

AGRONOMSKI GLASNIK 3/2014.
ISSN 0002-1954

Pregledno znanstveni članak
Review article

ULOGA NEMATODA U HRANIDBENOM LANCU TLA I MINERALIZACIJI HRANJIVA

ROLE OF NEMATODES IN THE SOIL FOOD CHAIN AND MINERALIZATION OF NUTRIENTS

Teuta Benković-Lačić, Mirjana Brmež, J. Haramija

SAŽETAK

Tlo, osim što pridonosi kvaliteti okoliša, utječe i na kvalitetu proizvedene hrane. Nematode, kao njegov sastavni dio, sudjeluju u bogatstvu hranidbenog lanca tla te pridonose kvaliteti tla. S obzirom na način ishrane, odnosno različite trofičke grupe, nematode nam omogućuju uvid u procese koji se događaju u tlu. Indeksi hranidbenog lanca tla po Ferris-u omogućuju kvalitetniju i jasniju procjenu uvjeta hranidbenog lanca tla, temeljem određivanja gustoće populacije različitih trofičkih grupa nematoda. Indeks strukture tla (SI), Indeks obogaćenja (EI) i Indeks puteva razgradnje u tlu (CI) omogućuju kvalitetnu procjenu uvjeta koji prevladavaju u tlu, a mogu pružiti jednostavniju i bržu analizu puteva razgradnje i mineralizacije hranjiva u odnosu na temeljne metode za procjenu mineralizacije -dušika (N_2). Slobodnoživuće nematode utječu na mineralizaciju u tlu, dok je gustoća populacije bakterivora i fungivora u ovisnosti o uvjetima okoliša i ishrane. Zbog toga bi poljoprivredna praksa trebala imati u cilju stalno poboljšavanje uvjeta u tlu, uz povećanje populacije slobodnoživućih i smanjenje populacije biljnoparazitnih nematoda.

Ključne riječi: nematode, hranidbeni lanac, tlo, mineralizacija

ABSTRACT

The soil, in addition to contributing to the quality of the environment, affects the quality of food produced. Nematodes, as an integral part of the richness of the soil food chain, contribute to these qualities of the soil. With regard to diet, or different trophic groups, nematodes provide insight into the processes that occur in the soil. Indexes of the soil food chain by Ferris in enabling better and clearer assessment of the conditions of the soil food chain, which allowed the assessment of the population density of different trophic

groups of nematodes. Index of soil structure (SI), Enrichment index (EI) and the Index pathways of degradation in soil (CI) allow for quality assessment of conditions prevailing in the soil, and can provide simpler and faster analysis of pathways of degradation and mineralization of nutrients in relation to the basic methods for assessing mineralization of nitrogen (N₂). Free living nematodes affecting mineralization in the soil, while the population density of bakterivora and fungivora depending on the environmental conditions and nutrition. Therefore, in order to improve conditions in the soil, agricultural practices should constantly work on increasing of the population of free living and reduction of plant parasitic nematodes.

Key words: nematodes, food web, soil, mineralization

UVOD

Tlo predstavlja kritički važnu komponentu zemljine biosfere, čija svrha nije samo proizvodnja hrane, nego i održavanje lokalne, regionalne i globalne kvalitete okoliša (Glanz, 1995). Najvažnije prijetnje tlima su onečišćenja, erozije, smanjenje organske tvari i bioraznolikosti, zbijanje tla, povećanje slanosti kao i poplave i odroni zemlje. Hranidbeni lanac u tlu, kao zajednica organizama tla, osigurava rezerve minerala i hranjivih tvari, detoksificira onečišćivače u tlu, mijenja sastav tla, te regulira brojnost štetnika i drugih oportunističkih vrsta u tlu (Doran i Parkin, 1994; van Straalen i van Gestel, 1998). Za pravilno i kvalitetno upravljanje tlima potrebno je poznavati djelovanje hranidbenog lanca u tlu, kao i pojavnost i brojnost organizama koji sudjeluju u njegovom sastavu. Djelovanje hranidbenog lanca ovisi o sastavu organizama, uvjetima okoliša i ograničenjima unutar dostupnosti ugljika i energije. U osnovi se veća raznolikost organizama u hranidbenom lancu smatra djelotvornijom. Procesi unutar hranidbenog lanca se u laboratorijskim uvjetima mogu relativno lako proučavati i razumjeti, ali u vanjskim uvjetima to je mnogo zahtjevnije. U takvoj sredini, opskrba hrane koju koristi zajednica nematoda u tlu je složena i često prostorno odijeljena, pa se kao izvor hrane koriste biljni ostaci s površine tla, te korijenje biljaka koje privlači različite organizme tla. Tijekom metaboličkih procesa organizama uključenih u hranidbeni lanac tla, ugljik, dušik i druge molekule se mineraliziraju, odnosno, dolazi do pretvorbe hranjivih tvari iz organskih u anorganske oblike. Tako su mineralizirane

molekule (CO_2 , NH_4 , NO_3 i dr.) dostupne biljkama, bakterijama i gljivama u tlu ili se neiskorištene vraćaju u atmosferu. Organizmi na višim trofičkim razinama u hranidbenom lancu osjetljiviji su na poremećaje i uznemirenja od organizama na nižim trofičkim razinama, koji brzo reagiraju na raspoloživost hraniva. U uznemirenom hranidbenom lancu dominiraju primarni potrošači, uz odsutnost njihovih predatora.

TROFIČKE ILI HRANIDBENE GRUPE

Nematode su po načinu ishrane evoluirale iz primitivnih oblika (one koje se hrane bakterijama) do naprednih tipova kao što je parazitizam. Proces hranjenja može se podijeliti u dva glavna dijela; prvi je aktivno traženje hrane, a drugi je sam mehanizam hranjenja. Ekološki značaj nematoda počiva na njihovoj velikoj brojnosti i raznolikosti vrsta, kao i raznolikosti trofičkih grupa (Yeates, 2003) i načinu reprodukcije. Trofičke grupe omogućavaju klasifikaciju prema načinu ishrane koja ekolozima koristi u razumijevanju mjesta koje nematode zauzimaju unutar hranidbenog lanca (Brmež, 2004). Trofička klasifikacija zemljišnih nematoda razlikuje osam osnovnih grupa: (1) biljnoparazitne nematode, (2) bakterivore, (3) fungivore, (4) omnivore, (5) predatore, (6) nematode koje se hrane na jednostaničnim eukariotima, (7) nematode koje se hrane različitim infektivnim stadijima parazita, (8) nematode koje se hrane supstratom (Yeates i sur., 1993). Međutim, treba istaknuti da je u ekološkim istraživanjima opće prihvaćena podjela na prvih pet trofičkih grupa. Biljnoparazitne nematode su se razvile postupnom adaptivnom prilagodbom tijekom evolucije iz slobodnoživućih nematoda (Siddiqi, 2000). Nematode koje se hrane na korijenju i izdancima viših biljaka (biljnoparazitne nematode) lako se prepoznaju po stiletu – bodežu koji se nalazi u ustima i služi za probadanje biljnog tkiva i sisanje sokova iz stanica. Bakterivore pripadaju slobodnoživućim nematodama koje se hrane bakterijama u tlu. Brojne su na mjestima s dosta organske tvari u tlu (Brmež, 2004). Fungivore također pripadaju slobodnoživućim nematodama, a posjeduju stilet – bodež u ustima kao i biljnoparazitne nematode, kojim probijaju hife i spore gljiva. U većem broju se javljaju u kiselim tlama. Omnivore pripadaju u relativno velike nematode (1-4 mm dužine) i njihova prisutnost u tlu ukazuje na stabilan ekosustav bez velikih uznemirenja. Predatori su grupa nematoda koja najčešće posjeduje zub u usnoj

Tablica 1. C-p vrijednost nekih porodica nematoda i njihova podjela u trofičke grupe (Ferris i Bongers, 2006).
Table 1. Cp value of some families of nematodes and their division into trophic groups (Ferris and Bongers, 2006).

Trofičke grupe	c-p klasifikacija				
	1	2	3	4	5
Biljno parazitarne nematode	Bp1	Bp2 Tylenchidae Paratylenchidae	Bp3 Pratylenchidae Meloidogynidae	Bp4 Trichodoridae	Bp5 Longidoridae
Bakterivore	Ba1 Panagrolaimidae	Ba2 Cephalobidae	Ba3 Teratocephalidae	Ba4 Alaimidae	Ba5
Fungivore	Fu1	Fu2 Aphelenchidae	Fu3 Diphtherophoridae	Fu4 Tylencholaimidae	Fu5
Omnivore	Om1 - neke Diplogasteridae	Om2	Om3	Om4	Om5
Predatori (Carnivore)	Ca1 - neke Diplogasteridae	Ca2 Seinuridae	Ca3 - neke Tripylidae	Ca4 Qudsianematidae	Ca5 Thornenematidae
Neke ključne značajke	Primarni kolonizeri Visoka plodnost Mala jaja Kratak životni ciklus Dauer stadij razvoja	Temeljni kolonizeri Male nematode Adaptacija na način ishrane Manja metabolična aktivnost od cp1	Početna razina hranidbenog lanca Osjetljivost na kemijska uznemirenja	Srednja razina hranidbenog lanca Velika osjetljivost na uznemirenje Veliko tijelo Duži životni ciklus	Najviša razina hranidbenog lanca Velike nematode Dug životni ciklus Uska ekološka amplituda Stabilni uvjeti

šupljini, koji im koristi kako bi zarobili i konzumirali druge nematode ili druge životinje slične veličine. Pojavljivanje trofičkih grupa koje su manje zastupljene u tlima (fungivore, omnivore i predatori) u većem broju u odnosu na trofičke grupe koje se više pojavljuju u tlima (bakterivore i biljnoparazitne) ukazuju na veću bioraznolikost zajednice (Wasilewska, 1979). Bongers (1990) je kategorizirao nematode po kolonizer (c) – perzister (p) grupama koje su rangirane na skali od 1 do 5, a služe za izračunavanje nekoliko indeksa koji ukazuju na određeni stupanj uznemirenja u tlu. Nematode c-p grupe 1 imaju kratak životni ciklus, velike gonade koje proizvode veliki broj malih jaja. Nematode c-p grupe 2 imaju nešto duži životni ciklus i malo nižu stopu reprodukcije od nematoda iz c-p grupe 1. Nematode c-p grupe 3 imaju duži životni ciklus i veću osjetljivost na različita uznemirenja u usporedbi s nematodama iz grupe c-p 2. Nematode iz c-p grupe 4 imaju male gonade, proizvode manji broj većih jaja, imaju dugi životni ciklus i visoku osjetljivost na različita onečišćenja. Nematode c-p grupe 5 imaju dug životni vijek, nisku proizvodnju jaja te se sporo kreću. U Tablici 1 prikazani su neki rodovi nematoda i njihove c-p vrijednosti utemeljeni na dosadašnjim saznanjima o hranidbenim navikama i ponašanju tijekom života. Treba istaknuti kako novim spoznajama o hranidbenim navikama i ponašanju tijekom života nematoda dolazi i do premještanja određenih porodica iz jedne c-p grupe u drugu.

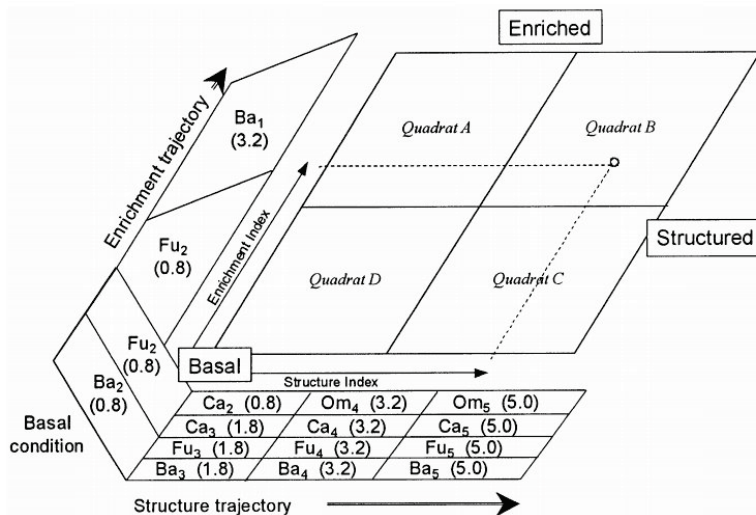
FUNKCIJA NEMATODA U TLU

U tlu, nematode imaju funkciju smanjenja ostataka većih životinja i biljnog tkiva (Dropkin, 1980). Zajednica nematoda u tlu, osobito bakterivore i fungivore, mogu doprinijeti održavanju adekvatne razine biljkama dostupnog dušika u agroekosustavima (Ferris *i sur.*, 1998). Svaka promjena u gustoći populacije te brojnosti bakterivora i fungivora, ogledalo je promjena koje se događaju u putovima razgradnje unutar hranidbenog lanca tla (Bongers i Bongers, 1998). Doprinos bakterivora u opskrbi tla dušikom ovisi djelomično o kvaliteti i količini organske tvari u tlu. Kada je omjer ugljik : dušik (C : N) organske tvari ispod 20 (odnosno 20 dijelova C na 1 dio N₂) odvija se mineralizacija dušika. Kada je taj odnos veći od 30 mineralizacija se smanjuje jer se organizmi natječu za dušik kako bi zadovoljili svoje prehrambene potrebe.

U ovakvim tlima dodatkom stajnjaka, komposta ili malčiranjem, stimulira se rast bakterija i bakterivora koje uzrokuju povećanje dostupnog dušika biljkama. Procjenjuje se kako bakterivore i nematode predatori imaju direktni i indirektni doprinos mineralizaciji dušika u iznosu od 8% do 19% u konvencionalnoj i integriranoj poljoprivrednoj proizvodnji (Beare, 1997). Ipak, raznolikost zajednice nematoda manja je u poljoprivrednim, nego u prirodnim ekosustavima (Norton i Niblack, 1991). Slobodnoživuće nematode koje se hrane bakterijama i gljivicama pomažu u kolonizaciji korisnih rizobakterija u području rizosfere (Kimpinski i Sturz, 1996; Knox i sur., 2003) i pridonose oko 27% lako dostupnog dušika u tlu (Ekschmitt i sur., 1999). Uočeno je kako se u uvjetima zakiseljavanja ili stresa izazvanoga teškim metalima u tlu, smanjuje dominacija bakterivora i povećava brojnost fungivora (Bongers i Bongers, 1998). Broj bakterivora u tlu može se povećati u prisutnosti biljnoparazitnih nematoda, zbog veće rasprostranjenosti izvora hrane (Griffiths i Bardgett, 1997). Tako npr. bakterivore imaju omjer C : N veći ($\pm 5,9$) od njihovog izvora hrane ($\pm 4,1$) (Ferris i sur., 1997) pa nematode tijekom konzumacije bakterija (u obliku proteina) uzimaju više dušika, nego što im je potrebno za njihovu tjelesnu strukturu. Višak dušika izlučuju u obliku amonijaka. Omjer C : N kod fungivora sličan je omjeru C : N gljivica u tlu kojima se hrane te također doprinose mineralizaciji dušika i drugih hranjiva, iako nešto manje nego bakterivore. Gustoća populacije fungivora veća je u tlima koja su manje izložena uznemirenjima („no tillage“ sustavi) ili višegodišnjim sustavima proizvodnje, gdje su uvjeti za rast gljivica povoljniji. Značajan udio, oko 40% konzumiranog ugljika, bakterivore i fungivore koriste za disanje (Ingham i sur., 1985), dok višak dušika povezanoga s ovim procesom također izlučuju. U laboratorijskom istraživanju utvrđeno je da ukupna mineralizacija dušika pomoću bakterivora različitih veličina iznosi od 0,0012 do 0,0058 mg dušika nematoda⁻¹dan⁻¹, uglavnom u obliku amonijaka (NH₄⁺), a kod fungivora od 0,0018 do 0,0033 mg dušika nematoda⁻¹dan⁻¹, ovisno o dostupnosti hrane (Ferris i sur., 1998; Chen i Ferris, 1999; Okada i Ferris, 2001). Ovi rezultati dokazuju činjenice kako je povećanje mineralizacije u tlu povezano s većom gustoćom slobodnoživućih nematoda, a razina populacije bakterivora i fungivora je u ovisnosti o ograničenjima i uvjetima okoliša i dostupnosti hrane (Ferris i sur., 2004). Zbog toga, poljoprivredna praksa bi trebala imati za cilj stalno poboljšavanje uvjeta u tlu, uz povećanje populacije slobodnoživućih i smanjenje populacije biljnoparazitnih nematoda.

INDEKSI HRANIDBENOG LANCA TLA PO FERRIS-U

U cilju poboljšanja mogućnosti korištenja nematoda kao bioindikatora ekološkog stanja tla, Ferris i sur. (2001) je razvio grafički prikaz koji omogućuje kvalitetniju i jasniju procjenu uvjeta hranidbenog lanca tla, temeljenu na vrijednostima gustoće populacije različitih grupa nematoda. Uz grafički prikaz (slika 1.) razvio je i tri indeksa, zajedničkog naziva Indeksi hranidbenog lanca tla po Ferris-u (prvi put predložen naziv na hrvatskom jeziku), koji omogućuju točnije predviđanje puteva razgradnje, hranjive vrijednosti u tlu i razvoj samog hranidbenog lanca.



Slika 1. Grafički prikaz uvjeta u tlu utemeljen na vrijednostima gustoće populacije različitih grupa nematoda (Ferris i sur., 2001)

Figure 1. Graphical representation of conditions in the soil based on the population density values of different groups of nematodes (Ferris i sur., 2001)

Temeljni uvjeti (*Basal condition*) (slika 1) u tlu prevladavaju kada u tlu dominiraju bakterivore (Ba₂ - Cephalobidae) ili fungivore (Fu₂ – Aphelenchidae, Aphelenchoididae i Anguinidae) iz grupe c-p 2 koje imaju široku ekološku amplitudu. Pojavljuju se u svim hranidbenim lancima, lako se prilagođavaju različitim uvjetima, pa ih možemo nazvati općim kolonizatorima. Iz temeljnih uvjeta postoje dvije putanje razvoja hranidbenog lanca (strukturna putanja i putanja obogaćenja).

Strukturalna putanja (*Structure trajectory*) (slika 1) predstavlja stabilnije, oporavljene uvjete od stresa u tlu, s obilnijim resursima hrane i više trofičkih grupa. Pokazatelji takvih uvjeta su slobodnoživuće nematode iz c-p grupa 3-5 (omnivore; Om₄ i predatori; Ca₄ - Mononchidae i Dorylaimidae i fungivore; Fu₄ - Leptonchidae), uz nematode grupe c-p 2 koje su relativno nevažne jer su prisutne u svim hranidbenim lancima (Ferris i sur., 2001). U najstabilnijim ekološkim sredinama na najvišim razinama strukturnih zajednica pojavljuju se nematode grupe c-p 5 (Ca₅ - Discolaimidae i Om₅ - Thornenematidae i Qudsianematidae). Ipak, biologija mnogih vrsta nematoda iz c-p grupa 3-5 nije dovoljno poznata, pa bi daljnja istraživanja pomogla u otkrivanju njihovih fizioloških karakteristika i načina ponašanja (Ferris i sur., 2001). Na primjer, nematode *Aporcelaimellus sp.* (Om₅) mogu brzo reagirati i pojaviti se u većem broju pri cvjetanju jednostaničnih algi (Ettema i Bongers, 1993), a predatori *Discolaimus sp.* (Ca₅) i *Clarkus sp.* (Ca₄) brzo koloniziraju tla bez faune (Yeates i van der Meulen, 1996; Shouse i Ferris, 1999). Strukturna putanja koja se izračunava kao indeks strukture (*Structure index* – SI) (slika 1) predstavlja skupinu funkcionalnih rodova nematoda c-p grupe 3-5 i opisuje je li ekosustav tla strukturiran s više trofičkih veza (visoka SI) ili degradiran (niska SI) s manje trofičkih veza (Ferris i sur., 2001).

Putanja obogaćenja (*Enrichment trajectory*) (slika 1) ili povećanja mikrobiološke aktivnosti se pojavljuje u uznemirenim tlima gdje se obilato povećava gustoća populacije bakterivora c-p grupe 1 (Ba₁ - Rhabditidae, Panagrolaimidae i Diplogasteridae) kao i povećanje fungivora c-p grupe 2 (Fu₂). To se najčešće događa kada složena organska tvar postane dostupna u hranidbenom lancu bilo preko prirodnih ili antropogenih izvora. Ponekad se gljivična aktivnost povećava u nepovoljnim uvjetima za bakterijsku razgradnju organske tvari (Chen i Ferris, 2000). Ne treba zaboraviti kako se gustoća bakterivora c-p grupe 2 također povećava pod spomenutim uvjetima, ali mnogo

sporije nego bakterivore c-p grupe 1 (Ferris *i sur.*, 1996). Putanja obogaćenja izračunava se kao indeks obogaćenja (*Enrichment index* – EI) (slika 1) i temelji se na očekivanoj reakciji populacije bakterivora c-p grupe 1, a opisuje je li tlo obogaćeno (visoki EI), ili sa smanjenim sadržajem (nizak EI) organske tvari i hraniva. Uporaba posebno namijenjenih indeksa koji služe za procjenu zajednice nematoda (npr. EI - indeks potpune gustoće primarnih kolonizatora) ima potencijal pružiti jednostavniju i bržu analizu puteva razgradnje i mineralizacije hraniva u odnosu na temeljne metode za procjenu mineralizacije dušika (Hart *i sur.*, 1994).

Pomoću grafičkog prikaza i profila faune nematoda tla možemo procijeniti jesu li uvjeti u zajednici tla (tablica 2):

- uznemireni i nestrukturirani, koji ukazuju na bogat izvor dušične hrane kao što je dodatak komposta, s ograničenim trofičkim vezama,
- uznemireni, ali strukturirani, koji ukazuju na hranidbeni lanac u sazrijevanju, s raznolikim trofičkim vezama,
- strukturirani s ograničenim izvorom hranjiva, odnosno zreli hranidbeni lanac tla,
- minimalno strukturirani s iscrpljenim izvorima hrane, sa siromašnim hranidbenim lancem nakon velikih uznemirenja.

Tablica 2. Opći uvjeti u tlu temeljeni na vrijednosti analize zajednice nematoda prema grafičkom prikazu (Ferris *i sur.*, 2001)

Table 2. General conditions in the soil based on the value of the analysis of nematode communities according to graph (Ferris *i sur.*, 2001)

Opći uvjeti u tlu	Quadrat A	Quadrat B	Quadrat C	Quadrat D
Uznemirenje	Visoko	Nisko do umjereno	Neuznemireno	Stresni uvjeti
Obogaćenje	Obogaćeno N ₂	Obogaćeno N ₂	Umjereno	Iscrpljeno
Lanac razgradnje	Bakterijski	Uravnotežen	Gljivični	Gljivični
Odnos C : N	Nizak	Nizak	Umjeren do visok	Visok
Uvjeti u hranidbenom lancu	Uznemireni	Zreli	Strukturalni	Degradirani osiromašeni

Ferris i sur. (2001) predlaže i izračun „*Channel indeks*“ (CI) – Indeks puteva razgradnje u tlu, koji predstavlja indikator prevladavajućih puteva razgradnje u tlu. Indeks CI se izračunava kao vrijednost odnosa između fungivora i bakterivora, a veće vrijednosti CI pokazatelj su pretežno gljivičnih puteva razgradnje hranidbenog lanca. Zajedno, indeksi EI i CI, osiguravaju snažnu osnovu za procjenu plodnosti tla, a njihova prednost se očituje u potrebi identifikacije nematoda iz funkcionalnih grupa bakterivora Ba₁ i Ba₂, te fungivora Fu₂, a ne cijele zajednice nematoda.

ZAKLJUČAK

Za pravilno i kvalitetno upravljanje tlima potrebno je poznavati djelovanje hranidbenog lanca u tluu kojemu nematode zauzimaju ključnu poziciju, jer se hrane velikim brojem organizama u tlu. Uloga nematoda u hranidbenom lancu je lako vidljiva iz strukture njihovog usnog ustroja i jednjaka, a tijekom metaboličkih procesa provode pretvorbu hranjivih tvari iz organske u anorganske oblike koji postaju dostupni biljkama, bakterijama i gljivama u tlu ili se neiskorišteni vraćaju u atmosferu. Ekološki značaj nematoda temelji se na njihovoj velikoj brojnosti i raznolikosti vrsta, kao i raznolikosti trofičkih grupa, odnosno klasifikaciji prema načinu ishrane. Nematode koje se hrane bakterijama i gljivicama u tlu, mogu doprinijeti održavanju odgovarajuće razine biljkama dostupnog dušika, a svaka promjena u odnosu bakterivora i fungivora ukazuje na promjenu u putovima razgradnje unutar hranidbenog lanca tla. Indeksi hranidbenog lanca tla po Ferris-u omogućuju kvalitetniju i jasniju procjenu uvjeta hranidbenog lanca tla, koja je omogućena procjenom gustoće populacije različitih trofičkih grupa nematoda. Indeks strukture tla (SI), Indeks obogaćenja (EI) i Indeks puteva razgradnje u tlu (CI) omogućuju kvalitetnu procjenu uvjeta koji prevladavaju u tlu, a mogu pružiti jednostavniju i bržu analizu puteva razgradnje i mineralizacije hraniva u odnosu na temeljne metode za procjenu mineralizacije dušika.

LITERATURA

1. Beare, M.H. (1997): Fungal and bacterial pathways of organic matter decomposition and nitrogen mineralization in arable soil. In *Soil ecology in sustainable agricultural system*, Boca Raton, FL: Lewis, pp 37-70.
2. Bongers, T. (1990): The Maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83: 14-19.
3. Bongers, T., Bongers, M. (1998): Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10 (3): 239-251.
4. Brmež, M. (2004): Zajednice nematode kao bioindikator promjena u agroekosustava. Doktorska disertacija, Poljoprivredni fakultet u Osijeku, pp. 100.
5. Chen, J., Ferris, H. (1999): The effects of nematode grazing on nitrogen mineralization during fungal decomposition of organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 1265-1279.
6. Chen, J., Ferris, H. (2000): Growth and nitrogen mineralization of selected fungi and fungal-feeding nematodes on sand amended with organic matter. *Plant and Soil*, 218: 91-101.
7. Doran, J.W., Parkin, T.B. (1994): Defining and assessing soil quality. In: Doran, J.W., Coleman, D.C., Bezdicek, B.F., Stewart, B.A. (Eds.), *Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*. SSSA Special Publication 35, Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 3-21.
8. Dropkin, V. H. (1980): *Introduction to Plant Nematology*. John Wiley & Sons, Inc., pp. 336
9. Ekschmitt, K., Bakonyi, G., Bongers, M., Bongers, T., Boström, S., Dogan, H., Harrison, A., Kallimanis, A., Nagy, P., O'Donnell, A.G., Sohlenius, B., Stamou, G.P., Wolters, W. (1999): Effects of the nematode fauna on microbial energy and matter transformation rates in European grassland soils. *Plant and Soil*, 212: 45-61.
10. Ettema, C.H., Bongers, T. (1993): Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the maturity index. *Biology and Fertility of Soils*, 16: 79-85.
11. Ferris, H., Eyre, M., Venette, R.C., Lau, S.S. (1996): Population energetics of bacterial-feeding nematodes, stage-specific development and fecundity rates. *Soil Biology and Biochemistry*, 28: 271-280.
12. Ferris, H., Venette, R.C., Lau, S.S. (1997): Population energetics of bacterial-feeding nematodes: carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology and Biochemistry*, 29: 1183-1194.

13. Ferris, H., Venette, R.C., van der Meulen, H.R., Lau, S.S. (1998): Nitrogen Mineralization by bacterial-feeding Nematodes: Verification and Measurement. *Plant and Soil*, 203 (2): 159-171.
14. Ferris, H., Bongers, T., de Goede, R.G.M. (2001): A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 18: 13–29.
15. Ferris, H., Venette, R.C., Scow, K.M. (2004): Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. *Applies Soil Ecology*, 25: 19-35.
16. Ferris, H., Bongers, T. (2006): Nematode Indicators of Organic Enrichment. *Journal of Nematology*, 38 (1): 3-12.
17. Glanz, J. (1995): *Saving Our Soil: Solutions for Sustaining Earth's Vital Resource*. Johnson Book, Boulder, CO, USA.
18. Griffiths, B.S., Bardgett, R.D. (1997): Interactions between microbe-feeding invertebrates and soil microorganisms. In *Modern soil microbiology*. Marcel Dekker, Inc, New York, pp 665.
19. Hart, S.C., Stark, J.M., Davidson, E.A., Firestone, M.K. (1994): Nitrogen mineralisation, immobilisation, and nitrification. In: *Methods of Soil Analysis, Part 2, Microbiological and Biochemical Properties*. Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 985–1016.
20. Ingham, R.E., Trofymow, J.A., Ingham, E.R., Coleman, D.C. (1985): Interaction of bacteria, fungi and their nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs* 55, 119-140.
21. Kimpinski, J., Sturz, A.V. (1996): Population growth of a rhabditid nematode on plant growth promoting bacteria from potato tubers and rhizosphere soil. *Journal of Nematology*, 28: 682-686.
22. Knox, O.G.G., Killham, K., Mullins, C.E., Wilson, M.J. (2003): Nematode-enhanced microbial colonization of the wheat rhizosphere. *FEMS Microbiology Letters*, 225 (2): 227-233.
23. Norton, D.C., Niblack, T.L. (1991): Biology and ecology of nematodes, in *Manual of Agricultural Nematology*, Marcel Dekker, INC, New York., pp 1035.
24. Okada, H., Ferris, H. (2001): Temperature effects on growth and nitrogen mineralization of fungi and fungal-feeding nematodes. *Plant and Soil*, 234: 253-262.
25. Shouse B.N., Ferris, H., (1999): Microbe-grazer-predator community dynamics during organic matter decomposition. *Journal of Nematology*, 31, pp. 570.

26. Siddiqi, M.R. (2000): Tylenchida parasites of plants and insects. 2en ed. CABI Publishing, Wallingford, U.K., pp. 833.
27. van Straalen, N.M., van Gestel, C.A.M., (1998): Soil invertebrates and micro-organisms. In: Calow, P. (Ed.), Ecotoxicology. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 251–254.
28. Yeates, G.W., Bongers, T., de Goede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgieva, S.S. (1993): Feeding habits in nematode families and genera – an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 25: 315–331.
29. Yeates, G.W., van der Meulen. H. (1996): Recolonization of methyl-bromide sterilized soils by plant and soil nematodes over 52 months. *Biology and Fertility of Soils*, 21: 1–6.
30. Yeates, G.W. (2003): Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 37: 199-210.
31. Wasilewska, L. (1979): The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agrocenoses. *Polish Ecological Studies*, 5: 97–145.

Adrese autora – Author's address:

Dr. sc. Teuta Benković-Lačić,
e-mail: tblacic@vusb.hr
Veleučilište u Slavonskom Brodu, Poljoprivredni odjel,
Dr. Mile Budaka 1,
35000 Slavonski Brod, Hrvatska

Prof. dr. sc. Mirjana Brmež
e-mail: mirjana.brmez@pfos.hr
Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Sveučilište u Osijeku
Kralja Petra Svačića 1d,
31000 Osijek, Hrvatska

Dr.sc. J. Haramija,
e-mail: josip.haramija@mps.hr
Ministarstvo poljoprivrede,
Uprava poljoprivrede,
Florjanski trg 9,
48000 KOPRIVNICA

Primljeno – received:

22.06.2014.

