Отряд Triplonchida Cobb, 1920					
Семейство Diphtherophoridae Micoletzky, 1922					
Diphtherophora de Man, 1880	М3	2.1	2.6	0	0
Отряд Dorylaimida Pearse, 1942					
Семейство Tylencholaimellidae Jairajpuri, 1964					
Doryllium Cobb, 1920	М4	2.4	4.6	0	0
Семейство Dorylaimidae de Man, 1876					
Mesodorylaimus Andr�ssy, 1959	П5	4.7	0	0.5	0
Prodorylaimium Andr�ssy, 1969	П4	15.9	0.3	0	0
Семейство Qudsianematidae Jairajpuri, 1963					
Eudorylaimus Andr�ssy, 1959	П4	4.1	9.1	20.5	27.0
Epidorylaimus Andr�ssy, 1986	П4	1.9	2.4	0	0
Семейство Aporcelaimidae Heyns, 1965					
Aporcelaimellus Heyns, 1965	П5	0	0.2	0	0.2
Отряд Mononchida Jairajpuri, 1969					
Семейство Mononchidae Chitwood, 1937					
Clarkus Jairajpuri, 1970	X4	0	1.0	0	0
Семейство Mylonchulidae Jairajpuri, 1969					
Mylonchulus Cobb, 1916	X4	1.6	1.3	0	0
Отряд Monhysterida Filipjev, 1929					
Семейство Monhysteridae De Man, 1876					
Eumonhystera Andr�ssy, 1981	Б2	0	0.2	0	0
Отряд Plectida Malakhov, 1982					
Семейство Plectidae �rley, 1880					
Plectus Bastian, 1865	Б2	3.1	5.3	0.7	0.6
Anaplectus De Coninck & Stekhoven, 1933	Б2	0	0	9.8	0.2
Отряд Rhabditida Chitwood, 1933					
Семейство Panagrolaimidae Thorne, 1937					
Panagrobelus Thorne, 1939	Б1	0.1	0	0	0
Panagrolaimus Fuchs, 1930	Б1	0.5	1.9	0.5	2.4
Семейство Cephalobidae Filipjev, 1931					
Acrobeloides Cobb, 1924	Б2	1.6	0.2	1.1	1.7
Cephalobus Bastian, 1865	Б2	8.0	4.2	3.4	4.1
Chiloplacus Thorne, 1937	Б2	0.7	1.7	6.4	3.3
Eucephalobus Steiner, 1936	Б2	4.1	3.0	7.4	5.3
Heterocephalobus Brzeski, 1960	Б2	0	0.2	0	0
Семейство Rhabditidae �rley, 1880					
Rhabditis Dujardin, 1845	Б1	1.5	1.6	11.8	0
Mesorhabditis Osche, 1952	Б1	0.1	0.2	1.6	2.8
Семейство Tylenchidae �rley, 1880					
Boleodorus Thorne, 1941	Acp2	0	0.6	0	0
Filenchus Andr�ssy, 1954	Acp2	8.0	5.3	0.4	1.2
Malenchus Andr�ssy, 1968	Acp2	1.8	0.6	1.1	0.4

<i>Aglenchus</i> Andrassy, 1954	Acp2	8.7	19.2	17.2	26.2
<i>Coslenchus</i> Siddiqi, 1978	Acp2	1.4	3.5	0	0.9
<i>Lelenchus</i> Andrassy, 1954	Acp2	0.4	0.7	0	0
<i>Tylenchus</i> Bastian, 1865	Acp2	0.7	0	0	0
Семейство Anguinidae Nicoll, 1935					
<i>Ditylenchus</i> Filipjev, 1936	M2	1.1	0.6	1.6	1.2
Семейство Belonolaimidae Whitehead, 1959					
<i>Tylenchorhynchus</i> Cobb, 1913	Пр3	1.1	0.3	0	0
<i>Nagelus</i> Thorne & Malek, 1968	Пр3	1.6	4.2	0	0
Семейство Tylenchulidae Skarbilovich, 1947					
<i>Paratylenchus</i> Micoletzky, 1922	Пр2	0.8	0	8.3	1.1
Семейство Pratylenchidae Thorne, 1949					
<i>Pratylenchus</i> Filipjev, 1936	Пр3	0.3	0	3.5	5.8
Семейство Hoplolaimidae Filipjev, 1934					
<i>Helicotylenchus</i> Steiner, 1945	Пр3	14.3	18.7	0	0
Семейство Aphelenchoididae Skarbilovich, 1947					
<i>Aphelenchoides</i> Fischer, 1894	M2	1.5	1.2	0.5	2.0
Семейство Aphelenchidae Fuchs, 1937					
<i>Aphelenchus</i> Bastian, 1865	M2	5.0	4.0	2.5	13.6
Итого таксонов – 37		31	31	20	19

Примечания: функциональная группа [Ferris et al., 2001] – это объединение трофической группы таксона [Yeates et al., 1993a] и значения (от 1 до 5) по *c-p*-шкале Бонгера [Bongers, 1990]. Трофические группы: Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Х – хищники; Аср – нематоды, ассоциированные с растениями; Пр – паразиты растений.

ний в почве луга ниже, чем под борщевиком, однако различия статистически незначимы ($p = 0.72$). Но в целом можно отметить, что оба сообщества имеют сходную структуру.

Доминирующие таксоны почвенных нематод. Отмечены изменения доминирующих таксонов почвенных нематод лугового биоценоза в пос. Эссыла при внедрении в него борщевика. Так, в почвах лугового биоценоза доминируют политрофы рода *Eudorylaimus* и нематоды, ассоциированные с растениями рода *Aglenchus*, также высоко обилие микотрофов рода *Aphelenchus* (см. табл. 3). Под борщевиком первые два доминанта (pp. *Eudorylaimus*, *Aglenchus*) сохраняются, но здесь обильны бактериотрофы двух родов – *Anaplectus* и *Rhabditis*, которые практически не представлены в почве луга. Также стоит обратить внимание на два доминирующих таксона фитопаразитических нематод: под борщевиком это р. *Paratylenchus* (эктопаразит корневой системы растений), в луговом биоценозе – р. *Pratylenchus*, который является мигрирующим эндопаразитом корней растений.

В пос. Шуя также отмечены различия доминирующих таксонов нематод в почве лугового биоценоза и борщевика, однако иного характера. Так, в почве луга доминируют нематоды, ассоциированные с растениями р. *Aglenchus*, паразиты растений р. *Helicotylenchus* и политрофы р. *Eudorylaimus*. Под борщевиком первые два доминанта (pp. *Helicotylenchus*, *Aglenchus*) сохраняются, хотя их относительное обилие и снижается, а наибольшую численность имеют всеядные нематоды р. *Prodorylaimium*, которые практически не представлены в почве луга (см. табл. 3). Таким образом, обращает на себя внимание смена доминирующих таксонов из группы нематод-политрофов: под борщевиком это р. *Prodorylaimium*, в луговом биоценозе – р. *Eudorylaimus*.

Ординация сообществ почвенных нематод в местах произрастания борщевика и в луговых биоценозах. Ординация, проведенная методом неметрического многомерного шкалирования на основе относительного обилия таксонов нематод, продемонстрировала весьма четкое и статистически значи-

мое разделение сообществ почвенных нематод под борщевиком в посёлках Эссойла и Шуя (ANOSIM-тест; $R = 0.82$; $p = 0.0006$) и в луговой почве этих двух посёлков ($R = 0.99$; $p = 0.0006$) (рис. 1). С другой стороны, различия сообществ нематод борщевика и контрольного луга, хотя и статистически значимы, но имеют заметно более низкий уровень (Эссойла: $R = 0.26$; $p = 0.0258$; Шуя: $R = 0.27$; $p = 0.0018$). Таким образом, локальные условия региона исследования в большей степени определяют особенности разнообразия фауны почвенных нематод, чем фактор растительной инвазии.

На основании процедуры SIMPER выделены дифференцирующие таксоны ранга рода для каждой из исследованных групповых пар: «Борщевик, Шуя и Борщевик, Эссойла», а также «Луг, Шуя и Луг, Эссойла», которые различаются главным образом вкладом нематод р. *Eudorylaimus* и р. *Helicotylenchus* в фауну; сообщества нематод в паре «Борщевик, Эссойла и Луг, Эссойла» различаются за счёт

рр. *Aglenchus*, *Eudorylaimus*, *Aphelenchus*, *Rhabditis*, *Anaplectus*; а в паре «Борщевик, Шуя и Луг, Шуя» – за счёт нематод рр. *Prodoxylaimus*, *Aglenchus*, *Eudorylaimus*, *Helicotylenchus*, *Filenchus*.

Эколого-популяционные индексы. Состояние трофических сетей и степень нарушения почвенных экосистем были оценены с помощью фаунистического профиля сообществ нематод, полученного на основе эколого-популяционных индексов SI и EI и представленного графически в двумерном пространстве (рис. 2).

Соотношение эколого-популяционных индексов характеризует почвенную экосистему в месте произрастания борщевика в пос. Шуя как ненарушенную со структурированной почвенной трофической сетью (квадрат С фаунистического профиля), луговой биоценоз в этом посёлке с несколько более высокими значениями индекса обогащения располагается на границе квадратов В и С профиля.

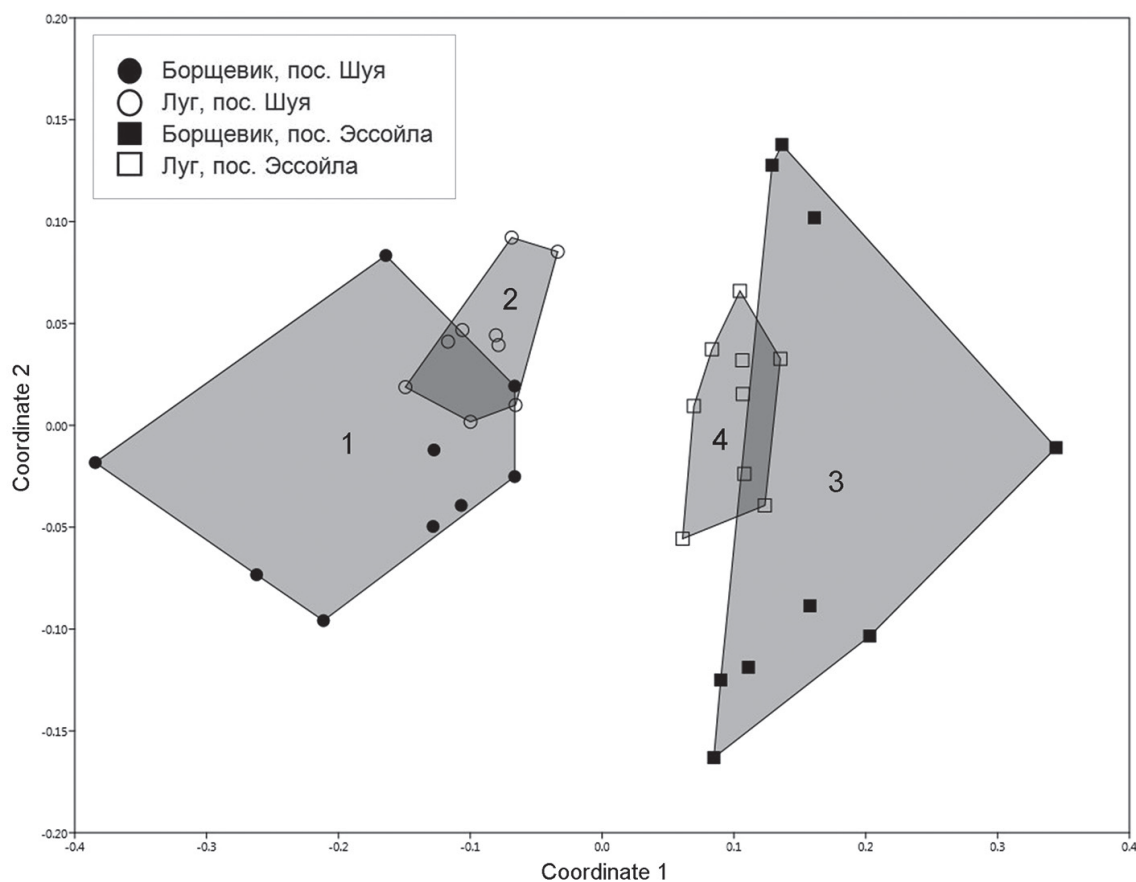


Рис. 1. Ординационная диаграмма nMDS сообществ почвенных нематод на основе относительного обилия таксонов нематод из мест произрастания борщевика Сосновского и контрольных луговых биоценозов на территории Республики Карелия: 1 – борщевик; 2 – луг (пос. Шуя); 3 – борщевик; 4 – луг (пос. Эссойла).

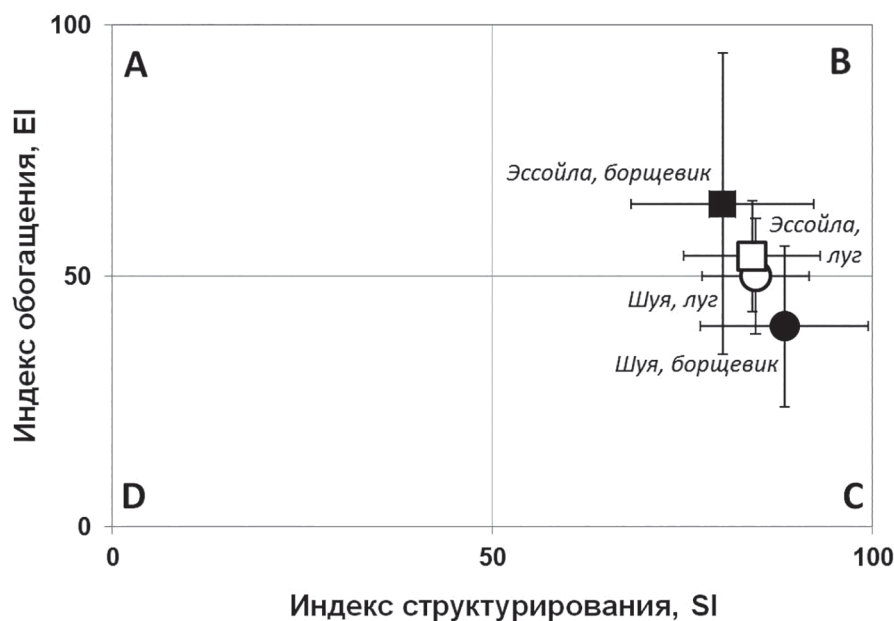


Рис. 2. Фаунистический профиль, характеризующий почвенную трофическую сеть мест произрастания борщевика Сосновского и контрольных луговых биоценозов на территории Республики Карелия [Ferris et al., 2001]: А – слаборазвитые почвенные экосистемы с высоким уровнем нарушенности (disturbed); В – зрелые экосистемы с низким или средним уровнем нарушенности (maturing); С – структурированные ненарушенные экосистемы (structured); D – деградированные почвенные экосистемы, находящиеся в условиях стресса (degraded).

Почвенная экосистема в месте произрастания борщевика в пос. Эссойла оценивается как зрелая с низким/средним уровнем нарушенности (квадрат В), луг в этом посёлке имеет сходные характеристики и располагается в том же квадрате.

Индекс структурирования имел высокие (больше 50) и сходные во всех исследованных биоценозах значения, что указывает на сложную многокомпонентную почвенную трофическую сеть. Индекс же обогащения EI, характеризующий количество доступной органики в почве, варьировал сильнее (в среднем от 39.9 до 64.3).

Таким образом, значительного снижения величин эколого-популяционных нематологических индексов в местах инвазии борщевика не установлено, а выявленное соотношение индексов указывает на малонарушенные или ненарушенные почвенные экосистемы в исследованных биоценозах. Можно предположить, что индексы SI и EI малоинформативны как биоиндикационные параметры при оценке трансформации сообществ нематод и экосистем в целом в ходе растительных инвазий.

Оценка влияния почвенных параметров на различные характери-

ки сообществ почвенных нематод. Для установления связей между различными характеристиками сообществ нематод и почвенными условиями в местах произрастания борщевика и в контрольных луговых биоценозах выполнен регрессионный анализ (табл. 4). Показана достоверная положительная связь между содержанием углерода (C, %) в почве и индексом Маргалефа D_{Mg} . Наиболее полно исследованные почвенные характеристики объяснили вариацию численности и относительного обилия бактериотрофов, что показывают значения коэффициента детерминации R^2 (0.53 для численности, 0.63 для относительного обилия).

Численность и относительное обилие бактериотрофов, а также относительное обилие микотрофов, то есть нематод низких трофических уровней, положительно коррелировали с уровнем pH почвы. В то же время для бактериотрофов (по относительному обилию) показана отрицательная связь с содержанием общего углерода и азота. Кроме того, относительное обилие паразитов растений и хищников (нематоды высокого трофического уровня) прямо коррелировало с количеством углерода и азота в почве. Таким образом, статистически значимые закономерности получены

Таблица 4. Результаты множественного линейного регрессионного анализа, показывающие зависимости между некоторыми параметрами сообществ почвенных нематод и почвенными характеристиками

Параметры	pH сол.	pH вод.	C, %	N, %	R ²	F	p
Численность нематод, экз./100 г почвы							
Общая	–1404*	–	–	–	0.15	7.27	0.011
Бактериотрофы	–	1575***	–	–8302.7***	0.53	21.57	< 0.001
Политрофы	–	–	–25.85*	–	0.12	6.12	0.018
Относительное обилие, %							
Бактериотрофы	–	29.317*	–1.299*	–117.68**	0.63	15.18	< 0.001
Микотрофы	11.059*	–	–	–	0.10	5.28	0.027
Паразиты растений	–	–	1.7670***	0.227*	0.40	12.85	< 0.001
Хищники	–	–	0.2975**	–	0.41	23.74	< 0.001
Индексы							
Индекс Маргалефа	–	–1.027**	0.089***	–	0.59	26.11	< 0.001

Примечания: в таблице приведены коэффициенты *a* для соответствующих предикторов (почвенные характеристики), полученные в результате множественного линейного регрессионного анализа. Обозначения предикторов: pH сол. – кислотность (солевая вытяжка); pH вод. – кислотность (водная вытяжка); C, %, – органический углерод; N, %, – общий азот. R² – коэффициент детерминации (статистический показатель, который показывает, насколько хорошо изученные факторы окружающей среды объясняют вариацию нематологических параметров); F – критерий Фишера; p – статистическая значимость всей модели. Для обозначения значимости коэффициентов *a* использованы следующие символы: * – *p* < 0.05; ** – *p* < 0.01; *** – *p* < 0.001. Статистический анализ выполнен при помощи программного пакета R.

между рядом нематологических параметров и следующими экологическими факторами, вносящими весомый вклад в формирование локальных почвенных условий среды обитания педобионтов, – это кислотность почвы (солевая и водная вытяжка), содержание общего углерода (C, %) и азота (N, %).

Обсуждение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что численность и таксономическое разнообразие почвенных нематод не изменяются в местах произрастания борщевика по сравнению с контрольными лугами. Тот факт, что разнообразие почвенных нематод остаётся на одном уровне в условиях растительной инвазии, согласуется с литературными данными [Renčo et al., 2019; Čerevková et al., 2020], но также противоречит некоторым другим исследованиям, в которых было выявлено его снижение [Renčo, Baležentienė, 2015]. Несмотря на отсутствие значимых различий для показателя общей численности, обращает на себя внимание тренд на его увеличение под борщевиком в одной из исследованных локаций, происходящий за счёт нематод-бактериотрофов.

Известно, что надземная часть *H. sosnowskyi* характеризуется высоким содержанием легко минерализуемых соединений, прежде всего сахаров. Их корневая система также содержит значительное количество лабильных, легкоокисляемых соединений, является основным источником легкодоступного органического вещества в почвах и подвергается деструкции специфическими дрожжевыми сообществами [Лаптева и др., 2021]. Данные особенности вида-вселенца могут оказывать косвенное благоприятное влияние на нематод-бактериотрофов, способствуя возрастанию их численности.

С другой стороны, бактериотрофы, обладая широкой экологической пластичностью и высокой устойчивостью к различным нарушениям среды, способны адаптироваться к изменениям условий. Кроме того, доминирующие под борщевиком в пос. Эссоила таксоны из группы бактериотрофов – это рр. *Rhabditis* и *Anaplectus*, имеющие значения 1, 2 по *c-p*-шкале Бонгера и считающиеся *r*-стратегами [Bongers, 1990]. Можно заключить, что сформулированная гипотеза о доминировании нематод с низкими значениями по *c-p*-шкале (или *r*-стратегов) в местах

внедрения борщевика не подтвердилась, хотя закономерность и была выявлена в одном локальном местообитании. В целом, анализируя сведения, имеющиеся в литературе, можно отметить, что общая численность нематод в почве под борщевиком как снижалась [Renčo, Baležentienė, 2015; Čerevková et al., 2020], так и демонстрировала разнонаправленные тренды – снижалась или несколько повышалась (за счёт группы бактериотрофов) в зависимости от локации [Renčo et al., 2019].

Таким образом, внедрение нового для региона вида растения в природные сообщества не приводит к значительному снижению численности и разнообразия фауны почвенных нематод, как можно было ожидать в условиях монодоминантных растительных группировок, а значит, предложенная гипотеза в отношении данных параметров не подтвердилась.

В исследованиях почвенных нематод в условиях растительных инвазий авторы отмечают, что эколого-трофическая структура сообществ зависит от разных факторов: типа экосистемы, в которую внедряется инвазивное растение, сезона отбора проб [Čerevková et al., 2020], почвенных характеристик и особенностей растительности, в частности от присутствия других видов растений, кроме инвазивного (показано на примере *H. mantegazzianum*) [Renčo et al., 2021].

Согласно данным литературы, эколого-трофическая структура сообществ нематод в местах произрастания борщевика варьировала значительно: так, отмечено доминирование бактериотрофов и паразитов растений [Renčo, Baležentienė, 2015; Renčo et al., 2019, 2021], нематод, ассоциированных с растениями (root-fungal feeders) [Renčo, Baležentienė, 2015], и фитотрофов в целом (при совместном рассмотрении двух групп, Пр и Аср) [Čerevková et al., 2020]. В данном исследовании в почве выявлено преобладание бактериотрофов, политрофов и нематод, ассоциированных с растениями. Более высокое обилие политрофов (8.9–13.7%) ранее было отмечено под борщевиком в Литве [Renčo, Baležentienė, 2015], другие же исследователи, наоборот, сообщают о низкой численности группы из-за возможной чувствительности к инвазии [Renčo et al., 2019; Čerevková et al., 2020].

Увеличение численности нематод-политрофов отмечалось и нами ранее в собственных исследованиях агроценозов на севере Карелии [Matveeva et al., 2023]. Сообщалось, что некоторые виды нематод-политрофов *in vitro* питались другими нематодами, проявляя хищническое поведение, инцистированными амёбами, гифами грибов, водорослями и даже бактериальными колониями [Muschio, Traunspurger, 2009]. Известно, что нематоды, ассоциированные с растениями, также имеют широкий спектр питания: они факультативно связаны с растением, способны питаться как за счёт эпидермальных клеток корней, так и содержимым гифов грибов [Yeates et al., 1993a; Okada, Narada, 2007]. Можно предположить, что именно всеядность даёт большие преимущества в сообществах с нестабильной растительной группировкой в условиях Севера.

Известно, что группа нематод-паразитов растений реагировала на внедрение борщевика в экосистему снижением не только численности в целом, но и отдельных её представителей [Renčo, Baležentienė, 2015; Renčo et al., 2019; Čerevková et al., 2020]. Авторы связывают полученную закономерность с особенностями строения корневой системы (стержевая корневая система), которые ограничивают возможность питания фитопаразитов, а также с выделением вторичных метаболитов – токсичных фуранокумаринов, которые вырабатываются растениями в качестве защитного механизма [Jandová et al., 2014; Renčo et al., 2019]. Полученные нами данные не в полной мере согласуются с вышеупомянутыми исследованиями: в пос. Шуя выявлено некоторое снижение обилия фитопаразитов, тогда как в пос. Эссойла, напротив, его увеличение; при этом процент группы в сообществах в почве под борщевиком сохраняется на довольно высоком уровне (12–18%). Так, можно заключить, что типичные для региона таксоны фитопаразитических нематод, имеющие высокую встречаемость в луговых почвах Карелии (например, pp. *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*), способны успешно питаться и поддерживать свою численность на борщевике, чужеродном виде растения.

В целом трофическими группами, обилие

которых статистически значимо изменилось под влиянием растительной инвазии, являются бактериотрофы, микотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, причём данные закономерности зафиксированы только в одной исследованной нами локации. Многие авторы отмечают, что реакцию педобионтов на вторжение чужеродного растения определяет не только сам факт инвазии, но и характеристики исходного местообитания [Renčo et al., 2019; De Almeida et al., 2022]. Предполагают, что инвазивные растения скорее не прямо влияют на почвенную фауну, а через модификацию параметров окружающей среды, которые могут изменяться или не изменяться в зависимости от типа местообитания [De Almeida et al., 2022]. Например, изучение почвенных химических показателей в местах внедрения семи разных видов растений показало влияние инвазии, специфичное для конкретного места: концентрации элементов питания увеличивались на участках с изначально низким их уровнем и уменьшались при противоположных условиях; закономерность была значимой для калия, магния, фосфора, марганца и азота [Dassonville et al., 2008].

В данном исследовании статистически значимые закономерности получены между рядом нематологических параметров и следующими экологическими факторами – кислотность почвы, содержание углерода и азота. В целом кислотность, а также обеспеченность азотом и углеродом относятся к наиболее важным факторам, действующим в почве, они незаменимы для функционирования всех организмов [Федорец, Бахмет, 2003]. Установленная нами достоверная связь между содержанием углерода и разнообразием нематод (по индексу Маргалефа) подтверждается литературными данными, полученными для различных типов биоценозов [Gutiérrez et al., 2016; Liu et al., 2016; Renčo et al., 2020]. Количество и качество органического вещества почвы определяют её формирование и, как следствие, влияют на состав и структуру растительного, бактериального, грибного и других компонентов. Повышение содержания органики в почве обеспечивает богатую и разнообразную пищевую базу, что способ-

ствует разнообразию и обилию почвенной биоты. Кроме того, согласно полученным данным, нематоды низких трофических уровней (бактериотрофы, микотрофы) оказались более чувствительны к кислотности почвы, и, несмотря на важную опосредованную роль достаточной обогащённости почв органическим веществом, это не является единственным ключевым фактором для нематод. Кислая среда может приводить к снижению биологической активности почв, подавлять размножение бактерий и снижать их вовлечённость в процессы разложения органики, тем самым лимитируя пищевые ресурсы для бактериотрофов [Robson, Abbott, 1989].

В то же время бактериотрофы, обладая высокой устойчивостью к различным изменениям среды, способны адаптироваться к снижению количества органического вещества в почве, что объясняет установленную для группы отрицательную связь с С и N. В целом величины почвенных параметров, изученных в ходе исследования, были наибольшими в пос. Шуя, там же отмечена более высокая доля паразитов растений и хищников в сообществах нематод. Вторая локация (пос. Эссойла) характеризовалась более бедными почвами (содержание С, N снижается) и полным отсутствием хищников в сообществе, а также меньшей долей паразитов растений. Эти особенности местообитаний, по-видимому, определили выявленную связь между обилием нематод высоких трофических уровней (хищники, паразиты растений) с содержанием азота и углерода в почве. Зависимость паразитов растений от содержания азота, отмеченная в данном исследовании, согласуется с результатами, которые были получены нами при изучении сообществ нематод в почве древесных интродуцентов [Калинкина и др., 2024], но также противоречит некоторым другим результатам [Wasilewska, Bieńkowski, 1985].

Исходя из полученных данных, можно предположить, что именно местоположение исследованного биоценоза в большей степени, чем фактор инвазии, оказывает влияние на почвенные характеристики, а впоследствии и на сообщества нематод. Таким образом, конкретные абиотические и биотические факто-

ры среды, а также их сочетания, действующие в локальных местообитаниях нематод, могут приводить к неожиданным корреляционным взаимосвязям, кроме того, обуславливают необходимость проводить комплексную оценку действующих на организмы экологических факторов.

Заключение

Таким образом, предложенная к рассмотрению гипотеза о том, что в почвах в местах инвазии борщевика Сосновского в луговые экосистемы под влиянием обеднения разнообразия растительности формируются сообщества нематод с низким уровнем разнообразия, численности, доминированием нематод с низкими значениями по *c-p*-шкале (или *r*-стратегов) и с изменением соотношения трофических групп, подтвердилась только отчасти. Установлено, что внедрение нового для региона вида растения в природные сообщества не приводит к значительному снижению численности и разнообразия фауны почвенных нематод, как можно было ожидать в условиях монодоминантных растительных группировок. В условиях преобладания борщевика в структуре сообществ нематод доминировали бактериотрофы, политрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, то есть высокое обилие имели трофические группы нематод с широким спектром питания. С другой стороны, трофическими группами, обилие которых статистически значимо изменилось под влиянием инвазии (в сравнении с лугом), являлись бактериотрофы, микотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, причём данные закономерности зафиксированы только в одной исследованной локации. Кроме того, в местах произрастания борщевика в пос. Эссойла высокое обилие имели бактериотрофы родов *Rhabditis* и *Anaplectus*, имеющие значения 1, 2 по *c-p*-шкале Бонгера и считающиеся *r*-стратегами. Несмотря на это, можно заключить, что сформулированная гипотеза о доминировании *r*-стратегов в местах внедрения борщевика не подтвердилась, так как закономерность была выявлена только в одном локальном местообитании. Установлено, что процент группы нематод-паразитов растений в сообществах

в почве под борщевиком сохраняется на довольно высоком уровне, а значит, типичные для региона таксоны фитопаразитов (например, *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*) способны успешно питаться и поддерживать свою численность на чужеродном виде растения. В целом отсутствие значимых различий многих нематологических параметров при сравнении монодоминантных сообществ с борщевиком и контрольных лугов указывает на то, что почвенные нематоды в исследованных нами растительных сообществах являются относительно толерантными и экологически гибкими к воздействию фактора растительной инвазии. Однако из-за широкой распространённости *H. sosnowskyi* в Карелии и большого диапазона заселяемых местообитаний обобщения о влиянии растения на почвенных нематод следует делать с осторожностью, поскольку к настоящему времени были изучены только две локации сплошных зарослей борщевика в одной местности, и далее исследования будут продолжены.

Финансирование

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-24-00512, <https://rscf.ru/project/24-24-00512/>.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература

- Антипина Г.С., Шуйская Е.А. Семенная продуктивность инвазионного вида борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Южной Карелии // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2009. № 5 (99). С. 23–25.
- Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 488 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гольке Г.А., Далькэ И.В., Захожий И.Г. Трансформация растительного покрова залежей при вторжении *Heracleum sosnowskyi* Manden. (на примере Республики Коми) // Биологические и географические аспекты экологии человека: сб. докладов Всероссийской конференции с международным участием им. В.А. Витязевой (12 марта 2021 г., г. Сыктывкар). Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина, 2021. С. 45–49.

- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1–6.
- Инвазивные растения и животные Карелии. Петрозаводск: ПИН: Марков Н.А., 2021. 223 с.
- Калинкина Д.С., Сушук А.А., Матвеева Е.М. Изменяются ли сообщества почвенных нематод в результате интродукции и длительного культивирования древесных растений на территории Субарктики? // Сибирский экологический журнал. 2024. № 4. С. 584–603. DOI: 10.15372/SEJ20240406_
- Кудрин А.А., Сушук А.А. Методы исследования сообществ почвенных нематод // Russ. J. of Ecosystem Ecology. 2022. Vol. 7 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-2-5>
- Лаптева Е.М., Захожий И.Г., Далькэ И.В., Смотрина Ю.А., Генрих Э.А. Влияние инвазии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на плодородие постагрогенных почв Европейского Северо-Востока // Теоретическая и прикладная экология, 2021. № 3. С. 66–73. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-066-073
- Одум Ю. Основы экологии / пер. с англ. М.: Мир, 1975. С. 186–187.
- Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
- van Bezooijen J. Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University Press, 2006. 112 pp.
- Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. Vol. 83. P. 14–19.
- Bongers T., Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring // Trends in Ecology & Evolution. 1999. Vol. 14, no. 6. P. 224–228.
- Brousseau P.-M., Chauvat M., De Almeida T., Forey E. Invasive knotweed modifies predator-prey interactions in the soil food web // Biological Invasions. 2021. Vol. 23. P. 1987–2002. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02485-9>
- Čerevková A., Ivashchenko K., Miklisová D., Ananyeva N., Renčo M. Influence of invasion by Sosnowsky's hogweed on nematode communities and microbial activity in forest and grassland ecosystems // Global Ecology and Conservation. 2020. No. 21. P. 1–11.
- Chen H., Li B., Fang C., Chen J., Wu J. Exotic plant influences soil nematode communities through litter input // Soil Biology and Biochemistry. 2007. Vol. 39. P. 1782–1793. DOI: 10.1016/j.soilbio.2007.02.011
- Dassonville N., Vanderhoeven S., Vanparys V., Hayez M., Gruber W., Meerts P. Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe // Oecologia. 2008. Vol. 157, no. 1. P. 131–140. DOI: 10.1007/s00442-008-1054-6
- De Almeida T., Forey E., Chauvat M. Alien invasive plant effect on soil fauna is habitat dependent // Diversity. 2022. Vol. 14, issue 2. P. 61. <https://doi.org/10.3390/d14020061>
- Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Applied Soil Ecology. 2001. Vol. 18. P. 13–29.
- Fitoussi N., Pen-Mouratov S., Steinberger Y. Soil free-living nematodes as bio-indicators for assaying the invasive effect of the alien plant *Heterotheca subaxillaris* in a coastal dune ecosystem // Applied Soil Ecology. 2016. Vol. 102. P. 1–9. <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.02.005>
- Gaggini L., Rusterholz H.P., Baur B. The invasive plant *Impatiens glandulifera* affects soil fungal diversity and the bacterial community in forests // Applied Soil Ecology. 2018. Vol. 124. P. 335–343.
- Gaggini L., Rusterholz H.P., Baur B. The annual invasive plant *Impatiens glandulifera* reduces hyphal biomass of soil fungi in deciduous forests // Fungal Ecology. 2019. Vol. 39. P. 242–249.
- Glushakova A.M., Kachalkin A., Chernov I. Soil yeast communities under the aggressive invasion of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) // Eurasian Soil Science. 2015. Vol. 48. P. 201–207.
- Gutiérrez C., Fernández C., Escuer M., Campos-Herrera R., Rodríguez M. B., Carbonell G., Rodríguez Martín J. Effect of soil properties, heavy metals and emerging contaminants in the soil nematodes diversity // Environmental Pollution. 2016. Vol. 213. P. 184–194. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.02.012>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontological Electronica. 2001. 4 (1). 9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Jandová K., Klinerová T., Müllerová J., Pyšek P., Pergl J., Cajthaml T., Dostál P. Long-term impact of *Heracleum mantegazzianum* invasion on soil chemical and biological characteristics // Soil Biology and Biochemistry. 2014. V. 68. P. 270–278. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.10.014
- Liu T., Chen X., Hu F., Ran W., Shen Q., Li H., Whalen J. Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: Evidence from a meta-analysis of nematode communities // Agriculture, ecosystems and environment. 2016. Vol. 232. P. 199–207.
- Lozzaro L., Mazza G., d'Errico G., Fabiani A., Giuliani C., Inghilesi A.F., Lagomarsino A., Landi S., Lastrucci L., Pastorelli R., Roversi P.F., Torrini G., Tricarico E., Foggi B. How ecosystems change following invasion by *Robinia pseudoacacia*: insights from soil chemical properties and soil microbial, nematode, microarthropod and plant communities // Science of the Total Environment. 2018. Vol. 622–623. P. 1509–1518. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.017>
- Matveeva E.M., Sushchuk A.A., Kalinkina D.S. Soil Nematodes of Northern Meadows and Agrocoenoses as Bioindicators of the Transformation Degree in Soil Ecosystems // Russian Journal of Ecology. 2023. Vol. 54 (4). P. 311–321. <https://doi.org/10.1134/S1067413623040070>
- Morriën E., Duyts H., Van der Putten W. H. Effects of native and exotic range-expanding plant species on taxonomic and functional composition of nematodes in the soil food web // Oikos. 2012. Vol. 121, no. 2. P. 181–190. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.19773.x
- Muschiol D., Traunspurger W. Life at the extreme: meiofauna from three unexplored lakes in the caldera of the Cerro Azul volcano, Galápagos Islands, Ecuador

- // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43. P. 235–248. DOI: 10.1007/s10452-008-9202-y
- Okada H., Harada H. Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field // Applied Soil Ecology. 2007. No. 35. P. 582–598.
- Porazinska D.L., Pratt P.D., Giblin-Davis R.M. Consequences of *Melaleuca quinquenervia* invasion on soil nematodes in the Florida Everglades // J. Nematol. 2007. Vol. 39, no. 4. P. 305–312.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing [сайт]. Vienna, Austria, 2020. <http://www.r-project.org/index.html>
- Renčo M., Baležentienė L. An analysis of soil free-living and plant-parasitic nematode communities in three habitats invaded by *Heracleum sosnowskyi* in central Lithuania // Biol. Invasions. 2015. No. 17. P. 1025–1039.
- Renčo M., Kornobis F.W., Domaradzki K., Jakubska-Busse A., Jurová J., Homolová Z. How does an invasive *Heracleum sosnowskyi* affect soil nematode communities in natural conditions? // Nematology. 2019. Vol. 21, issue 1. P. 71–89. DOI: <https://doi.org/10.1163/15685411-00003196>
- Renčo M., Gömöryová E., Čerevková A. The effect of soil type and ecosystems on the soil nematode and microbial communities // Helminthologia. 2020. Vol. 57, no. 2. P. 129–144. <https://doi.org/10.2478/helm-2020-0014>
- Renčo M., Jurová J., Gömöryová E., Čerevková A. Long-term Giant hogweed invasion contributes to the structural changes of soil nematofauna // Plants. 2021. Vol. 10, issue 10. P. 2103. <https://doi.org/10.3390/plants10102103>
- Robson A.D., Abbott L.K. The effect of soil acidity on microbial activity in soils // Soil Acidity and Plant Growth / A.D. Robson (ed.). Sydney: Academic Press, 1989. P. 139–165.
- Rusterholz H.P., Salamon J.A., Ruckli R., Baur B. Effects of the annual invasive plant *Impatiens glandulifera* on the Collembola and Acari communities in a deciduous forest // Pedobiologia. 2014. Vol. 57. P. 285–291.
- Tanner R.A., Varia S., Eschen R., Wood S., Murphy S.T., Gange A.C. Impacts of an invasive non-native annual weed, *Impatiens glandulifera*, on above- and below-ground invertebrate communities in the United Kingdom // PLoS One. 2013. Vol. 8. P. e67271.
- Wasilewska L., Bieńkowski P. Experimental study on the occurrence and activity of soil nematodes in decomposition of plant material // Pedobiologia. 1985. Vol. 28, no. 1. P. 41–57.
- Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // Journal of Nematology. 1993a. Vol. 25, no. 3. P. 315–331.
- Yeates G.W., Wardle D.A., Watson R.N. Relationships between nematodes, soil microbial biomass and weed-management strategies in maize and asparagus cropping systems // Soil biology and biochemistry. 1993b. Vol. 25, no. 7. P. 869–876.
- Yeates G. W., Williams P. A. Influence of three invasive weeds and site factors on soil microfauna in New Zealand // Pedobiologia. 2001. Vol. 45. P. 367–383.

HOW DOES THE INVASION OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* (UMBELLIFERAE) AFFECT SOIL NEMATODE COMMUNITIES IN MEADOW ECOSYSTEMS?

Sushchuk A.A.*, Kalinkina D.S., Matveeva E.M.

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910, Russia
e-mail: *anna_sushchuk@mail.ru

For the first time, data on the fauna of soil nematodes and the structure of their communities under the invasion of Sosnowsky's hogweed *Heracleum sosnowskyi* Manden. into northern meadow ecosystems have been obtained. The study was conducted in the Republic of Karelia in the locations where some of the most extensive densities of hogweed growth currently exist (Essoila village, Pryazhinsky district; Shuya village, Prionezhsky district). The study showed that the abundance and taxonomic diversity of soil nematodes in the hogweed habitats varied greatly. Bacterial feeders, omnivorous and plant-associated nematodes dominated in the community structure, meaning that eco-trophic groups of nematodes with a wide range of nutrition were highly abundant. Based on a comparative analysis of data obtained from two model sites – a monodominant plant community formed by hogweed and a meadow biocenose – the changes in main characteristics of nematode communities occurring upon hogweed introduction into meadow ecosystems were identified. It was found that under hogweed invasion, dominant nematode genera and the ratio of eco-trophic groups changed. However, the total number of identified nematode taxa remained almost the same. Thus, the introduction of a new alien plant species into natural communities does not lead to a significant decrease in the nematode fauna diversity. Regression analysis revealed statistically significant patterns between a number of parameters characterizing soil nematode communities (total nematode number, Margalef's richness index, relative abundances of some eco-trophic groups) and the following environmental factors – soil acidity, total carbon and nitrogen content. Thus, the conducted investigations also allowed assessment of the role of soil conditions as factors in the formation of soil nematode communities under *H. sosnowskyi* invasion into meadow ecosystems.

Keywords: plant invasions, soil nematodes, taxonomic diversity, community structure, abiotic factors, northern ecosystems.