

УДК 574.4

М.П. Козловський

### **ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ ГРУНТОВИХ НЕМАТОД У ПОХІДНИХ ЕКОСИСТЕМАХ І ШЛЯХИ ФОРМУВАННЯ В НИХ НЕФІТОПАТОГЕННИХ КОМПЛЕКСІВ**

*Козловський Н.П. Сохранение биоразнообразия почвенных нематод в производных экосистемах и пути формирования в них нефитопатогенных комплексов // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2007. – Вып. 23. – С. 55-64.*

Рассмотрены пути сохранения биоразнообразия почвенных нематод в производных лесных экосистемах. Обращено внимание на возможность использования биоиндикационных свойств нематодных сообществ для оценки санитарного состояния леса. Обсуждаются возможности использования естественных врагов нематод для повышения устойчивости лесов и снижения влияния фитогельминтов на культурные растения.

*Kozlovsky, M. Preserving of soil nematods biodiversity in secondary ecosystems and the ways of forming there non-phytopatogenous complexes // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2007. – 23. – P. 55-64.*

The ways of soil nematods biodiversity within secondary forest ecosystems were enlightened. The attention is directed to probability for using the bioindication peculiarities of the Nematoda communities for estimation of the sanitary status of the forest. There are discussed the means for using the natural antagonistic organisms of Nematoda in the aim to rising the stability of wood cultures and decreasing impact of the phytohelmintha on agrocultures.

Розглядаючи питання про біорізноманіття фітонематод і його значення у формуванні нефітопатогенних комплексів у похідних екосистемах потрібно виділити декілька аспектів. Насамперед, це збереження природного біорізноманіття фітонематод у первинних екосистемах (окремих рас, які сформувалися в певних умовах існування, популяцій окремих видів, угруповань нематод чи точніше їхніх первинних комплексів) як еволюційно сформованих угруповань, що обговорювалося у наших попередніх публікаціях [15, 16]. Інший аспект – це формування біорізноманіття фітонематод у похідних екосистемах таким чином, щоб створити найбільш сприятливі умови розвитку вільноживучим і найменш сприятливі рослиноїдним формам, тобто забезпечити збереження функціональної стійкості екосистем [8]. Для того, щоб стало можливим виконання таких заходів, необхідно знати основні причини формування тих чи інших нематодних угруповань у похідних екосистемах як під впливом екстенсивних змін рослинності, так і внаслідок інтенсивного ведення лісового та сільського господарств. Це, в свою чергу, передбачає диференціацію підходів при вивченні формування нематодних угруповань у багаторічних (наприклад, лісових насадженнях) і короткотривалих екосистемах (агроценози, розсадники, тепличні господарства тощо). При цьому виходимо з того, що у всіх похідних біогеоценозах сучасні фітонематодні угруповання сформувалися з первинних нематодних комплексів внаслідок прямої чи опосередкованої господарської діяльності [15].

Літературні дані щодо взаємозв'язку між різноманіттям біотичних угруповань та їхньою стійкістю мають не завжди подібний, а іноді і суперечливий характер [8].

Більшість науковців дотримується думки, що стійкість екосистем підвищується із збільшення їх складності та різноманітності. Основним принципом тут є ефективність використання енергії угрупованням живих організмів в екосистемі, причому загальноприйнятим є твердження, що використання енергії тим ефективніше, чим складніші ланцюги живлення [8, 21, 23, 24]. Підвищення стійкості біосистем за умови збільшення їхнього різноманіття була показана на багатьох конкретних прикладах і на різних групах організмів [8, 10].

Разом із цим, слід зауважити, що амфіценозні екосистеми, незважаючи на збільшення в них видового різноманіття, порівняно з первинними екосистемами конкретних територій, не належать до екосистем із найбільш ефективним використанням енергії. Зокрема, ґрунтові нематодні угруповання у таких екосистемах завжди характеризуються збільшенням видового різноманіття та заселеності ґрунту рослиноїдними видами. За даними Д.Г. Ємшанова [9], на межі двох типів екосистем відбувається трансформація всіх компонентів біогеоценозу, змінюється матеріально-енергетичний обмін між ними. Амфіценозні екосистеми є добрим об'єктом для з'ясування ролі різноманіття біотичних угруповань у стійкості екосистем, проте це питання вимагає комплексних екосистемологічних досліджень на основі моніторингових спостережень [1, 2, 3, 26]. Завдяки малій міграційній здатності нематод, їхні угруповання можуть бути використані як індикатор функціональних змін в межах амфіценозних та сусідніх екосистем, що дозволить отримати більш детальні характеристики їхнього функціонування та перспектив розвитку.

Зважаючи на складність і різноманітність структурно-функціональної організації природних екосистем, порівняльний аналіз біорізноманіття угруповань ґрунтових нематод у стійких і нестійких екосистемах проводили в межах окремих типів біогеоценозних екосистем, як „сукупності біогеоценозів однорідних за походженням, просторовою та функціональною структурою, за екологічними умовами (кліматичними, ґрунтово-гідрологічними й біотичними), за взаємовідношеннями між живими компонентами та між ними й абіотичним середовищем” [5]. Проводячи цю роботу ми виходили з того, що будь-який організм може існувати в природі лише за умови його перебування у складі певної екосистеми, займаючи в ній певну екологічну нішу, завойовану в боротьбі за існування, виконуючи роботу з трансформації речовин та енергії й знаходячись у тісних функціональних зв'язках з іншими компонентами цієї екосистеми. Сам процес наукового пізнання формування нематодних угруповань, а тим більше існування певних популяцій окремих видів нематод на даний час далеко не завершений. Знання про необхідні умови для існування тих чи інших видів, враховуючи у тому числі складні їхні консортивні зв'язки, дуже обмежені. Крім цього, постійно описуються нові види ґрунтових нематод і їхній список, очевидно, буде поповнюватися й у майбутньому [4, 25]. Враховуючи це, на даному етапі розвитку нематодології, ґрунтової зоології, популяційної та загальної екології, говорити про охорону популяцій окремих видів нереально. Зважаючи на те, що територіальне поширення ґрунтових нематод відбувається досить легко, потрібно наголосити на тому, що розвиватися в конкретних біогеоценозах можуть лише окремі види, формуючи при цьому певні угруповання. Разом із цим, спільні ознаки ці угруповання мають лише на рівні типів біогеоценозів, у яких формують первинні нематодні комплекси [17]. Тому цілком логічним буде твердження, що повне збереження біорізноманіття ґрунтових нематод можливе лише у корінних екосистемах [15,16,18]. Іншими словами, збереження всіх

типів корінних екосистем регіону може забезпечити збереження біорізноманіття ґрунтових тварин, у тому числі й угруповань ґрунтових нематод, які належать до первинних нематодних комплексів навіть у тому випадку, коли вони є недостатньо досліджені.

Детальне вивчення структурно-функціональної організації угруповань ґрунтових нематод у первинних біогеоценозах (первинних нематодних комплексів) має велике теоретичне і прикладне значення, оскільки створює можливість порівняння цих еталонних угруповань з угрупованнями у похідних екосистемах і встановлення причин їхніх змін під впливом різноманітних антропогенних чинників, що відкриває також перспективи у з'ясуванні механізмів підтримання стійкості екосистем, розробки теоретичних принципів їх функціонування, встановлення припустимих меж антропогенного навантаження на природні екосистеми [8, 23].

Разом із цим, цілком зрозуміло, що не можна обмежуватися збереженням біорізноманіття ґрунтових нематод у первинних екосистемах. Господарська діяльність передбачає створення лісових насаджень із різним породним складом і структурою деревостанів. Тому особливо актуальним є питання: які насадження сприяють найповнішому збереженню природного біорізноманіття ґрунтових нематод і найбільш ефективному використанню ними енергії в екосистемі, тобто є найбільш стійкими? Відповідаючи на це запитання, виходимо з того, що будь-які зміни, які відбуваються в екосистемах, так чи інакше впливають на окремі підсистеми (популяції окремих видів, угруповання певних споріднених груп тварин тощо), що призводить до зміни популяційної структури видів. В свою чергу, кожна популяція в процесі життєдіяльності впливає на інші організми і виступає чинником, який, в свою чергу, також впливає на стан екосистеми. Тому стійкий стан екосистеми можливий лише при певних кількісних співвідношеннях окремих популяцій живих організмів, які займають певне місце в ланцюгах харчування і забезпечують біотичний колообіг речовин і трансформацію енергії в екосистемах [8].

У конкретних умовах місцезростання функціональна стійкість екосистем забезпечується їхньою структурною організацією, однією з ознак якої є видове різноманіття фітонематод, яке під впливом різноманітних чинників формує нематодне угруповання. Тривале існування корінних екосистем можливе лише завдяки ефективному використанні акумульованої в них енергії, тому вони є еталонними екосистемами в конкретних умовах місцезростання. У цих екосистемах це забезпечується, насамперед, низькою часткою використання енергії продуцентів фітофагами, тоді як у похідних вона значно збільшується [14]. Тому угруповання ґрунтових нематод у корінних екосистемах мають ряд спільних функціональних ознак, що дозволяють об'єднати їх у первинні фітонематодні комплекси, незалежно від їхнього територіального розташування [17]. За умови формування штучних насаджень, найбагатше видове різноманіття ґрунтових нематод та природні закономірності функціонування їхніх угруповань зберігаються у тих лісових екосистемах, які за породним складом і структурою деревостану наближені до корінних і які найбільш ефективно використовують енергію [14].

Ґрунтові угруповання нематод у нестійких монодомінантних смеречниках, які розташовані на місці мішаних лісів, порівняно з корінними лісами характеризуються значним збідненням видового різноманіття, зменшенням рівня полідомінантності окремих таксономічних і трофічних груп і значним збільшенням споживання енергії рослиноїдними видами. Перерозподіл використання енергії в угрупованнях

грунтових нематод на користь фітофагів вказує на принципову зміну використання енергії в екосистемі загалом. Це стосується як використання енергії угрупованнями ґрунтових тварин, у тому числі і нематод, так і формування первинної продукції автотрофним блоком, оскільки багатьма дослідниками показаний безпосередній та опосередкований патогенний вплив рослинних нематод на рослини за умови надмірного розмноження останніх [6, 12, 13, 28, 36]. У нематодних угрупованнях смеречників, які вирощуються у третьому поколінні, більше половини енергії використовується фітофагами, що фактично працює на руйнацію такої екосистеми [14]. Тут нематодні угруповання, як елемент ґрунтового зооценозу, виступають одним із чинників ендегенетичних змін екосистеми.

Разом із збереженням біорізноманіття угруповань ґрунтових нематод постає чисто практична проблема: недопустимість формування фітопатогенних комплексів нематод у похідних екосистемах. Як зрозуміло із вищевикладеного, її потрібно розглядати з позицій формування всього ґрунтового угруповання біоти, а ґрунтові нематодні угруповання розглядати лише як елемент ґрунтового ценозу. Для формування нефітопатогенних нематодних комплексів у похідних екосистемах основним завданням є проведення таких заходів, за яких використання енергії фітогельмінтами від рослин було б мінімальним. Тому основним завданням при формуванні багаторічних екосистем є пошук шляхів створення несприятливих умов для розвитку рослинних форм нематод. Проте шляхи досягнення цієї мети в багаторічних лісових екосистемах і агроценозах принципово відрізняються.

У ґрунті природних екосистем проживають тисячі видів паразитів, хижаків, конкурентів і антагоністів нематод, які постійно впливають на показники їх чисельності, структурну організацію та функціональну роль в екосистемі [20]. Проте їхній вплив може бути різний, якщо хижаки (певні таксономічні групи круглих червів і артропод) можуть вибірково впливати на чисельність певних розмірних груп нематод, то паразитичні організми й хижі гриби знижують чисельність всіх круглих червів незалежно від їх величин і способів харчування [31, 33, 34, 35, 38]. Разом із цим, і нематоди можуть впливати на популяції грибів та бактерій, а відповідно, і на протікання процесів деструкції мертвої органіки, а відтак і на формування мезофауни [27, 30, 32]. У той же час, склад деструкторів в екосистемі, в першу чергу, визначається едифікатором деревостану. Тобто, формування угруповань ґрунтових нематод у лісових екосистемах є складним процесом, учасниками якого є всі компоненти екосистеми.

У похідних монодомінантних лісах, які сформовані на місці мішаних лісових екосистем і з нетиповими для цих територій едифікаторами (наприклад, смерека, сосна), проходять значні зміни структурно-функціональної організації нематодних угруповань, проте вони не завжди однакові. Найменші відхилення від структури корінних комплексів є у тому випадку, коли монокультури сформовані вперше на місці мішаних лісів. У більшості випадків це монокультури сосни, що сформовані в 60-х роках минулого століття. В них спостерігається зміна видового складу, співвідношення між трофічними групами (збільшується частка мікофагів), хоча зберігаються загальні закономірності сезонної динаміки чисельності нематод ґрунту і не значно збільшується чисельність фітогельмінтів. В інших випадках, зокрема монокультурах смереки, які вирощуються на одному і тому ж місці 2-3 покоління, проходять значні зміни всіх параметрів первинних нематодних комплексів. Найбільш істотним в них є те, що фітогельмінти представлені іншими, більш патогенними для

деревних порід видами, а їх чисельність, біомаса та споживання ними енергії в окремих смерекових насадженнях може сягати більше половини в угрупованні ґрунтових нематод [14]. У цьому випадку нематодні угруповання належать до фітопатогенних комплексів (класифікація нематодних комплексів наведена в окремій публікації [17]), які разом із іншою ґрунтовою біотою формують такий компонент біогеоценозу безхребетних тварин ґрунту, який працює на значне зниження продуктивності автотрофного блоку, погіршення санітарного стану екосистеми, а в окремих випадках і її руйнації.

У багаторічних лісових екосистемах використання інтенсивних технологій з регуляції чисельності ґрунтових рослиноїдних видів економічно недоцільне й безперспективне. Єдиним дієвим способом зменшення негативного впливу рослиноїдних нематод на деревні породи є формування деревостанів, які за своїм породним складом і структурою наближені до корінних лісів [17]. Вирощування монокультур, які не властиві для конкретних територій, можливе лише в одному поколінні, хоча і це питання потребує більш детального вивчення. Подальше з'ясування механізмів обмеження чисельності фітофагів, у тому числі і нематод, у корінних лісових екосистемах має першочергове значення для застосування цих знань при вирощуванні стійких похідних лісів. Перспективним і екологічно безпечним напрямом зменшення чисельності фітогельмінтів є використання антагоністичних ґрунтових організмів, пошук методів збільшення їх активності у похідних екосистемах. Значний вплив на чисельність нематод мають хижі гриби та паразитичні організми, які хоча і широко поширені в природних екосистемах, проте мало досліджені [37]. Їхнє використання у практичних цілях є досить перспективним. Так, в умовах експерименту з бактерією роду *Pasteuria*, яка паразитує в нематодах, було констатовано, що нею заразився 31 вид нематод, які належали до 22 родів, 14 родин і 6 рядів [35]. У лісових екосистемах нами також знайдені нематоди, які були заражені бактеріями, паразитичними амебами і споровиками. При цьому, в усіх випадках чисельність нематод на цих ділянках була в десятки разів менша порівняно з іншими. Все це вказує на можливість використання паразитів нематод для обмеження їхньої чисельності.

В сучасних умовах актуальним завданням став захист лісів і від карантинних видів фітогельмінтів, зокрема стовбурних нематод. Ця проблема набуває все більш актуального значення не лише тому, що з лісоматеріалами можливе завезення самих стовбурних нематод, але й їх переносників – вусачів, які у більшості випадків є зараженими личинками цих нематод. Наявна в карпатському регіоні стовбурова нематода *Bursaphelenchus mucronatus* також у недалекому майбутньому може перейти в ранг карантинних видів. Це може бути зумовлено як глобальним потеплінням, так і збільшенням континентальності клімату (а точніше його жорсткості), тобто підвищення температури у теплий період року та її пониження у холодний. За умови підвищення температури під час вегетаційного періоду на кілька градусів, патогенний вплив *B. mucronatus* на дерева хвойних порід практично буде таким, як і *B. xylophilus*. За таких умов не лише погіршиться санітарний стан смерекових насаджень у поясі букових лісів, але й може збільшитися інтенсивність вихання смереки в її природному ареалі.

З метою недопущення формування у похідних лісових екосистемах фітопатогенних комплексів ґрунтових нематод, створення лісових насаджень має базуватися на принципах організації корінних екосистем, які розташовані на

конкретних територіях, при цьому нематодні угруповання можуть бути використані як індикаційна група загального стану угруповання біоти. Основними показниками задовільного санітарного стану насаджень і їхньої стійкості є:

- повночленне видове різноманіття ґрунтових нематод в окремих таксономічних і трофічних групах, зокрема перзистентних видів;
- збереження загальних закономірностей сезонної динаміки чисельності й маси ґрунтових нематод;
- наявність певного співвідношення між трофічними групами нематод, зокрема мала частка (менше 5%) рослиноїдних форм;
- відсутність нетипових для конкретного типу лісу рослиноїдних форм, особливо карантинних видів;
- мала заселеність ґрунту фітогельмінтами (нижче порогу шкідливості).

На відміну від багаторічних природних екосистем, агроекосистеми можуть існувати лише за умови постійного підтримання їх людиною, що виявляється в отримання додаткової енергії у різних формах. Однією з причин цього є те, що в агроекосистемах відбувається повне розбалансування структурно-функціональної організації первинних нематодних угруповань і природних механізмів обмеження чисельності рослиноїдних видів нематод. Основою формування угруповань ґрунтових нематод у цих екосистемах є фауна корінних екосистем, яка змінюється залежно від форми, тривалості та інтенсивності ведення землекористування. Однією з причин інтенсивного розвитку фітофагів в агроценозах є загальна зміна видового складу хижаків всіх таксономічних груп безхребетних тварин ґрунтової фауни [15], у тому числі й хижих нематод. Враховуючи те, що завдяки малим розмірам рослиноїдні види круглих черв'яків можуть швидко поширюватися територіально, їхня екологічна ніша ніколи не залишається вільною, а у тих випадках, коли вони не відчують на собі тиск антагоністів (хижих тварин, грибів тощо), інтенсивно розмножуються і призводять до загибелі рослин.

Разом із цим, слід зауважити, що основну шкоду сільськогосподарським рослинам наносять не аборигенні види рослиноїдних нематод, а спеціалізовані види гельмінтів, які розвиваються на певних сільськогосподарських культурах. Тому найважливішим завданням при вирощуванні рослинної продукції в агроценозах, тепличних господарствах, розсадниках деревних порід тощо є запобігання потраплянню в них особливо небезпечних фітогельмінтів, які занесені до списків карантинних видів. Це завдання державних карантинних служб, проте у цій галузі використовуються недосконалі методики, не завжди вистачає досвідчених спеціалістів і цей процес недостатньо контролюється. Разом із цим, існує низка фітогельмінтів, шкода від яких є досить значною, проте вони не належать до числа карантинних об'єктів (наприклад, *Ditylenchus dipsaci*), тому на їхню наявність не звертають уваги.

Найактуальнішим завданням в підтриманні агроекосистем є регуляція чисельності рослиноїдних видів нематод. Ця робота повинна базуватися на знаннях особливостей аутоекології різних форм рослиноїдних видів нематод, зокрема, їхніх життєвих циклів, рослин-господарів, оптимальних температурних умов розвитку тощо. Сучасні способи елімінації чи обмеження чисельності фітогельмінтів базуються на застосуванні хімічних, фізичних, агробіологічних методів [7, 19, 20].

Найефективніші результати у знищенні рослиноїдних видів нематод дає хімічний метод, проте використання пестицидів має низку негативних наслідків і для

корисних ґрунтових тварин, а головне може бути загрозою для здоров'я людини. Альтернатива до використання отрутохімікатів у знищенні чи істотному зниженні чисельності рослинних нематод є чітке розуміння біології останніх і їхніх взаємозв'язків в екосистемі. Стратегічно це є важливим для створення ефективних, прийнятних з точки зору охорони довкілля систем управління, котрі зменшать шкідливий вплив фітогельмінтів на окремі види рослин і автотрофний блок загалом. Інтегральний підхід до вирішення цієї проблеми, який базується на вивченні таксономії, біології, екології нематод, з'ясуванні їхньої функціональної ролі в екосистемі на основі міждисциплінарних підходів, є необхідним для створення ефективних стратегій управління [28].

Одним з екологічно безпечних напрямів – зменшення загрози для рослин від рослинних нематод, є створення стійких до нематод сортів рослин через нові чи традиційні підходи. Як вказує К. Беркер із співавторами [28], створення стійких до нематод рослин є економічно ефективним і сталим методом зменшення пошкодження нематодами урожаю харчових і волоконних культур. Разом з цим, потрібно враховувати те, що кількість резистентних видів рослин у всьому світі є малою і вони є стійкими лише до кількох видів нематод, а тому необхідні більш широкі й інтенсивні пошуки резистентності рослин до нематод, які живляться сільськогосподарськими культурами. Виявлення резистентних чи толерантних декоративних рослин може запобігти значній частині шкоди, якої нематоди завдають рослинництву. Крім того, новітні методи перенесення генів через бар'єри розмноження рослин, особливо пов'язані з близькими (спорідненими) видами, і включення резистентності, яка контролюється багатьма (множинними) генами, мають величезні можливості для збільшення стійкості до нематод. Краще розуміння цих процесів є важливим для розумного введення стійких сортів у системи вирощування урожаю.

Як показав у своїх дослідженнях М.С. Окопний [22], різні сорти винограду мають певний набір білків, який свідчить про їх резистентність до фітопаразитичних нематод. Застосування цього методу у виведенні нових сортів винограду з певними необхідними характеристиками (наприклад, морозостійкість і резистентність до рослинних нематод тощо), створює можливості виявити цю характеристику вже на ранній стадії сіянців винограду і значно скоротити час виведення нових сортів. Цей метод виявлення нових сортів рослин, стійких до різних видів рослинних нематод, і поглиблення нашого розуміння природи цієї стійкості, є пріоритетним. Крім цього, цей метод дозволяє проводити відбір тих сортів, які є у природі, а не створювати їх шляхом генної інженерії.

На цей час єдині біотичні препарати, які істотно знижують чисельність фітогельмінтів у ґрунті агроєкосистем, виготовляються із хижих грибів. Ці препарати, з використанням видів *Arthrobotrys dactyloides* і *A. superba* за три дні знижують чисельність личинок галових нематод на 82-100% [33]. Поєднання внесення органічних добрив із внесенням через певний період хижих грибів (*Arthrobotrys oligospora* і *Dactylaria sp.*) дає дуже добрий ефект покращення санітарної ситуації в агроєкосистемах. Спочатку відбувається значне збільшення чисельності бактеріоїдних нематод у ґрунті, а після внесення грибів різке зниження загальної чисельності нематод. Тобто можливо штучно посилити чи створити механізми регуляції чисельності нематод у ґрунті, у тому числі й рослинних форм незалежно від їхніх онтогенетичних особливостей [30].

Крім цього, добрі результати дає метод “ловчих культур”, який базується на стимуляції виходу личинок нематод із цист чи активізацію личинкових стадій мігруючих нематод. Це робиться шляхом висівання в ґрунт сприятливих для розвитку фітогельмінтів сільськогосподарських культур, які стимулюють розвиток нематод, а через тиждень – два ці рослини заорюються або виривають. Рослиноідні види, які активізувались і не здатні знайти поживи, гинуть. Подібний метод можна застосувати в агроценозах і без вилучення рослин-стимуляторів для розвитку нематод. Наприклад, для боротьби з гетеродерозом цукрового буряка, останній висівають в осінній період, причому навіть при обрідних посівах це стимулює вихід личинок із цист. Наступне похолодання призупиняє розвиток тих особин, що знайшли коріння рослин, а морози остаточно вбивають фітогельмінтів як тих, що потрапили в коріння рослин, так і тих, які залишились у ґрунті, оскільки морозостійкими є лише цисти гетеродер.

Загалом, шляхом використання “ловчих культур” можна змінити поведінку, розвиток, порушити час линьки, вилуплення з яєць та інші процеси у фітогельмінтів, які регулюються гормонами. Ще одним із потенційно можливих способів є застосування феромонів для зміни поведінки нематод. Тому регулювання поведінки нематод природними, сумісними з довкіллям компонентами має потенційне використання у створенні новітніх стратегій формування агроценозів.

У короткотривалих екосистемах правильно вибрана сівозмінна може бути використана для елімінації деякої частини рослиноідних форм, чи навіть їх повної елімінації [20]. Разом із цим, за наявності рослиноідних видів нематод, які мають широкий спектр рослин-господарів, тип господарювання (сівозміни, збереження під паром, повернення земель від пару до традиційного обробітку) не впливає істотно на розвиток і заселеність ґрунту цими фітофагами [29].

Внесення органічних добрив значно стимулює розвиток сапробіотичних нематод, що сприяє оздоровленню фітогельмінтозної ситуації в агроценозах. Проходить це за рахунок посилення двох процесів: збільшення кількості поживних речовин для рослин, що призводить до пришвидшення їх росту і відповідно і до меншої їх чутливості до відчуження частини рослин фітофагами, по-друге – за рахунок збільшення трофічної бази для хижаків, а відповідно і більшого впливу останніх на чисельність рослиноідних форм нематод. За нашими спостереженнями, у гірських районах внесення органічних добрив на поля, де вирощується картопля, може знижувати кількість живих цист картопляної нематоди на 80%.

Загалом у короткотривалих екосистемах регуляція видового різноманіття і чисельності фітогельмінтів можлива лише за умови проведення певних заходів, які вимагають значних затрат часу та енергії. Загальна стратегія формування нефітопатогенних угруповань нематод у похідних екосистемах повинна базуватися на розумінні ґрунтових процесів в екосистемах і в процесі формування первинної продукції потрібно перейти від сценарію вирощування „максимального урожаю” із внесенням великих доз пестицидів і добрив до біологічно більш обґрунтованої основи „урожаю, що підтримується природно”. Управління процесами формування нефітопатогенних нематодних комплексів у похідних екосистемах, що є передумовою економічно ефективного ведення сільського господарства, а також формування стійких багаторічних лісових насаджень, можливе лише завдяки подальшому детальному вивченню ауто- і синекологічних особливостей ґрунтових нематод, а відповідно, і використанню екологічно безпечних методів обмеження



чисельності рослиноїдних видів.

Виходячи з позицій поняття сталого розвитку, можна однозначно стверджувати, що основне завдання нематодології, екосистемології та загальної екології в цьому напрямі є з'ясування механізмів забезпечення цілісності природних екосистем і підтримання їх життєздатності, оскільки від цього залежить глобальна стабільність усієї біосфери [11]. Тобто, використання при створенні штучних екосистем усіх можливих природних механізмів регуляції чисельності фітофагів, підтримання різноманіття сапробіотичних і хижих видів, формування угруповань ґрунтових безхребетних тварин за принципом їх природних взаємозв'язків є пріоритетним напрямом створення штучних і збереження природних екосистем.

1. Бельгард А.Л. Об амфиценозах // Науч. зап. Днепропетр. гос. ун-та. – Днепропетровск: ДГУ, 1948. – Т. 30. – С. 87-88.
2. Бельгард А.Л. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – С. 155-163.
3. Бельгард А.Л., Травлев А.П. Взаимодействие растительности с почвами в лесных биогеоценозах степной Украины в свете воззрений С.В. Зона // Вопросы биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. – Днепропетровск: ДГУ, 1980. – С. 5-12.
4. Головачов О.В. Морфологія і філогенія ґрунтових та прісноводних нематод підряду *Leptolaimina* Lorenzen, 1981: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 2005. – 21 с.
5. Голубець М.А. Екосистемологія. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с.
6. Губина В.Г. Нематоды хвойных пород. – М.: Наука, 1980. – 186 с.
7. Губина В.Г. О нематодологических исследованиях в Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области. – М.: Наука, 1982. – С. 41-46.
8. Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
9. Емшанов Д.Г. Пограничность, амфиценозные явления в лесных экосистемах и очередные задачи их изучения // Экологія і ноосферологія. – 1995. – Т. 1, № 1-2. – С. 99-108.
10. Жилиев Г.Г. Разнообразие в популяционных системах как основа их стабильности // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. – Фрунзе: Илим, 1990. – С. 47.
11. Згуровський М. Україна у глобальних вимірах сталого розвитку // Дзеркало тижня. – № 19 (598). – 20.05.2006. – С. 14.
12. Кирьянова Е.С., Краль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. – Л.: Наука, 1969. – Т. 1. – 444 с.
13. Козловський М.П. Вплив нематод роду *Rotylenchus* на ріст сійців смереки // Наук. вісн. Вип. 9. 9. – Львів: УкрДЛТУ, 1999. – С. 262-263.
14. Козловський М.П. Кількісні характеристики та енергетичні аспекти функціонування фітонематодних угруповань в екосистемах басейну Пруту // Наук. вісн. Львів. ун-ту. Сер. біологічна. – 2002. – Вип. 29. – С. 108-116.
15. Козловський М.П. Особливості формування та збереження видового різноманіття угруповань ґрунтових нематод в екосистемах Українських Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2004. – Т.20. – С. 133-138.
16. Козловський М.П. Збереження різноманіття ґрунтових безхребетних тварин із врахуванням їхньої функціональної організації у первинних і вторинних екосистемах // Наукові дослідження на об'єктах природно-заповідного фонду Карпат та стан збереження екосистем в контексті сталого розвитку: Мат-ли між нар. наук.-практ. конф., присвяч. 25-річчю Карпат. нац. природ. парку (м. Яремче, 20 жовтня 2005 року). – Яремче, 2005. – С. 99-101.
17. Козловський М.П. Класифікація фітонематодних комплексів первинних і вторинних

- наземних екосистем Українських Карпат й перспективи її практичного використання // Наук. вісн. Львів. ун-ту. Сер. біологічна. – 2006. – Вип. 41. – С. 54-62.
18. Козловський М., Капрусь І. Проблеми вивчення та охорони біорозмаїття ґрунтових тварин // Збір. наук. праць “Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра.” – Львів, 2000. – С. 184-190.
  19. Матвеева М.А. Захист рослин від нематод. – М.: Наука, 1989. – 150 с.
  20. Нестеров П.И. Фитопаразитические и свободноживущие нематоды юго-запада СССР. – Кишинев: Штиинца, 1979. – 316 с.
  21. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
  22. Окопный Н.С. Биохимические реакции в тканях растений, характеризующие их иммунные свойства при фитогельминтозах // I Конф. (IX совещ.) по нематодам растений, насекомых, почв и вод. – Ташкент, 1981. – С. 197-199.
  23. Риклефс Р. Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979. – 424 с.
  24. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978. – 352 с.
  25. Суслуковский А.С. Фауна и систематика почвенных хищных нематод надсемейства *Mononchoidea* Палеарктики: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – С-Пб, 1998. – 16 с.
  26. Травлев А.П., Белова Н.А. Задачи мониторинговых исследований лесных биогеоценозов и почв Присамарья Днепровского (к 100-летию выхода в свет книги Докучаева «Наши степи прежде и теперь») // Биомониторинг лесных экосистем степной зоны. – Днепропетровск: ДГУ, 1992. – С. 4-19.
  27. Anderson R.V., Coleman D.C., Cole C.V., Elliott E. T. Effect of the nematodes *Acrobeloides sp.* and *Mesodiplogaster iheritieri* on substrate utilisation and nitrogen and phosphorus mineralization in soil // Ecology. – 1981. – Vol. 62. – P. 549-555.
  28. Barker K.R., Hussey R.S., Krusberg Bird L.R. et al. Plant and soil nematodes: societal impact and focus for the future // J. of Nematology. – 1994. – Vol. 26 (2). – P. 127-137.
  29. Boag B., Hebden P.M., Neilson R., Rodger S.J. Effect of different setaside management regimes on soil nematode fauna // Aspects of Applied Biology. – 1996. – 47. – P. 463-466.
  30. Bouwman L.A., Hoenderboom G.H.J., van der Maas K.J., de Ruiter P.C. Effect of nematophagous fungi on numbers and death rates of bacterivorous nematodes in arable soil // J. of Nematology. – 1996. – Vol. 28 (1). – P. 26-35.
  31. Dowe A. Räuberische Pilze und andere pilzliche Nematodenfeinde. – Wittenberg: A. Ziemsen Verlag, 1987. – 2. Auflage – 155 S.
  32. Freckman D.W. Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition // Agricult. Ecosyst. Environ. – 1988. – Vol. 24. – P. 195-217.
  33. Laban A.Z., Saleh, H. M. Production, storage and application of some nematode egg parasitic fungi // Nematologica. – 1992. – Vol. 38. – P. 237-244.
  34. Saccardo P.A. Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum // Padova. – 1886. – Vol. 4. – S. 578-581.
  35. Subbotin S.A., Sturhan D., Ryss A.Y. Occurrence of nematode-parasitic bacteria of the genus *Pasteuria* in the former USSR // Russian J. of Nematology. – 1994. – Vol. 2. – P. 61-64.
  36. Sutherland J.R. Feeding of *Xiphinema bakeri* // Phytopathology. – 1969. – Vol. 59 (12). – P. 1963-1965.
  37. Sturhan D., Nguyen C.N. Occurrence and hosts of nematode-parasitic bacteria of the genus *Pasteuria* in Vietnam. // Russian J. of Nematology. – 2005. – Vol. 13 (2). – P. 123-129.
  38. Thorn R.G., Barron G.L. Nematoctonus and the tribe *Resupinateae* in Ontario, Canada // Mycotaxon. – Guelph (Canada), 1986. – Vol. 25. – P. 321-453.

Інститут екології Карпат НАН України, Львів,  
e-mail: mykola@mail.lviv.ua