

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Гонгальский Константин Брониславович

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЧВЕННОЙ БИОТЫ
ПОСЛЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ**

**Специальность – 03.02.08 – Экология
(биологические науки)**

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2018

Работа выполнена в лаборатории изучения экологических функций почв Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова Российской академии наук

**Официальные
оппоненты**

доктор биологических наук, профессор
Степанов Алексей Львович

звездующий кафедрой биологии почв факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

доктор биологических наук, профессор
Лебедева Наталья Викторовна

главный научный сотрудник ФГБУН Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН, Азовский филиал (г. Ростов-на-Дону)

доктор биологических наук
Полищук Леонард Владимирович

профессор кафедры общей экологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Защита диссертации состоится 02 октября 2018 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.03.05 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, аудитория М-2.
E-mail: mmaكارov@soil.msu.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: [https:// istina.msu.ru/dissertations/106682886/](https://istina.msu.ru/dissertations/106682886/)

Автореферат разослан 20 апреля 2018 г.

Ученый секретарь Диссертационного совета
доктор биологических наук



Н.О. Ковалева

Актуальность

Большинство лесов мира подвержено пожарам различной периодичности и интенсивности (Валендик и др., 1979; Goldammer, Furyaev, 1996; Pellegrini et al., 2018). Пожары приводят к изменению геохимических особенностей биоценозов за счет выноса в виде дыма и последующего вымывания из почвы питательных веществ, изменению гидротермического режима. Смена абиотических условий приводит к трансформации набора и качеств экологических ниш на горячих, изменяет связность среды и пространственную структуру почв. В таких условиях почвенная фауна не способна выполнять свои экологические функции, и нарушенные пожарами участки могут выступать в качестве мест проникновения чужеродных видов в экосистемы. Однако при значительном негативном эффекте на экосистемы пожары являются фактором их возобновления, вызывающим смену сообществ, а для специализированных пирофильных видов гари необходимы как местообитания (Wikars, 1997; McMullan-Fisher et al., 2011). При прогнозируемом увеличении частоты пожаров они, вероятно, создадут дополнительные угрозы для биоразнообразия и функционирования лесных экосистем (Gauthier et al., 2015; Bowman et al., 2016).

Несмотря на то что воздействие лесных пожаров на биогеохимические циклы достаточно хорошо изучено (Dooley, Treseder, 2012; Frank et al., 2015), его последствия для почвообитающих организмов, которые в значительной мере управляют этими процессами, известны намного хуже. Около 90% живых организмов наземных экосистем в своем жизненном цикле связаны с почвами (Гиляров, 1965; Bardgett, van der Putten, 2014), где они образуют сложные пищевые сети, влияющие на круговорот углерода и других биогенных элементов (Coleman et al., 2004, Гончаров, Тиунов, 2013), и таким образом контролируют многочисленные экологические функции почвы (de Vries et al., 2013). Лесные пожары кардинально изменяют практически все компоненты почвенных пищевых сетей, в т.ч. микроорганизмов, которые служат трофическим “основанием” для всего сообщества почв (Coleman et al., 2004; Wang et al., 2012). Это влечет за собой изменения численности и разнообразия большинства таксонов почвенной фауны. Тем не менее, исследований, посвященных структуре почвенных пищевых сетей после пожаров, не проводилось. Последствия воздействия пожаров на почвенную

биоту, как правило, оцениваются локально, в лучшем случае в рамках определенного биома (см: Metz, Dindal, 1980; Moretti et al., 2006). В результате полученные в этих работах сведения о влиянии пожаров на почвенные пищевые сети являются фрагментарными, а иногда и противоречивыми.

При анализе параметров восстанавливающихся после пожаров экосистем практически не рассматривается их неоднородность, возникающая как за счет пространственной пестроты экосистем, так и за счет неоднородности самого процесса горения. Пространственная организация популяций животных изучалась многие десятилетия (Ettema, Wardle, 2002; Покаржевский и др., 2007), и было показано, что распределение многих видов, в том числе беспозвоночных, неоднородно даже во внешне однородном ландшафте, а многие виды существуют в виде метапопуляций (Levins, 1970; Hanski, 1994, 1998; Хански, 2010). Совмещение этих подходов в исследованиях экологии гарей, или *пирэкологии*, до сих пор не применялось.

В тоже время в ряде стран контролируемые выжигания вырубок являются одним из способов лесного лесопользования, направленного на естественное послепожарное возобновление рубок и привлечение пиротфильных видов, многие из которых находятся на грани уничтожения из-за хорошо развитой системы предотвращения лесных пожаров (Granström, 2000). Однако, насколько эффективна такая мера по отношению к почвообитающим животным, неизвестно.

Цель исследования

выявить особенности организации почвенной мезофауны и роль почвенной пищевой сети в функционировании лесных экосистем после пожаров на примере Европейской части России.

Задачи исследования

1. Количественно оценить вклад источников формирования сообществ мезопедобионтов на гарях – выживания и иммиграции из окружающих ненарушенных биотопов.
2. Выявить многолетнюю динамику таксономической и функциональной структуры сообществ мезопедобионтов при восстановлении на естественных гарях и на вырубках, подвергшихся выжиганию.

3. Оценить роль пространственной неоднородности почв на гарях при восстановлении сообществ мезопедобионтов.
4. Выявить воздействие пожара на структуру почвенной пищевой сети в лесных экосистемах.
5. Оценить последствия пирогенных изменений в лесных экосистемах для потоков углерода в почвенной пищевой сети.

Научная новизна

- Разработана концепция перфугиумов – локально ненарушенных участков экосистем в пределах крупных нарушений, которые служат источниками формирования сообществ почвенной фауны после нарушений. В перфугиумах на гарях численность мезопедобионтов может во много раз превышать таковую на остальной территории гари и соответствовать показателям окружающего ненарушенного леса.

- Количественно оценена роль источников формирования сообществ почвенных животных после пожаров: окружающих ненарушенных биотопов и перфугиумов внутри нарушенных экосистем.

- Установлено значение малонарушенных участков почв («коридоров») для миграции на гари из окружающего ненарушенного леса мезопедобионтов со слабой расселительной способностью. Показано, что пространственная изоляция малонарушенных участков снижает возможность проникновения таких групп на гари.

- Впервые оценены разнообразие и биомасса основных компонентов почвенной пищевой сети и выполняемых ими экосистемных функций на гарях в лесах основных экорегионов Европейской части России.

- Впервые показана роль почвенной фауны в непосредственной регуляции функционирования пищевых сетей и на круговорот почвенного углерода за счет возрастающей роли почвенной фауны на гарях.

- В значительной степени решена научная проблема выявления факторов, влияющих на формирование сообществ педобионтов на гарях, и механизмов, за счет которых этот процесс реализуется.

Практическая значимость работы

- Выделены стадии восстановления почвенной фауны в бореальной зоне Европы, что позволяет использовать ее в качестве биоиндикатора послепожарного состояния экосистем.

- Неоднородный характер гарей, формирующий мозаичный рисунок распределения почвенных беспозвоночных, позволяет улучшить методы рекультивации нарушенных территорий. Предложен ряд рекомендаций по оптимизации использования локальной неоднородности почвенного покрова для улучшения эффективности лесовосстановительных работ.

- Показано снижение численности и разнообразия почвенной мезофауны при выжигании вырубок леса по сравнению как с естественными пожарами, так и с рубками.

- Моделирование потоков углерода в пищевых сетях в почве позволяет включить количественные данные о роли детритного блока экосистем в глобальные модели круговорота углерода.

- Материалы диссертации используются при чтении курсов «Экология с основами биогеографии», «Биология и биогеография почв» на географическом факультете МГУ.

- Результаты работ использованы при разработке Федеральной целевой программы «Разработка масс-спектрометрических методов оценки функционального разнообразия почвенных животных и его роли в поддержании устойчивости экосистем» (№ 2011-1.5-2.5-ИР1).

Защищаемые положения

1. Неоднородность почвы и последствий воздействия пожара являются факторами, обеспечивающими активное восстановление сообществ почвенных животных после пожаров в бореальных лесах. Слабо выгоревшие участки почвы играют важную роль в заселении гарей малоподвижными группами мезопедобионтов, выполняя роль своеобразных коридоров, по которым животные могут проникать из окружающего ненарушенного леса и из слабо нарушенных участков в пределах гари.
2. Выжигание вырубок в бореальных лесах приводит к снижению численности и разнообразия почвенной мезофауны и замедляет темпы восстановления сообществ беспозвоночных, как по сравнению с естественными гарями

сходной интенсивности, так и по сравнению с вырубкой леса. Особенно плохо восстанавливаются после выжигания вырубок численность и разнообразие хищников и микофагов.

3. Структура почвенной пищевой сети после лесных пожаров в краткосрочной перспективе меняется сходно в различных географических условиях: отношение бактериальной биомассы к грибной растёт, биомасса простейших уменьшается, в то время как микро- и мезофауна оказываются достаточно устойчивыми к действию пожаров.
4. Функционирование почвенных пищевых сетей в лесах после пожаров средней интенсивности сохраняется на уровне негорелых лесов. Вклад почвенной фауны в эти процессы возрастает за счет ее большей устойчивости к действию пожаров.

Апробация работы

Результаты работы были представлены на XVI-XVII Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии (Азов, 2011; Сыктывкар, 2014), XII-XIV Съездах Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012; Краснодар, 2007), XI Международном симпозиуме по биоиндикаторам (Сыктывкар, 2001), международных конференциях «Биоразнообразие Европейского Севера» (Петрозаводск, 2001), «Биогеография почв» (Сыктывкар, 2002; Москва, 2009); «Лесное почвоведение» (2000, 2017), XII-XVI Международных коллоквиумах по почвенной зоологии (České Budějovice, 2000; Rouen, 2004; Curitiba, 2008; Coimbra, 2012, Nara, 2016), IX-XIV Совещаниях по биологии почв Северной Европы (Århus, 2001; Akureyri, 2006; Tartu, 2009; Lammi, 2011), XX и XXII Съездах Скандинавского экологического общества OIKOS (Göteborg, 2002; Lund, 2010), V и VII Всемирных экологических конгрессах (Adelaide, 2004; London, 2013), Конференции к 20-летию Полистовского заповедника (Бежаницы, 2014), I Глобальной конференции по оценке биоразнообразия почв (Dijon, 2014), а также на коллоквиумах лаборатории изучения экологических функций почв, лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН, на семинарах по теоретическим проблемам почвоведения при факультете почвоведения МГУ, на заседаниях кафедры биогеографии МГУ, кафедры зоологии и экологии МПГУ (все – г. Москва), лаборатории экологии животных ИВЭП ДВО РАН (г. Хабаровск), лаборатории экотоксикологии

популяций и сообществ ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург), кафедры экотоксикологии Свободного университета (г. Амстердам, Нидерланды), кафедры экологии Шведского университета сельскохозяйственных наук (г. Уппсала, Швеция), кафедры экологии животных Университета Юстуса Либиха (г. Гиссен, Германия), школы наук об окружающей среде Университета Манчестера (Великобритания).

Личный вклад соискателя

Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии во всех этапах диссертационного исследования, в планировании научной работы, сборе и определении материала совместно с коллегами, анализе отечественной и зарубежной научной литературы, анализе и интерпретации данных, их систематизации, статистической обработке, написании и оформлении рукописи диссертации, основных публикаций (в т.ч. в соавторстве) по выполненной работе.

Структура и объем работы

Работа состоит из введения, обзора литературы, 7 глав, заключения, выводов и приложений. Диссертация изложена на 334 страницах, включает в себя 79 рисунков, 22 таблицы и 5 приложений. Список литературы содержит 484 источника, из них 351 на иностранных языках.

Публикации

Материалы диссертации отражены в 120 публикациях: 40 статьях в журналах из списка Web of Science, Scopus, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности; 4 монографиях, статьях в прочих журналах, сборниках и тезисах докладов.

Благодарности

Автор признателен акад. Г.В. Добровольскому и д.б.н. В.А. Тереховой за всестороннюю поддержку, проф. А.Д. Покаржевскому и А.С. Зайцеву (ИПЭЭ РАН, Москва) за совместное развитие исследований экологии почвенной биоты на гарях, проф. Т. Першону, проф. Я. Бенгтссону, д-ру Л.-У. Викаршу, д-ру А. Мальмстрём (Шведский университет сельскохозяйственных наук, г. Уппсала) за многолетнее сотрудничество в изучении лесных пожаров; проф. В. Вольтерсу, д-ру К. Экшмиту (Университет Юстуса Либиха, Германия), проф. Р. Барджету, д-ру Ф. де Фриз

(Университет Манчестера, Великобритания) за обсуждение материала; К.О. Бутенко (определение нематод), П.Р. Бутовской, А.А. Гончарову, А.Ю. Горбуновой, И.А. Горшковой, М.И. Дегтяреву (определение энхитреид), А.С. Зайцеву (определение клещей), Д.И. Коробушкину, Н.В. Костиной (определение эмиссий газов из почвы), Д.М. Кузнецовой, А.А. Панченкову, Л.А. Пельгуновой, И.И. Рапопорт (определение дождевых червей), А.А. Рахлеевой (определение раковинных амеб), Ф.А. Савину, Р.А. Сайфутдинову (определение коллембол), Ж.В. Филимоновой, Д.С. Хомченко, С.В. Шахаб, Л.А. Щепиной, Т.Е. Язриковой за помощь в работе. Автор признателен чл.-корр. РАН Н.Н. Немовой (Институт биологии Карельского НЦ РАН, Петрозаводск), Л.Г. Емельяновой, М.Н. Кожину (МГУ), О.Н. Быхаловой (Заповедник «Утриш»), А.С. Желтухину (Центрально-лесной заповедник) за помощь в поиске гарей. Автор признателен А.В. Тиуну (ИПЭЭ РАН), О.Е. Марфениной, чл.-корр. РАН И.Ю. Чернову (оба – факультет почвоведения МГУ) за множество ценных замечаний в процессе подготовки диссертации и многим другим коллегам, участвовавшим в ее обсуждении.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (гранты 03-05-64127, 06-05-64902, 11-04-00245), Шведского Института (The Swedish Institute), Гранта Президента РФ для молодых ученых (МК-1190.2008.4), программы Президиума РАН «Живая природа» и РНФ (грант 14-14-00894).

Глава 1. Обзор литературы

Проанализированы частота и распространение лесных пожаров, особенности пирогенных экосистем, роль пожаров в лесных экосистемах. Проведен обзор работ по влиянию пожаров на изменение климата и биологические инвазии. Подробно рассмотрено изменение структуры экосистем после пожаров: изменение свойств почв; структуры растительности и почвенной микробиоты. Рассмотрены разные временные стадии воздействия пожаров на почвенных беспозвоночных: моментальные последствия, включая роль выживания и иммиграции. Рассмотрены особенности влияния пожаров на различные группы почвенных животных. Из обзора сделан вывод, что долгосрочных наблюдений за мезофауной на гарях в литературе недостаточно для выявления закономерностей на уровне биома.

Проанализирована литература о пространственной неоднородности бореальных экосистем и ее роли в восстановлении сообществ почвенной мезофауны после

пожаров. Показано, что специальных исследований, посвященных пестроте распределения беспозвоночных на горях, единицы, и они не дают целостной картины того, какова пространственная структура возобновления сообществ почвенных животных на горях.

Рассмотрена роль природной зональности в структуре и особенностях функционирования сообществ почвенных беспозвоночных. Описана структура пищевых сетей в почвах и основные проблемы их изучения. Рассмотрены подходы к оценке экологических функций почв и почвенной биоты. Проанализированы методы оценки функционирования пищевых сетей. Анализ литературы показал, что исследований почвенных пищевых сетей на горях до сих пор не проводилось.

Отдельно рассмотрено практическое значение лесных пожаров. До сих пор в литературе нет единого мнения, насколько контролируемые выжигания вырубок естественны для почвенных животных.

Глава 2. Методология, материал и методы исследования

2.1. Методология

Методология исследования заключается в выявлении и сопоставлении таксономического состава и численности сообществ мезопедобионтов на разновозрастных природных горях и выжженных вырубках в разных подзонах тайги и оценка динамики этих параметров на некоторых из них. Для сравнения процессов восстановления сообществ мезофауны на естественных горях и выжженных вырубках были применены экспериментальные выжигания. Проведен анализ пространственного распределения почвенных беспозвоночных на горях, для чего отобраны пробы по сетке, позволяющей определить неоднородность распределения животных и почвенных параметров в пределах гари. Рассмотрена роль неоднородности среды в заселении гарей почвенными животными.

Следующим этапом работы явилась оценка роли почвенной пищевой сети в функционировании лесных экосистем после пожаров, для чего были оценены биомасса и численность основных компонентов почвенной пищевой сети, функциональные параметры пищевой сети и параметры экосистем в градиенте лесных экосистем Европейской части России.

Для исключения антропогенных воздействий исследовались гари на заповедных или удаленных от источников нарушений территориях, по возможности в плакорных условиях в зональном типе растительности.

В качестве объекта в работе использованы крупные почвенные беспозвоночные (мезофауна), в понимании М.С. Гилярова (1965) и почвенная пищевая сеть в целом. Предмет исследования – пожары как экологический фактор формирования состава и структуры почвенной биоты в пространственно-временном аспекте.

2.2. Район и время проведения исследований

Материалы диссертационной работы представляют собой результат собственных исследований автора, проводившихся с 1999 по 2015 гг. в основных природных зонах Европейской части России и в Скандинавии. Во время работы были обследованы низовые, верховые и всеобъемлющие пожары (по Валендику и др., 1979), т.е. основные типы пожаров, за исключением подземных, в течение первых 10 лет после пожара.

2.3. Методы исследования почвенной мезофауны

Мезофауну учитывали в почвенных пробах, отобранных буром диаметром 10 или 25 см или рамкой 10*10 см до глубины 15 см или до минерального горизонта. Животных извлекали из проб вручную или с помощью модифицированных эклекторов Туллгрена (van Straalen, Rijninks, 1982).

В качестве показателей сообществ почвенной мезофауны использовали число таксономических групп в пробе и число животных на м². Животных определяли в основном до семейства и относили к различным экологическим категориям (Определитель..., 1964; Мамаев, 1972; Кривошеина, 2012; Brauns, 1954; Andersson et al., 2005; Soil biology guide, 1990 и др.) по трофической специализации (хищники, сапро-, фито-, микробофаги), Университета Юстуса Либиха стратификации обитания в почвенном профиле (подстилочные, почвенные, глубокопочвенные), миграционной способности (мобильные и немобильные). К немобильным группам отнесены дождевые черви, многоножки, все паукообразные за исключением пауков, моллюски. Остальные мезопедобионты отнесены к мобильным.

2.4. Естественные гари

На трех перечисленных ниже гарях было заложено по 2 трансекты, состоявших из следующих участков: контроль (негорелый лес) на расстоянии не менее 50 м от края гари, краевой участок на расстоянии 30-50 м от края леса, и центральные участки на расстоянии около 100 м от края леса.

Участок в центральной Карелии. Гарь около деревни Царевичи, в 28 км к северу от г. Петрозаводска (61°59' с.ш., 34°11' в.д.) располагалась в сосновом (*Pinus sylvestris*) с березой (*Betula pendula*) кустарничковом лесу. Почвы – Podzol (FAO, 2014). Пожар площадью 24 га случился в начале сентября 2001. Почвенные пробы отбирали поздней осенью в 2004-2007 гг.

Участок на юге Архангельской области. Пробы в окрестностях Устьянской станции МГУ (60.829° с.ш., 43.258° в.д.) отбирали в 2007 г. на гари 2005 г. в беломошно-зеленомошном сосняке. Почвы – Albic Stagnic Retisol (FAO, 2014).

Участок в центральной Швеции. В августе 2001 г. в Национальном парке Тюреста произошел пожар, охвативший площадь 22 га (59.180° с.ш., 18.256 ° в.д.). На повышениях произрастал редкостойный сосновый (*P. sylvestris*) лес с березой (*B. pendula*), в то время как в понижениях наряду с сосной произрастал другой вид березы (*B. pubescens*). Почвы – Distric Cambisol (FAO, 2014). Почвенные пробы отбирали ежегодно поздней осенью, с 2001 г. по 2008 г., за исключением 2004 г.

На этой же гари была изучена иммиграция мезофауны.

Методика изучения иммиграции мезофауны на гари. В 2008 г. были заложены три трансекты на расстоянии около 200 м друг от друга. Каждая состояла из четырех участков: контроль (негорелый лес), и три участка на гари, представляющие собой различные варианты связанности с лесом (рис. 1): участок расположен на горелом пятне, непосредственно связанном с негоревшим лесным массивом («край»), со всех остальных сторон окруженный выходами гранита с полностью сгоревшим почвенно-подстилочным ярусом. Один участок («коридор») был расположен внутри сожженной области на расстоянии около 5-10 м от края леса, и представлял собой остров слабо сгоревшей почвы, окруженный выходами гранита, но соединенный с лесом слабо сгоревшим коридором. Ширина коридора всегда была уже, чем сам участок, в основном до 50% от диаметра острова, будучи 50-100 см в ширину. Последний тип участка («остров») находился в таких же условиях

(расстояние от края леса, площадь), как и предыдущий, но не был связан с другими пятнами или лесом. Каждый из участков типа «коридор» и «остров» составлял около 2-10 м² по площади.

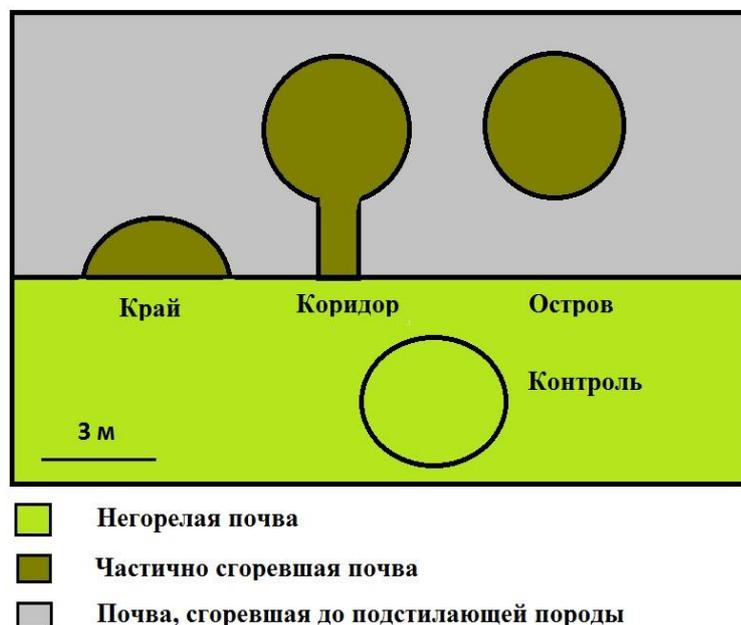


Рисунок 1. Схема расположения участков в эксперименте по изучению иммиграции почвенной фауны из негорелого леса на гарь в Национальном парке Тюреста в 2008 г.: контроль в негорелом лесу и участки в пределах гари: горелый участок, соседствующий с негорелым лесом своей широкой стороной («край»); участок, связанный с негорелым лесом через узкий коридор «коридор»; участок, окруженный подстиляющей породой и не связанный с негорелым лесом («остров»).

Оценка пространственного распределения мезофауны на гарях. На каждой гари из перечисленных в этом разделе на площадке 20x20 м были отобраны пробы по сетке с шагом 5 м. Данные проверяли на наличие автокорреляции (Ettema, Wardle, 2002, Webster, Oliver, 2014). Были применены индексы SADIE-статистики для выявления совпадения обнаруженных кластеров в пространстве (Perry, 1998).

Участок в Кандалакшском заповеднике в Мурманской области. Материал отбирали в августе 2013 г. Две гары: двух- и семилетнего возраста (2011 и 2006 гг. соответственно) располагались на о. Бережной Власов (67,088° с.ш., 32,688° в.д.), входящем в Лувеньгский архипелаг в Кандалакшском заливе. Расстояние между гарями составляет около 2 км, площадь каждой из них примерно 1 га. Негорелая растительность представлена сосново-еловым лесом. Почвы – Leptosol (FAO, 2014).

Участок в Полистовском заповеднике в Псковской области. Пробы отбирали в июле 2013 г. в окрестностях д. Ручьи, по правому берегу р. Осьянки (57,211° с.ш., 30,448 ° в.д.). Гарь 2002 г. представлена сосняком кустарничково-пушицевым сфагновым. Высота нагара на деревьях 2,4 м. Почвы – Stagnic Retisol (FAO, 2014).

2.5. Выжигание вырубki

Исследования проводили на западе Швеции в районе Бьюрокер (Bjuråker), в 40 км к северо-западу от г. Худвиксваль (61°58' с.ш. 16°32' в.д.), в елово-сосновом (*P. abies*, *P. sylvestris*) лесу. В марте 1999 г. было вырублено 8 га леса. Центральная часть вырубки (7 га) была использована для эксперимента с выжиганием, который состоял из двух блоков по 3,5 га каждый. Каждый вариант состоял из двух участков площадью 1,75 га. В июне 1999 г. половина вырубки (3,5 га) была выжжена. Почвы – Distric Cambisol (FAO, 2014). Глубина прогорания почвы составила 34±26 мм. В июне 2003 г. на всей экспериментальной площадке были высажены проростки ели и сосны. Пробы отбирали ежегодно поздней осенью с 1999 по 2009 г., кроме 2007 г.

2.6. Оценка выживания почвенных животных во время пожаров

Было проведено лабораторное выжигание интактных почвенных монолитов, собранных в разных положениях катены в елово-сосновом (*P. abies*, *P. sylvestris*) лесу. На почвах, относимых к Distric Cambisol (FAO, 2014), в 10 км южнее г. Уппсалы в центральной Швеции (59°40' с.ш., 17°40' в.д.), на катене длиной около 30 м были отобраны три участка. Хорошо дренируемый участок расположен на возвышении и представлен лишайниковыми сосняками; промежуточный участок – типичный сосняк с перистыми мхами, и наиболее слабо дренированный участок – сосняк сфагновый. Было заложено две трансекты на расстоянии около 120 м друг от друга. На каждом участке отобрано по 10 проб, из которых 5 были подвергнуты выжиганию газовой горелкой в течение 1 мин по всей поверхности пробы с расстояния около 5 см. Пробы экстрагировали в эклекторах Туллгрена в течение 3-4 дней до воздушно-сухого веса.

2.7. Оценка структурных и функциональных параметров почвенной пищевой сети

Была рассмотрена трансекта в пределах Европейской части России, охватывающая основные лесные экорегионы. Отобраны по 4 пары участков (гарь и контроль) в каждом из пяти экорегионов: 1) средиземноморские экосистемы – Черноморское побережье Краснодарского края; 2) широколиственные леса – Воронежская и Липецкая области; 3) южная тайга – Московская и Тверская области; 4) средняя тайга – Республика Карелия и Ленинградская область; 5) северная тайга –

Мурманская область. Всего отработано 20 гарей и 20 негорелых контрольных участков. Все гари образовались в 2010 г., за исключением шести (2009 г.). Сбор материала проводили в апреле-июне 2015 г., двигаясь с юга на север, с 10-дневным промежутком между зонами, согласно времени зацветания черемухи (Атлас СССР, 1967). Промежуток между средней и северной тайгой по этой же причине был 20 дней. Описания всех 40 участков приведены в диссертации.

Для каждого участка оценены три группы параметров: (1) биомасса, численность основных компонентов почвенной пищевой сети, (2) функциональные параметры почвенной пищевой сети; (3) абиотические параметры почв и экосистемные параметры лесов.

Экосистемные параметры. Определение ряда экосистемных функций проводили для дальнейшего расчета влияния на них почвенной биоты. Запас древесины оценивали через длину и толщину стоящих и лежащих на поверхности почвы отмерших стволов и толстых ветвей. Запас подстилки оценивали в трех повторностях, с участка 50x50 см собирали подстилку, высушивали ее до воздушно-сухого веса и взвешивали с точностью до 1 г.

Содержания основных химических элементов в почве оценены с помощью рентгенофлуоресцентной спектроскопии на анализаторе S2 PICOFOX (Bruker AXS, Германия). Содержание С и N в почве было определено с помощью элементного анализатора Thermo Flash EA 1112 (оба в ИПЭЭ РАН).

Функциональные параметры почвенной биоты. В число таких параметров входили эмиссии парниковых газов (CO_2 , CH_4 , N_2O) и ряд микробиологических процессов в почве. Определение эмиссии метана проводили после инкубации почвы в течение 7 сут. при температуре 28°C. Определение актуальной эмиссии CO_2 проводили после инкубации почвы в течение 1 сут. при температуре 28°C, а определение потенциальной эмиссии CO_2 (субстрат-индуцированное дыхание) – в аналогичных условиях с добавлением глюкозы (по 2,5 мг на 1 г воздушно-сухой почвы). Определение актуальной азотфиксации проводили при инкубации почвы с добавлением 1 мл ацетилена при температуре 28° С в течение 2 ч. Определение потенциальной активности азотфиксации проводили по той же методике с добавлением раствора глюкозы (1% глюкозы от массы воздушно-сухой почвы) и инкубации в течение 1 сут с последующим добавлением 1 мл ацетилена (1 мл) и

инкубацией в течение 1 ч. Для определения актуальной денитрификации навеску почвы во флаконе в течение 1 мин продували аргоном, вводили 1 мл ацетилена, инкубировали при температуре 28°C и через 5 сут измеряли концентрацию N₂O. Для оценки потенциальной активности денитрификации в почву вносили глюкозу (2,5 мг на 1 г воздушно-сухой почвы), нитрат калия (0,3 мг на г почвы) и добавляли 3 мл стерильной воды, а затем действовали как при определении актуальной денитрификации (Звягинцев и др., 1997).

Структурные параметры почвенной биоты. Биомассу бактерий и грибов в почве определяли при помощи анализа фосфолипидов жирных кислот (PLFA) в Университете Манчестера в три стадии: экстракция жирных кислот, фракционирование липидов и мягкий щелочной метанолиз (Frostegård et al., 1993; Bardgett et al., 1996). Анализ спектра проводился как в автоматическом режиме, так и «вручную». Количественный анализ проводится в полностью автоматическом режиме с помощью программного обеспечения FAME.

Почвенные образцы для выгонки почвенных животных отбирались (за исключением мезофауны) цилиндрическим пробоотборником (диаметр 5 см) до глубины 15 см. Во избежание краевого эффекта образцы почвы отбирались случайным образом в пределах квадратной площадки 20 на 20 м, размещенной в центре участка. На каждом участке отбирали: (1) пять образцов для учета нематод и раковинных амёб; (2) пять – для учета энхитреид; и (3) пять – для учета почвенных микроартропод. Для учета мезофауны в пределах того же участка буром диаметром 20 см отбирали случайным образом по пять почвенных монолитов до глубины 15 см. Дождевых червей выгоняли с трех площадок 1 м на 1 м: на каждую выливали по 10 л 4%-ного формалина и собирали червей с поверхности почвы в течение 30 мин (Singh et al., 2016).

Для количественного анализа раковинных амёб применяли метод Коргановой и Рахлеевой (2005), нематод – метод Берманна (Baermann, 1917), энхитреид – метод Рёмбке (Römbke, 1995). Почвенную микро- и мезофауну экстрагировали в смесь спирта, воды и этиленгликоля в соотношении 80:15:5 с использованием эклекторов Тулльгрена на протяжении 4 сут. Раковинных амёб, коллембол, панцирных клещей и дождевых червей определяли до вида, мезофауну до семейства, прочих клещей до надсемейства, используя специализированную определительную литературу.

Определение материала велось специалистами, указанными в разделе «Благодарности».

Таксономические группы почвенной фауны (за исключением раковинных амеб) далее разделяли на функциональные группы в соответствии с их пищевыми предпочтениями с использованием классификации Ф. де Фрис с соавторами (de Vries et al., 2013). Биомассу амеб определяли с использованием метода Коргановой (1997). Биомассу флагеллят принимали за 25% от биомассы амеб в соответствии с данными В. Кривцова (2004). Биомассу нематод оценивали с использованием формул П.Б.Л. Джорджа и З. Линдо (George, Lindo, 2015). Биомассу панцирных клещей рассчитывали по: (Luxton, 1975, Панцирные клещи, 1995, Zaitsev, van Straalen, 2001). Биомассу энхитреид оценивали с использованием методологии и коэффициентов пересчета (Malmström et al., 2009), а дождевых червей – прямым взвешиванием. Биомассу коллембол рассчитывали по: (Caballero et al., 2004). Биомасса всех таксонов и функциональных групп была переведена в г С / м^2 по (de Vries et al, 2013).

Моделирование почвенных пищевых сетей проводили в соответствии с подходом Х. Хант с соавторами (Hunt et al., 1987) с использованием модифицированного набора параметров (de Vries et al., 2013). Биомасса бактерий, грибов и всех групп почвенных животных (в г С / м^2) использовалась для определения потоков углерода между разными трофическими группами. Годовой уровень потребления углерода между трофическими уровнями рассчитывали на основе биомассы данной функциональной группы и специфических популяционных параметров (уровень смертности, эффективность ассимиляции пищи, пищевые предпочтения, соотношение C/N) по (de Vries et al., 2013). Потоки углерода между трофическими группами в почвенной пищевой сети, выраженные в $\text{г С / м}^2 \cdot \text{год}$, были определены по (Hunt et al., 1987) и усреднены отдельно для горелых и контрольных участков в пределах зоны (n=4).

2.8. Статистическая обработка

Статистическую обработку результатов проводили при помощи программ Statistica 8.0, BioDiversity Pro, Variowin 2.2, SADIEShell 1.22. Оцениваемые параметры приведены в соответствующих разделах.

Глава 3. Выживание почвенных животных во время пожаров

В главе исследовался начальный этап формирования сообществ любой гари – выживание почвенных животных во время пожара.

Выжигание привело к уменьшению мощности подстилки в среднем на 16 мм. Статистически значимо большая глубина выгорания, 24 мм, была на повышенных участках (ANOVA, $F=21,74$, $p<0,001$). Исходная численность мезофауны значительно варьировала между участками (2900-6520 экз./м²) (рис. 2). Минимальная численность была отмечена на высоком положении в катене ($F=280,75$, $p<0,001$). Несмотря на меньшее количество обнаруженных здесь таксономических групп (21) по сравнению с другими участками (24-28) ($F=165,83$, $p=0.001$), различий в составе сообществ практически не было. Наиболее обильными группами на всех участках катены были трипсы, личинки галлиц и пауки. Напротив, кивсяки увеличивали численность от верхних участков (50 экз./м²) до нижних (1710), являясь наиболее многочисленной группой на участках в нижнем положении на катене.

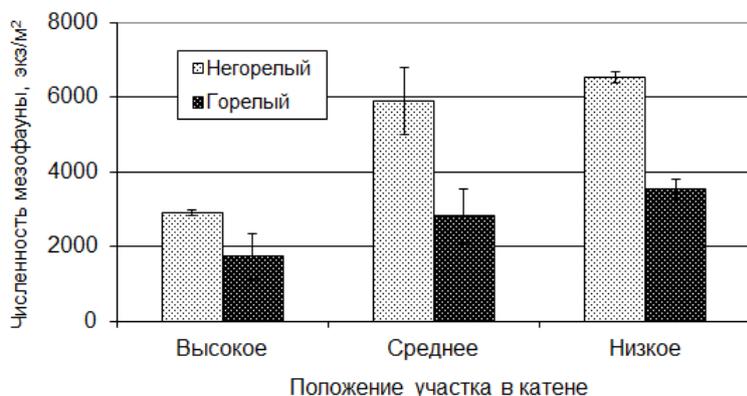


Рисунок 2. Численность почвенной мезофауны (экз./м², $m \pm S.E.$, $n=2$) в контрольных и выжженных мезокосмах в трех положениях катены (высоком, – среднем, низком). Фактор выжигание: ANOVA, $p<0.05$.

Выжигание привело к снижению численности мезофауны в среднем на 46% (рис. 2). Количество таксономических групп снизилось статистически незначимо: минимальные значения были на повышенных участках. Наибольшее воздействие выжигание оказало на подстилочные формы беспозвоночных: минимальная выживаемость была отмечена у жуков-стафилинид (27%), а максимальная у глубокопочвенных личинок мягкотелок (58%), щелкунов (65%), а также у личинок хирономид (62%). Некоторые группы были полностью уничтожены огнем: цикадки, гусеницы (Noctuidae и Pyralidae) и моллюски. Структура доминирования в сообществе после выжигания сохранилась.

Глава 4. Динамика таксономической и функциональной структуры почвенной мезофауны на горях

Глава посвящена анализу динамики мезофауны на горях и выжженных вырубках в течение нескольких лет после пожара и сравнению эффективности выжигания вырубков при восстановлении мезофауны.

4.1. Восстановление почвенной мезофауны после пожаров в бореальной зоне

Состав и численность мезофауны в контроле. Численность почвенных беспозвоночных в лесах НП Тюреста варьировала в широких пределах в течение срока наблюдений (3700–8200 экз./м²) (рис. 3А). Число групп варьировало от 21 до 30. Наибольшей численности достигали личинки жуков (Cantharidae, Elateridae), а также двукрылых (Chironomidae, Cecidomyiidae, Empididae). Одной из наиболее обильных групп были трипсы, иногда достигая максимальной численности среди почвообитающих животных. В негорелом лесу были обильны пауки и кивсяки, а также косянки и геофилиды. Численность мезофауны в лесах в Петрозаводске была ниже 800-1500 экз./м² (рис. 3Б). Количество таксономических групп варьировало от 18 до 21, доминировали трипсы, личинки мягкотелок и пауки.

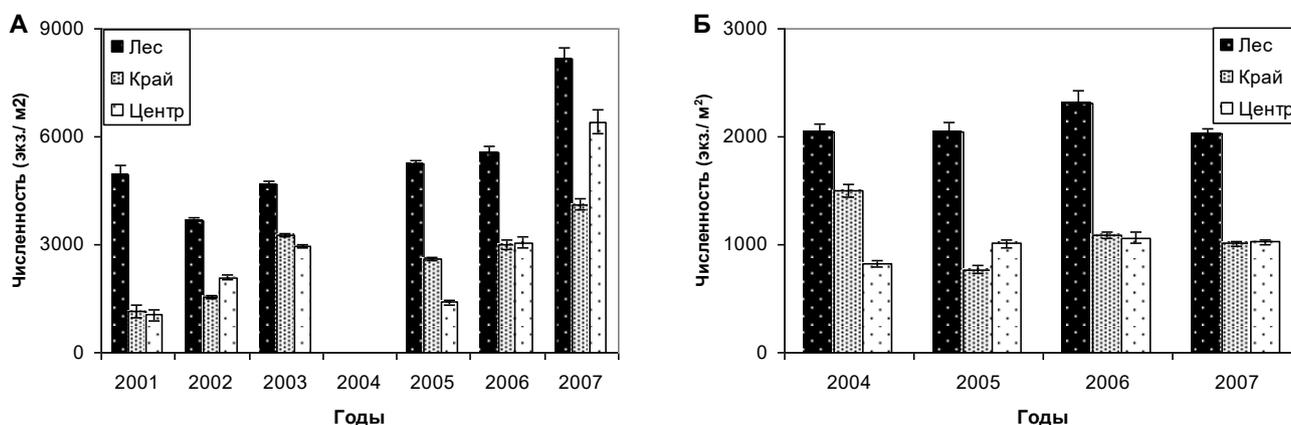


Рисунок 3. Численность почвенной мезофауны (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) на краю и в центре гари и в негорелом сосновом лесу в НП Тюреста (А) и в окрестностях Петрозаводска (Б). Результаты дисперсионного анализа приведены в табл. 9 диссертации.

Состав и численность мезофауны на горелых участках. Относительная численность на двух выгоревших участках в НП Тюреста в первые годы наблюдений начала восстанавливаться, приближаясь к численности в негорелом лесу. Однако после трех лет эта тенденция перестала быть устойчивой (рис. 3А).

При этом участок на краю гари практически не отличался от такового в центре по численности. В горелых лесах в Петрозаводске относительная численность, нормированная к таковой в негорелом лесу, варьировала от 38 до 73%, не выявляя тенденции к восстановлению (рис. 3Б). Общая численность на краевом и центральном участках статистически значимо различались ($p < 0,05$) в 2004 г. за счет высокой численности трипсов. В 2005-2007 гг. таких различий не было.

В НП Тюреста доля мобильных групп в сообществе почвенных животных резко возросла на гари (рис. 4А), в то время как немобильные группы лишь через несколько лет ненамного увеличили свою численность на этих участках (рис. 5В). С течением времени немобильные группы, такие как двупарноногие и губоногие многоножки, дождевые черви начали проникать на гарь. В горелых лесах в Петрозаводске и мобильные, и немобильные группы имели более низкую численность по сравнению с ненарушенным лесом, но в течение семи лет после пожара не наблюдалось тенденции к увеличению (рис. 4В, Г).

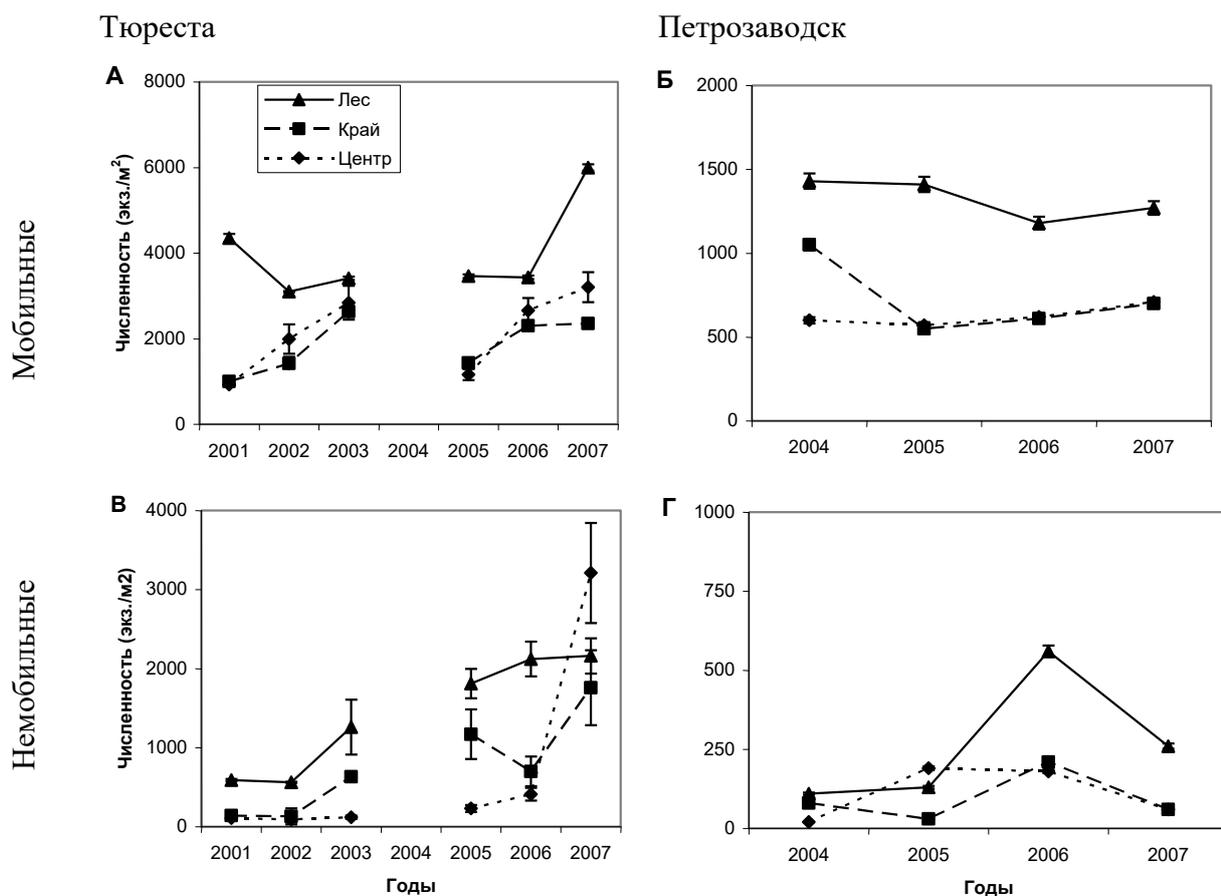


Рисунок 4. Динамика численности (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) мобильных (А, Б) и немобильных (В, Г) мезопедобионтов в центре и на краю гари и в негорелом сосновом лесу в НП Тюреста и в окрестностях Петрозаводска.

Трофическая структура сообществ. Относительная численность трофических групп (фито-, сапрофагов и хищников) значительно различалась между горелыми и негорелыми участками в НП Тюреста. Численность всех трофических групп была минимальной после пожара в 2001 г., что соответствовало стадии черной гари. Однако уже на следующий после пожара год с развитием пирогенной растительности численность фитофагов значительно возросла. Цикадки, заполонившие гать на первый год, были замещены трипсами и тлями. Не было отмечено восстановления численности сапрофагов и хищников. Даже спустя 6 лет после пожара, когда начал формироваться достаточно мощный моховой покров, сапрофаги-детритофаги были в 5-6 раз менее обильны по сравнению с негорелым лесом. Сходный характер восстановления наблюдался на гари в Петрозаводске, хотя фитофаги не были столь многочисленны на гари. Численность сапрофагов-детритофагов была снижена на гари в несколько раз.

4.2. Географические различия гарей

Географические особенности расположения гари могут быть одним из факторов, оказывающих влияние на скорость и пути восстановления сообществ. Для проверки этой гипотезы было проведено сравнение гарей в центральной Швеции, Карелии и в южной части Архангельской области. Данные по Швеции и Карелии приведены в п. 4.1. Численность почвенных беспозвоночных в негорелом лесу окрестностях Устьянской станции МГУ в Архангельской области составила в среднем 1605 экз./м², на краю гари 1065 экз./м² и в центре 487 экз./м². Доминировали трипсы – более 800 экз./м², личинки комаров-звонцов (237), галлицы (158). На краю гари среди 8 групп доминантом были трипсы с еще более высокой численностью, чем в лесу (935 экз./м²). В центре гари разнообразие в пересчете на пробу было меньше (7 групп), хотя общее число найденных здесь групп несколько выше (10). Доминировали трипсы (263 экз./м²), а также пауки и жужелицы (по 39). Рассматривая структуру почвенного населения гари на юге Архангельской области по сравнению с участками в Швеции и Карелии, следует отметить, что она наиболее простая. Восстановление почвенной мезофауны после пожаров в изученных точках в пределах европейской тайги носит сходный характер. Влияние географических условий проявлялось не в принципиально ином сценарии восстановления сообществ, а в различном окружении, влиявшем на

заселение нарушенных биотопов, и в сниженной скорости этих процессов при более суровых климатических условиях.

4.3. Динамика восстановления почвенной мезофауны после выжигания вырубки

Насколько наблюдавшиеся на естественных гарях процессы восстановления мезофауны сходны с процессами на вырубках, подвергшихся выжиганию, рассмотрено в данной подглаве.

В эксперименте с выжиганием вырубки в районе Бьюрокер в Швеции в елово-сосновом лесу наиболее многочисленными группами были личинки двукрылых, жесткокрылых, равнокрылые хоботные и пауки; постоянно присутствовали на пробных площадках двупарноногие и губоногие многоножки, тараканы, трипсы, сеноеды, клопы и псевдоскорпионы. Цикадки (Cicadellidae) были чрезвычайно многочисленны на выжженной вырубке в 2001 и 2003 гг., но почти отсутствовали на остальных участках и в другое время (рис. 5В). Наоборот, щитовки *Orthezia urticae* (Ortheziidae) полностью отсутствовали после выжигания, и имели промежуточную по величине численность на негорелой вырубке (рис. 5Г). Личинки мягкотелок (рис. 5Б), двукрылых и пауки были малочисленны на горелых участках, имели промежуточные величины численности на вырубке, а максимальной численности достигали в негорелом лесу, хотя влияние типа участка (контроль, вырубка или выжженная вырубка) на пауков было недостоверным (рис. 5А) ($p=0,075$). Личинки щелкунов (проволочники) были менее многочисленны на горелой вырубке, хотя достоверных различий по данным дисперсионного анализа выявлено не было. Единственный вид дождевого червя в данном исследовании, *Dendrobaena octaedra*, не наблюдался на выжженной вырубке в 1999-2000 гг., но в последующие годы был обнаружен. В целом численность дождевых червей была низка в негорелом лесу и статистически незначимо выше, чем на вырубке, достигая 10-30 экз./м².

Среди фитофагов единственной группой, увеличившей численность после пожара, были цикадки, что, вероятно, было связано с высоким уровнем проективного покрытия иван-чая, который является одним из классических примеров пиротфильных видов травянистых растений. Одним из вторичных факторов могло также быть снижение прессинга хищников, в частности, пауков

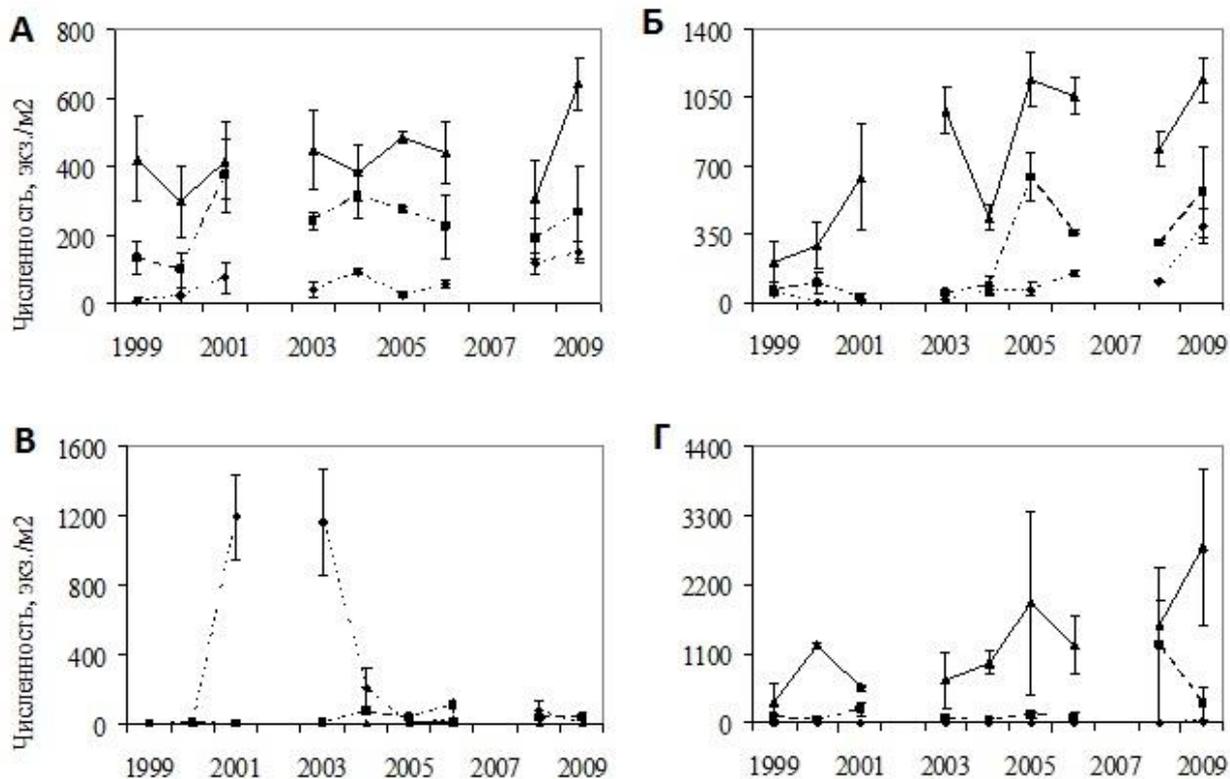


Рисунок 7. Численность отдельных групп почвенной мезофауны (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) на вырубке, выжженной вырубке и в негорелом сосново-еловом лесу в центральной Швеции в 1999-2009 гг.: А) Aranea, Б) личинки Cantharidae, В) Cicadellidae, Г) Ortheziidae.

Численность пауков катастрофически упала после выжигания вырубki и не восстановилась в течение 11 лет наблюдений (Рис. 5А). Сходные данные приводят некоторые другие авторы (Huhta et al., 1967; Schaefer, 1980; Hauge, Kvamme, 1983; Larrivee et al., 2005). В данном районе среди пауков доминировали линифиды (Linyphiidae), для которых было показано особенно долгое восстановление после нарушений экосистем, в отличие от пауков-волков (Lycosidae) и гнафозид (Gnaphosidae), которые являются хорошими миграторами на вырубki и гари (Huhta et al., 1967; Huhta, 1971). Таким образом, выжигание на долгие годы меняет структуру таксоцена пауков.

Биомасса мезопедобионтов (рис. 6) показывает интегральный ответ сообщества на вырубание и последующее выжигание. За годы наблюдений большинство групп, и особенно микофаги и хищники, не достигли значений биомассы, наблюдавшейся в негорелом лесу.

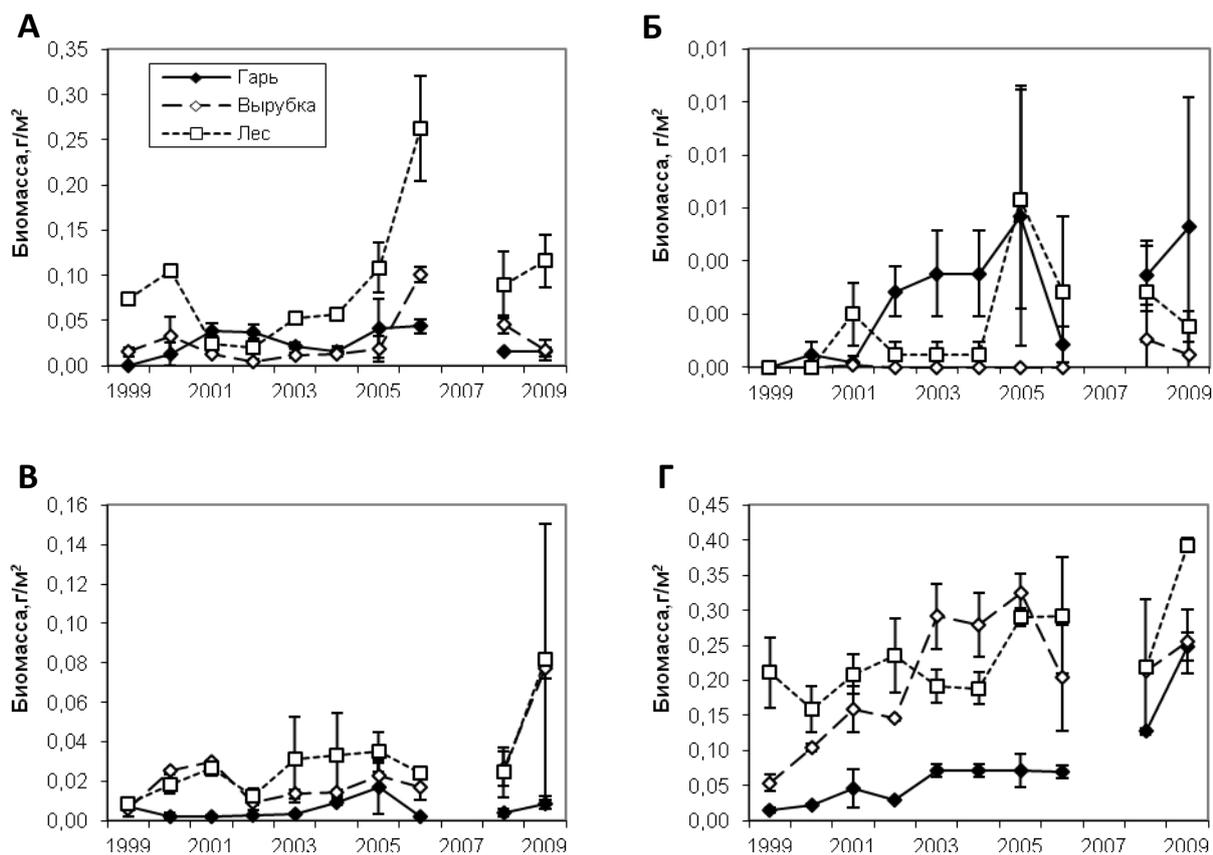


Рисунок 6. Биомасса функциональных групп почвенной мезофауны (г сухого вещества на м², $m \pm S.E.$, $n = 2$): (А) надземных фитофагов, (Б) внутрипочвенных фитофагов, (В) микрофагов, (Г) хищников на вырубке, выжженной вырубке и в негорелом сосново-еловом лесу в центральной Швеции в 1999-2009 гг.

Выжигания приводят к снижению грибной биомассы и в целом влияют на состав пищевых ресурсов для почвенных микробо- и микрофагов. В данном эксперименте хищники и микрофаги более сильно пострадали от пожара. Вырубка резко снизила биомассу микрофагов; восстановления не наблюдалось в течение периода всего нашего исследования, что может объясняться отсутствием подходящих микроместообитаний и сокращением грибной биомассы. Показано, что грибная биомасса уменьшается на вырубках (Pietikainen, Fritze, 1995), особенно потому, что от вырубки деревьев страдают эктомикоризные сообщества (Dahlberg et al., 2001; Jones et al., 2003). Такое уменьшение грибной биомассы может объяснить, почему микрофаги на негорелых вырубках снижали биомассу по сравнению с лесом. Объяснением может быть и увеличение прироста травянистой растительности, что приводит к изменению качества подстилки и снижению соотношения грибной и бактериальной биомассы (Ingham, Thies, 1996).

Глава 5. Пространственная структура восстановления гарей

Как было показано в предыдущих главах, рассматривавшиеся до сих пор факторы не объясняют в полной мере процесс восстановления почвенной фауны на гарях. Анализ литературы и собственные данные по неоднородности почвенной среды в ненарушенных экостистемах привели к предположению о важной роли пространственной гетерогенности почв в этом процессе, что и было оценено количественно на нескольких гарях в данной главе.

5.1. Пространственная неоднородность гарей

Интенсивность пожара, оцененная по глубине прогорания органического горизонта почвы, негативно влияла на число найденных таксономических групп (ANOVA, $F=27$, $p<0,005$) и численность мезопедобионтов (ANOVA, $F=294$, $p<0,00005$) на гарях разного размера на сильно и слабо выгоревших участках на третий год после пожара в бореальной зоне Карелии и Швеции.

5.2. Пространственная структура сообществ мезопедобионтов на гарях северо-запада России

Численность и разнообразие мезофауны на 2-летней гари в Кандалакшском заповеднике. Численность почвенной мезофауны составляла $105,3\pm 72,4$ экз./м², доминировали пауки - 29%, клопы – 19%, геофилиды, стафилиниды и галлицы - по 9%. Всего отмечено 9 таксономических групп, в среднем 0,7 групп на пробу диаметром 9,8 см. На 7-летней гари в Кандалакшском заповеднике численность составляла 390 ± 152 экз./м², доминировали личинки мягкотелок – 46%, геофилиды – 32%, личинки пилюльщиков – 5%. Всего обнаружено 9 таксономических групп, в среднем 1,5 групп на пробу.

Пространственная структура сообществ. Для пространственной структуры распределения микрорельефа обоих участков выявлена автокорреляция данных. Выявляются участки с кочками: на первом участке они сосредоточены в центральной части, на втором – спорадически по всей площади участка. Между ними располагаются межкочечные понижения. Характер распределения пятен численности мезофауны (рис. 7), говорит о том, что почвенные животные образуют скопления размером в несколько м². В скоплениях численность почвенных

беспозвоночных достигала 328 экз./м² при средних значениях около 50. Население в пределах пятен и вне их несколько различается: в пределах скоплений были отмечены дождевые черви и косянки *Lithobius curtipes*.

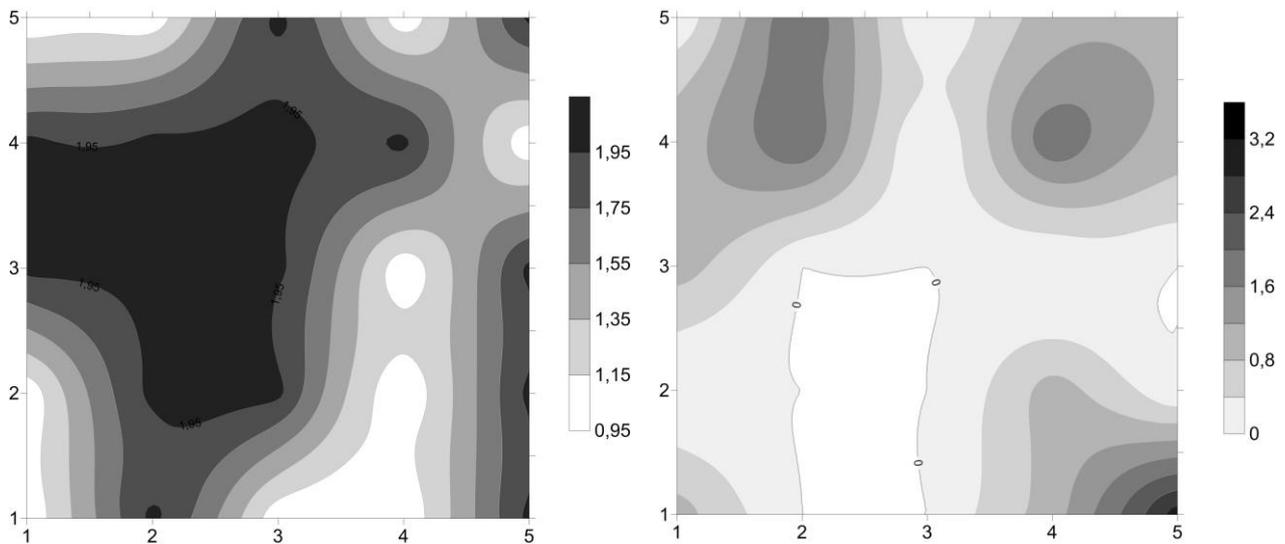


Рисунок 7. Схемы распределения микрорельефа (слева) и численности мезопедобионтов (экз. на пробу) (справа) на 2-летней гари в сосновом лесу Кандалакшского заповедника. По осям обозначены номера проб, шаг между пробами – 5 м.

С помощью SADIE-статистики было соотнесено расположение в пространстве пятен подстилки и пятен распределения общей численности животных. Связи распределения параметров сообществ почвенных беспозвоночных с микрорельефом не было, но близкая к статистически значимой корреляция была обнаружена между численностью мягкотелок с повышениями рельефа ($X=-0,46$, $p=0,97$) и пауков с мощностью подстилки на свежей гари ($X=0,33$, $p=0,08$).

Численность и разнообразие мезофауны на 11-летней гари в Полистовском заповеднике. Численность почвенной мезофауны составляла 858 ± 416 экз./м². Доминировали пауки – 40%, личинки галлиц – 14%, хирономид – 11%, цикадки – 8% и личинки мягкотелок – 6%. Всего отмечено 19 таксономических групп, в среднем 2,6 группы на пробу диаметром 9,8 см.

Пространственная структура сообществ. Для пространственной структуры микрорельефа гари выявлена автокорреляция данных: участки с кочками сосредоточены в центральной части, а между ними, по углам площадки располагаются межкочечные понижения. Для пространственной структуры распределения численности и числа таксономических групп почвенной мезофауны

также выявлена автокорреляция данных. Видны участки с численностью беспозвоночных более 2500 экз./м², а также участки с отсутствием животных.

Таким образом, на всех гарях выявляются участки с более высокими показателями численности и разнообразия почвенных беспозвоночных, чем в среднем по гари. Наши данные (Гонгальский и др., 2007, Гонгальский, 2011, Gongalsky et al., 2008, 2009) свидетельствуют о совпадении в пространстве пятен высокой численности мезопедобионтов с пятнами наиболее благоприятных условий среды. Для свежих гарей это, в первую очередь, остаточная мощность органогенного горизонта почв, а для более старых гарей – мощность подстилки.

5.3. Роль «коридоров» в восстановлении сообществ почвенной мезофауны после пожаров

В данном разделе проверена гипотеза о роли неоднородности почв после пожара в лесу как одного из механизмов восстановления сообществ почвенных беспозвоночных. Возможным путем заселения гари предполагается сеть слабо сгоревших участков, по сравнению с остальным более сильно выгоревшим пространством гари.

Численность почвенной мезофауны в сосновом лесу была максимальной среди изученных участков и достигала 5780 экз./м² (рис. 8). Среднее число таксономических групп на участок достигало 15±1,5. Тремя самыми распространенными группами были трипсы (1800 экз./м²), диплоподы (900) и личинки галлиц (700). Среди других, моллюски, дождевые черви, личинки львинок (*Stratyomyiidae*) были найдены только в негорелом лесу.

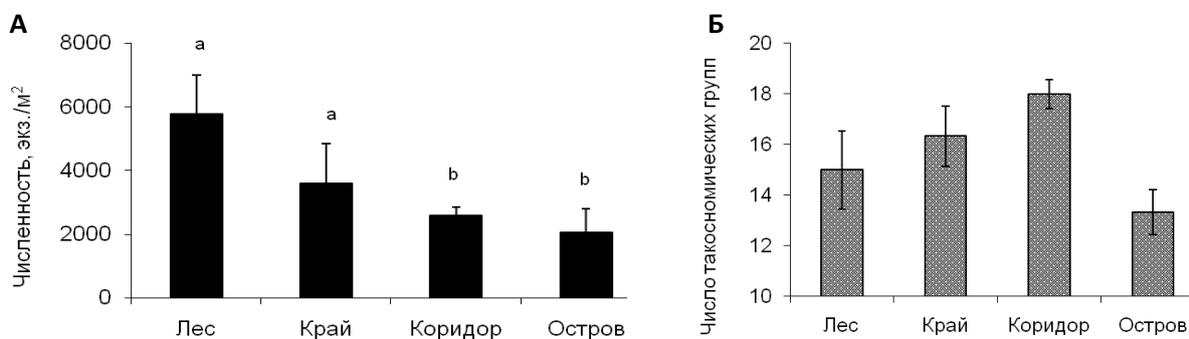
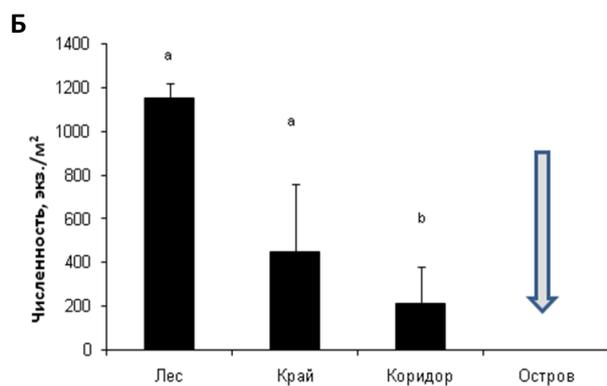
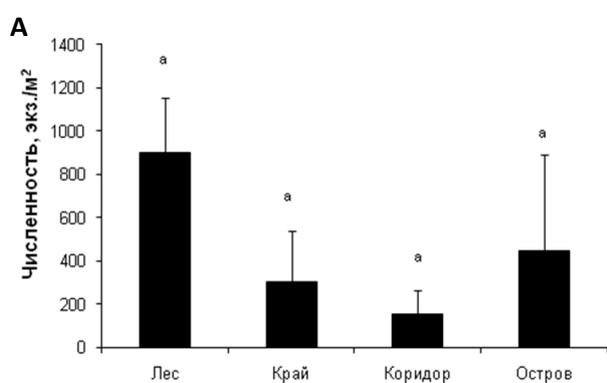


Рисунок 8. Численность (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 3$) (А) и число таксономических групп (Б) мезофауны в контроле (Лес) и в пределах гари: на краю, на участках «коридор» и «остров».

На краевом участке численность почвенной мезофауны достигала 3600 экз./м² (Рис. 8). Среднее число таксономических групп составило 16,3. Наиболее обильными группами были трипсы (1650), в то время как никакая другая группа не достигала такого уровня численности: диплоподы (300) и личинки Cecidomyiidae (400) выступали субдоминантами. На участке «коридор» численность достигала 2570 экз./м². Наиболее многочисленной группой были также трипсы (500 экз./м²) и личинки галлиц (520). Третьей по численности группой были личинки мягкотелок (300). На этом участке отмечен высокий средний уровень числа таксономических групп (18). Участок «остров» выявил самую низкую численность почвенной мезофауны (2040 экз./м²). На участке отмечено минимальное количество таксономических групп (13). Наиболее обильны были диплоподы (450), личинки хирономид (390) и пауки (250). Все диплоподы, относившиеся к одному виду, *Proteroiulus fuscus*, были обнаружены только на одной трансекте, где их численность достигала 1340 экз./м². Когда эта трансекта была исключена из анализа (n=2), резкие различия между остальными двумя трансектами по численности и составу сообществ исчезли (рис. 9).



Численность мезофауны зависела от расположения участка (ANOVA: $F = 5,907$, $p < 0,001$), однако не было отмечено достоверных различий между участками в пределах гари. Такие различия проявлялись только при исключении трансекты с высокой численностью на участке «остров».

Рисунок 9. Численность диплопод *Proteroiulus fuscus* (экз./м², $m \pm S.E.$) в контроле (Лес) и в пределах гари: на краю, на участках «коридор» и «остров» на трех трансектах ($n = 3$) (А) и на двух трансектах ($n = 2$) (Б), с исключенной трансектой с высокой численностью мезофауны на участке «остров». Различия указаны стрелкой.

Выживание на разных трансектах, по-видимому, было различным. Хотя обилие мезофауны соответствовало ожидаемым значениям, на одной из трансект участка «остров» был обнаружен сопоставимый с контролем уровень мезофауны, как по численности, так и по разнообразию, в то время, как на двух других трансектах эти параметры были минимальными. Такая картина могла наблюдаться в случае, если этот участок исходно слабо пострадал во время пожара и за счет внутренних ресурсов восстановился быстрее, что является подтверждением важности гетерогенности в восстановлении почвенной фауны после пожара.

5.4. Роль неоднородности экосистем в восстановлении сообществ почвенных животных после пожаров

Нарушения экосистем, такие как лесные пожары, промышленное загрязнение и др. практически всегда носят гетерогенный характер, оставляя менее нарушенные участки в пределах нарушения. В дополнение к традиционно рассматривавшемуся источнику восстановления сообществ почвенных беспозвоночных за счет иммиграции из окружающих ненарушенных биотопов показана роль локально ненарушенных участков в пределах импактных зон, к которым предлагается применять термин «*перфугиум*» (от лат. *perfrugium* – убежище). Перфугиумы – локально ненарушенные или слабо нарушенные участки в пределах нарушения биоценоза, в которых переживают нарушение отдельные особи или фрагменты сообществ организмов, обитавших в данном биоценозе; они характеризуются более высоким разнообразием и численностью почвенной фауны по сравнению с основной нарушенной территорией. Между понятиями «перфугиум», «станция переживания» и «рефугиум» существует несколько принципиальных отличий. Станция переживания это микробиотоп, который исходно может служить укрытием для животных (например, более влажные западины в почве или расщелины в камнях или коре деревьев). В отличие от них, перфугиумы формируются в случайных местах зачастую в силу стохастических факторов: это может быть участок подстилки, который не загорелся из-за того, что сменилось направление ветра, или пятно, на которое не попали выбросы загрязнителя.

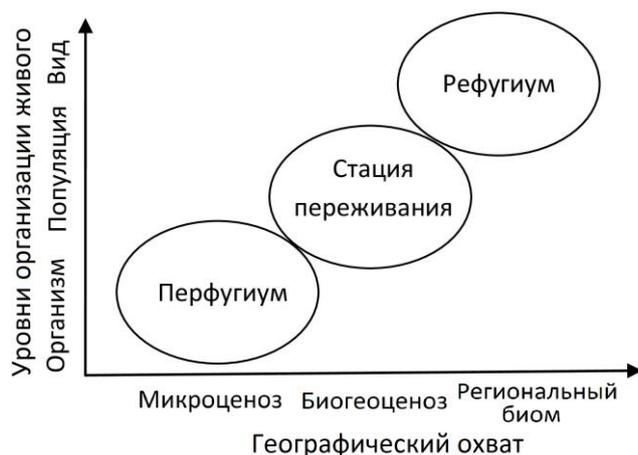
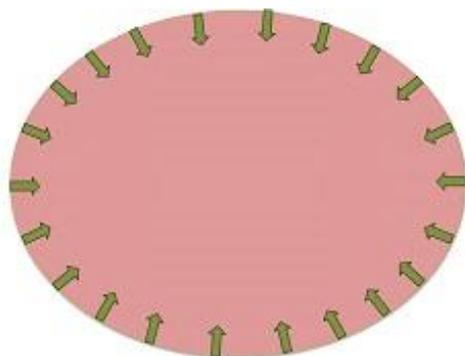


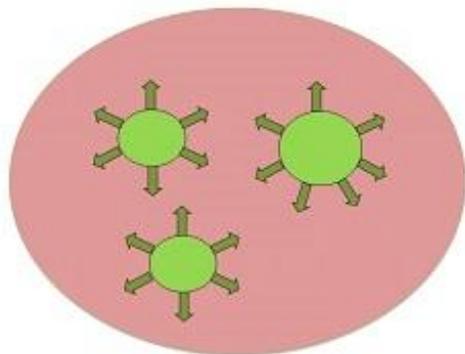
Рисунок 10. Соотношение понятий «перфугиум», «стация переживания» и «рефугиум».

В зоологии позвоночных, откуда пришел этот термин (Наумов, 1936, 1937), речь идет о станциях переживания, например, зимы насекомоядными, или весенних паводков разными группами млекопитающих. Напротив, перфугиумы

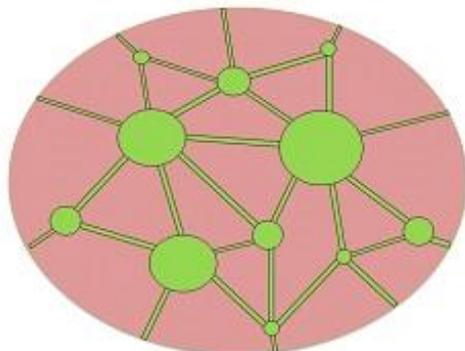
А



Б



В



формируются при нарушениях, которые зачастую носят катастрофический характер, и восстановление после которых может занимать десятилетия, например, после пеплопадов, потоков лавы, а среди антропогенных нарушений – проливов химикатов или выпадения радионуклидов. Население перфугиумов показывает фактически срез того, что наблюдается в ненарушенной экосистеме.

Напротив, в станциях переживания происходит перестройка населения и численности животных при ожидании наступления нарушения (зимы, половодья, сезонного пожара). Важной особенностью

Рисунок 11. Источники заселения нарушенных территорий: (А) за счет иммиграции и (Б) за счет перфугиумов в пределах нарушенной территории. Сеть перфугиумов, связанная менее нарушенными коридорами (В).

перфугиума, в отличие от станции переживания, является то, что он применим к отдельным особям, а не к популяции в целом (рис. 10). Сравнивая географический охват этих явлений с рефугиумами, можно отметить, что на каждом из уровней выявляются свои параметры, объясняющие переживание нарушений животными.

Перфугиумы, диффузно расположенные в пределах гари, могут являться также своеобразными «прерывистыми коридорами», по которым постепенно заселяют гарь из окружающих ненарушенных биотопов группы со слабой расселительной способностью (рис. 11). Гетерогенность почвенной среды, неоднородность ее нарушения и наличие перфугиумов служит одним из факторов восстановления сообществ почвенных животных после нарушений.

Глава 6. Структура почвенных пищевых сетей на гарях

Почвенная мезофауна – один из важных компонентов почвенных пищевых сетей, однако, не дающий полной картины о происходящих на гарях процессах. Следующим этапом работы явилась оценка всей структуры и функционирования почвенной пищевой сети на гарях в широком спектре географических условий с учетом роли почвенных животных в этих процессах.

6.1. Физико-химические параметры почв

Влажность почвы в верхних горизонтах за счет оторфованности была выше в трех подзонах тайги. В целом, на выгоревших территориях содержание влаги в почве снижается. Кислотность почвы при перемещении с юга на север постепенно повышается, но на гарях по сравнению с контрольными участками значимой разницы не наблюдается. Из биогенных элементов стоит отметить значительно более высокое содержание фосфора и калия в почве через 5 лет после пожаров. Наблюдается увеличение содержания лабильного углерода с юга на север, так же и для подвижных форм азота, и только в северной тайге отмечено снижение этой величины.

Несмотря на то, что в средиземноморских экосистемах глубина прогорания органического горизонта была меньше, чем в других природных зонах (до 90% органического горизонта осталось по сравнению с 40-60% в других зонах), вариабельность силы пожара в пределах зоны была очень высока, что привело к

отсутствию зональных различий по этому показателю. Наоборот, высота нагара на деревьях была в средиземноморских экосистемах максимальной среди изученных (до 2,4 м), в то время как в других зонах этот параметр варьировал от 1,0 до 1,6 м, но за счет высокой вариабельности в пределах зоны, достоверных отличий между зонами также не было отмечено.

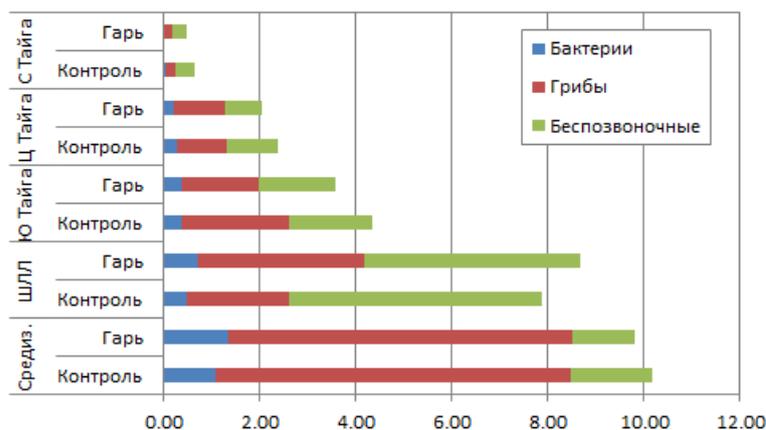
6.2. Структура почвенной пищевой сети

Микроорганизмы, по данным анализа фосфолипидов жирных кислот, наиболее многочисленны в негорелых лесах в трех подзонах тайги – около 500 нг/г почвы. Минимальные значения были отмечены в широколиственных лесах – менее 200, с промежуточными величинами в средиземноморских экосистемах – около 400 нг/г почвы. Несмотря на то, что грибная биомасса составляла только 20-90 нг/г почвы в зависимости от экорегiona, различия между широколиственными и таежными лесами были более выражены, а максимальные значения, отмеченные для северной тайги, были больше, чем в двух других северных регионах. Наибольшая представленность была определена для маркеров жирных кислот C16:0, C18:1 ω 7, trans-C18:1 ω 9, cis-C18:2 ω 6, i-C15:0, 16:1 ω 9. В 4 регионах из 5 бактериальная биомасса на горях была относительно выше, а грибная ниже, чем в контроле (рис. 12А). Запас углерода в биомассе микроорганизмов был максимален в средиземноморских экосистемах (8,5 г С /м²), снижаясь к северной тайге (до 0,2 г С /м²). Биомасса бактерий была выше, чем в контроле на горях в средиземноморских экосистемах, а грибов – на горях в широколиственных лесах (рис. 12А).

Почвенные беспозвоночные. Общая биомасса почвенных беспозвоночных достигала максимума в зоне широколиственных лесов (4,8 г С/м²) (рис. 12Б). Биомасса в следующих по уровню экорегionaх – средиземноморских экосистемах и южной тайге достигала лишь 1,4 г С/м². Общая биомасса беспозвоночных статистически значимо не отличалась между горелыми и контрольными участками (рис. 12Б). Среди отдельных компонентов пищевых сетей максимальная биомасса раковинных амеб в почвах негорелых лесов отмечена в широколиственных лесах – 0,3 г/м². К северу она снижается до 0,02 г /м² в северной тайге. На горях обнаружено статистически значимое снижение биомассы тестацей (p=0,10) (рис. 12Б). Биомасса нематод была также выше в двух южных экорегionaх (по 0,04 г/м²), снижаясь к северу почти на два порядка. Биомасса почвенных нематод также не

отличалась в контроле и на гарях. Пожары приводят к увеличению роли нематод бактериотрофов и снижению роли фитопаразитических, а также грибоядных нематод. Биомасса энхитреид на контрольных участках трех наиболее южных природных зон составляет 0,05 г/м², снижаясь на 1-2 порядка в средней и северной тайге. На гарях в широколиственных лесах биомасса энхитреид статистически не значимо ниже, чем в контроле, а во всех остальных биомах – выше. Биомасса почвенных клещей закономерно и значимо зависела от географического положения участков. Биомасса орибатид была максимальной в южной тайге (556 мг/м²) и снижалась (до 230 мг/м²) при продвижении на север и юг. Наибольшая биомасса коллембол на контрольных участках отмечена в южной тайге (156 мг/м²), наименьшая (79 мг/м²) – в северной тайге, но статистически значимых закономерностей распределения биомассы коллембол на контрольных участках между экорегионами не выявлено. Влияние пожара на биомассу орибатид и коллембол было незначимым во всех исследованных биомах.

А



Б

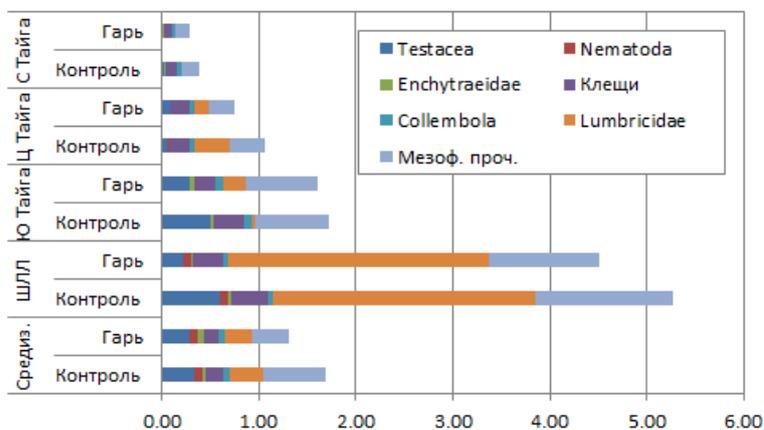


Рисунок 13. Биомасса (г С/м², среднее, n=4) грибов, бактерий и основных групп почвенных беспозвоночных на контрольных и сгоревших участках в пяти экорегионах: (А) биомасса грибов, бактерий и беспозвоночных в целом; (Б) биомасса основных групп почвенных беспозвоночных. Данные дисперсионного анализа приведены в Табл. 24 в диссертации. Обозначения: С3 – средиземноморские экосистемы; ШЛЛ – широколиственные леса; ЮТ, СрТ, СевТ – южная, средняя, северная тайга.

Биомасса почвенной мезофауны (не включая дождевых червей) также определялась зональными условиями. Максимальные значения отмечены в

широколиственных лесах (более $3,2 \text{ г/м}^2$) и снижалась до $0,4 \text{ г/м}^2$ при продвижении на север. Биомасса почвенной мезофауны была незначимо ниже на гарях во всех экорегионах, чем на контрольных участках. Биомасса дождевых червей в черноземах достигала $5,8 \text{ г/м}^2$, превышая биомассу всех остальных беспозвоночных вместе взятых. В остальных экорегионах биомасса червей была на порядок ниже, а в северной тайге в контроле они не были отмечены. На гарях в некоторых экорегионах биомасса была несколько ниже контрольных значений (средиземноморские экосистемы, средняя тайга), выше (южная, северная тайга), либо оставались на том же уровне (широколиственные леса).

Таким образом, общая биомасса компонентов почвенной пищевой сети, включающая и микробов, и беспозвоночных, достоверно не отличалась на сгоревших участках по сравнению с контрольными. Во всех экорегионах грибы преобладали в микробных сообществах на несгоревших участках, и биомасса грибов относительно бактерий увеличивалась с увеличением широты, достигая наибольшей величины в северной тайге. Доминирование бактерий в микробных сообществах на гарях возросло в средиземноморских экосистемах и южной тайге.

6.3. Вклад компонентов почвенных пищевых сетей в структуру экосистем

Пик запаса углерода в почве приходится на южные экорегионы ($43,9 \text{ кг С/м}^2$ в зоне широколиственных лесов и $35,2 \text{ кг С/м}^2$ в средиземноморских экосистемах) (рис. 14). Запасы С в почвах южной тайги вдвое ниже, чем в черноземах, а в северных подзонах еще в 10 раз меньше. Биомасса деревьев была самой высокой на несгоревших контрольных участках широколиственных лесов и в северной тайге ($15,6\text{-}16,0 \text{ кг С /м}^2$), а самая низкая – в средиземноморских экосистемах ($5,6 \text{ кг С/м}^2$). Биомасса корней следовала той же закономерности с максимумом в $3,2 \text{ кг С/м}^2$ в широколиственных лесах и в северной тайге и с минимумом в $0,8 \text{ кг С/м}^2$ в средиземноморских экосистемах. Запасы углерода, содержащегося в растительном опаде, достоверно не отличались между экорегионами ($746\text{-}901 \text{ г С /м}^2$).

Эффект пожара на запас углерода в почве был статистически незначимым. Биомасса деревьев также не изменилась, кроме средней и северной тайги, где она уменьшилась примерно в 2 раза. Пожары также влияли на биомассу корней растений, которая снижалась во всех экорегионах. После пожаров увеличились статистически значимо запасы углерода, содержащегося в опавших ветвях и

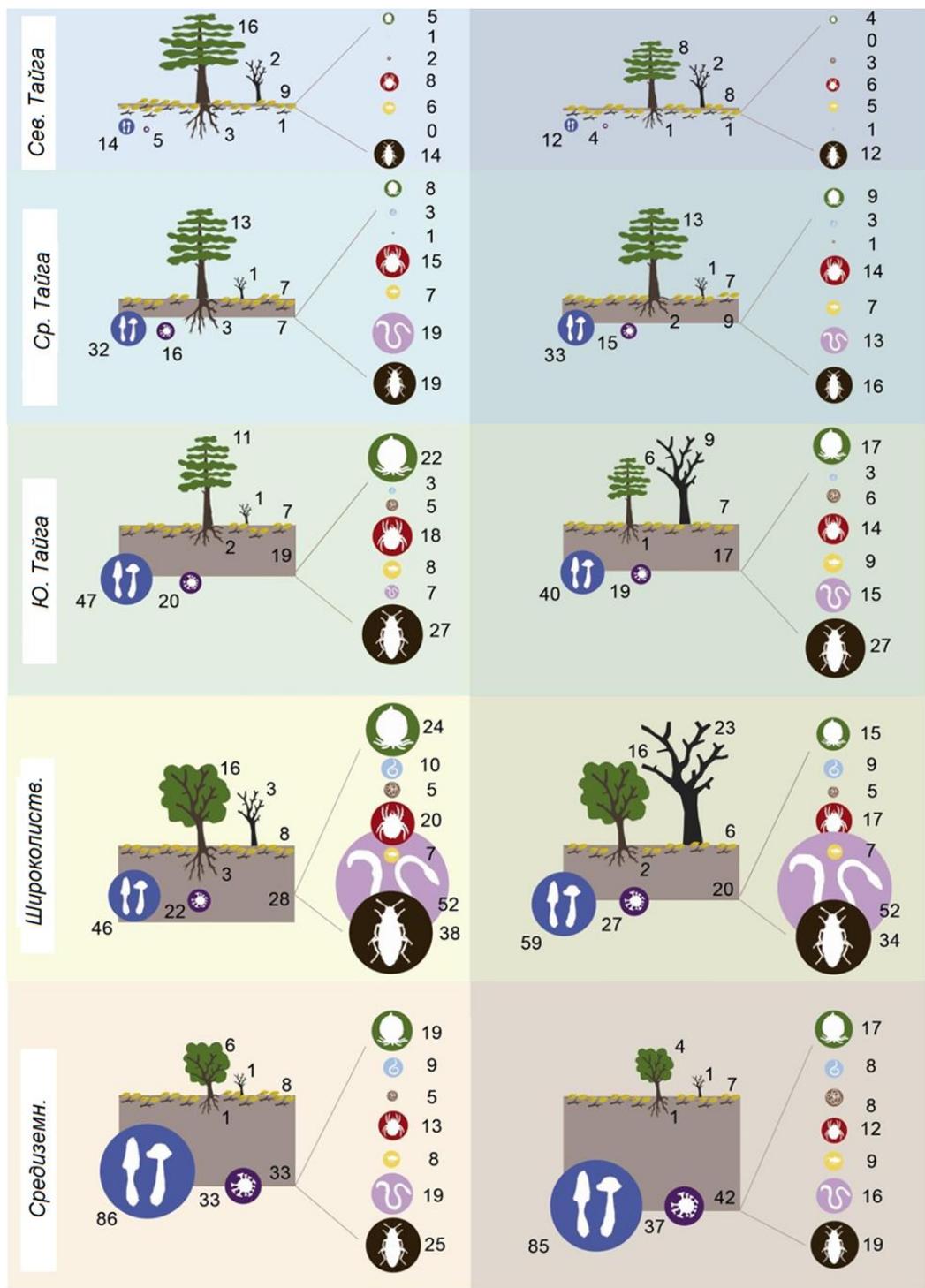


Рисунок 14. Запасы углерода (г С/м^2 , $n=4$) в негорелых (левая колонка) и горелых (правая колонка) лесах в пяти экорегionaх Европейской части России. Обозначения: 1 – почва; 2 – корни деревьев; 3 – стволы деревьев; 4 – отмершая древесина; 5 – листовой опад; 6 – грибы; 7 – бактерии; 8 – энхитреиды; 9 – нематоды; 10 – клещи; 11 – колемболы; 12 – мезофауна (без дождевых червей); 13 – раковинные амебы; 14 – дождевые черви. Размер пиктограмм соответствует запасу углерода: 1-4 – 1000 г С/м^2 ; 5 – 100 г С/м^2 ; 6-7 – 12 г С/м^2 , 8-14 – 6 г С/м^2 . Точные величины приведены в Приложении 4 к диссертации.

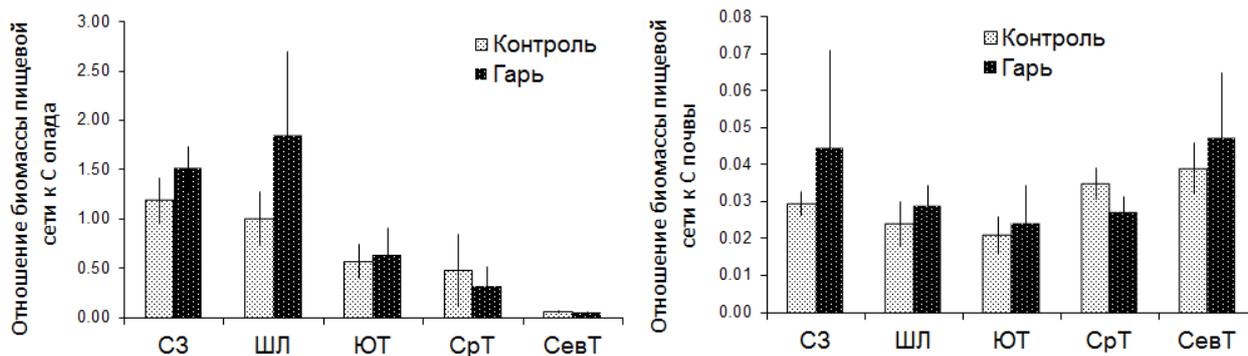


Рисунок 15. Отношение общей биомассы компонентов почвенной пищевой сети (%), $m \pm S.E.$, $n=4$) к общему запасу углерода: (А) опада; (В) почвы. Обозначения экорегионов см. рис. 13.

поваленных стволах деревьев. Запасы углерода в опаде на гарях значительно не изменялись (рис. 14). Отношение содержащегося в почвенной биоте углерода к общему запасу углерода почв в изученных лесах варьировало в небольших пределах, и не зависело от воздействия пожара, составляя 0,02-0,05% (Рис. 15). Отношение углерода почвенной биоты к запасу углерода, содержащемуся в опаде, было больше, но также не зависело от воздействия пожара (0,05-1,84%).

Глава 7. Функционирование почвенных пищевых сетей на гарях

7.1. Микробиологические параметры почв

Величина актуальной денитрификации в средиземноморских экосистемах ($1,66 \pm 0,57$ мкг $N_2O/г \cdot час$) была достоверно выше, чем в почвах остальных экорегионов. Здесь этот процесс на гарях протекает еще активнее, чем в негорелых лесах, возрастая до $6,23 \pm 2,21$ мкг $N_2O/г \cdot час$, в то время как в других экорегионах значимых различий не обнаружено. Для потенциальной денитрификации картина резко отличалась, выявляя более плавное падение показателя с широтой (рис. 16В).

Метаногенез достоверно отличался между природными зонами, в основном за счет более низких значений в зоне широколиственных лесов ($1,8 \pm 0,6$ нг $C_2H_4/г \cdot сут.$). Достоверное повышение эмиссии метана на горелых участках наблюдалось в северной и средней тайге, в то время как в южной тайге величины эмиссии метана на гарях были ниже таковых в контроле (рис. 16Б).

Актуальная эмиссия CO_2 , или базальное дыхание, была достоверно выше в почвах средиземноморских экосистем ($1,71 \pm 0,19$ нг $CO_2/г \cdot сут.$), снижаясь до 1,2 в северной тайге и широколиственных лесах (рис 16Г). Во всех экорегионах, кроме

северной тайги, актуальная эмиссия CO_2 на горях была ниже, чем в контроле. Потенциальная эмиссия CO_2 также имела достоверный зональный тренд: величины в средиземноморских системах ($7,01 \pm 0,6$) более чем в 2 раза превышали величины в северной тайге ($3,06 \pm 0,59$). Величины потенциальной эмиссии CO_2 на горелых участках в средиземноморских экосистемах были ниже, в то время как в прочих экорегионах они не отличались достоверно от контрольных значений.

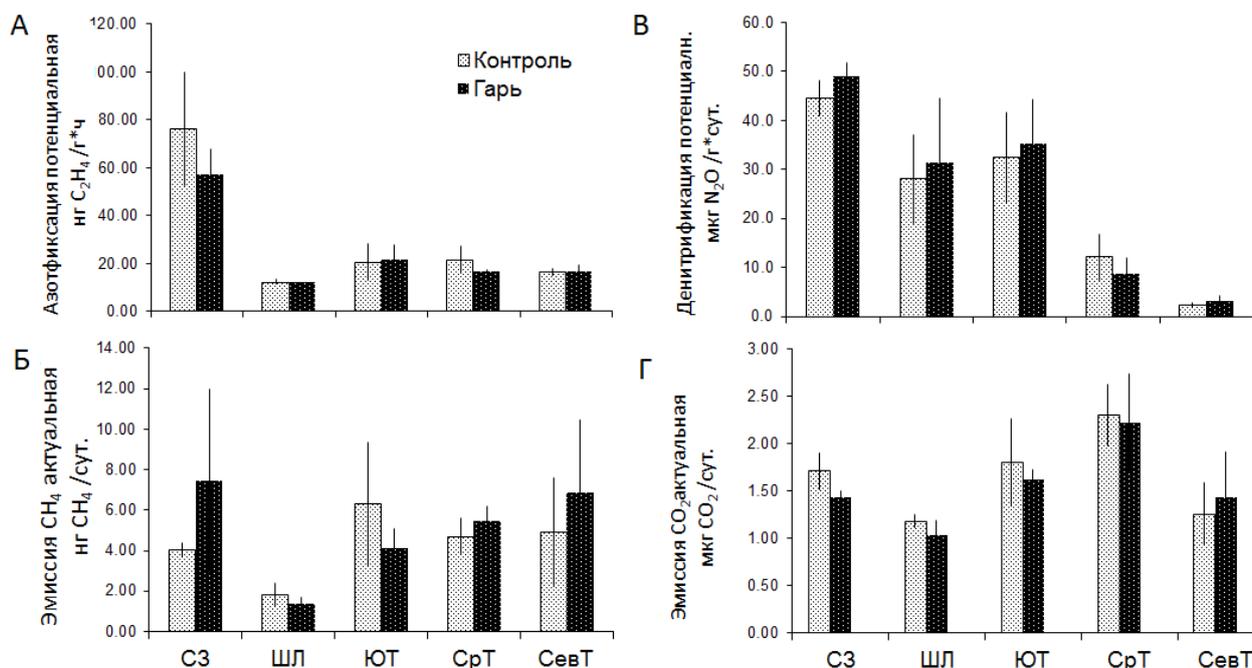


Рисунок 16. Некоторые параметры функционирования почвенной биоты контрольных и горелых лесов в пяти экорегионах ($m \pm S.E.$, $n=4$): (А) потенциальная азотфиксация (нг $\text{C}_2\text{H}_4/\text{г}\cdot\text{ч}$), (Б) актуальная эмиссия метана (нг $\text{CH}_4/\text{сут.}$), (В) потенциальная денитрификация (мкг $\text{N}_2\text{O}/\text{г}\cdot\text{сут.}$), (Г) актуальная эмиссия углекислого газа (мкг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сут.}$). Результаты дисперсионного анализа даны в Табл. 21 диссертации. Обозначения экорегионов см. рис. 13.

Активность актуальной азотфиксации не имела выраженного зонального градиента. В широколиственных лесах пожары увеличивали интенсивность протекания процесса на 27%, в целом в этой зоне процесс протекает интенсивнее, чем в средиземноморских экосистемах ($0,78 \pm 0,04 \text{ C}_2\text{H}_4 \text{ нг}/\text{г}\cdot\text{час}$). В южной тайге фиксация азота идет интенсивнее на 34% в лесах, пройденных пожаром. В средней тайге направление скорости процесса после воздействия снова меняется: наблюдается падение интенсивности скорости фиксации азота на 32%. В северной тайге на горях в подстилочном горизонте возрастает уровень актуальной азотфиксации в 1,7 раза, в негорелых лесах наблюдается самая низкая скорость фиксации азота - $0,35 \pm 0,04 \text{ C}_2\text{H}_4 \text{ нг}/\text{г}\cdot\text{час}$. Потенциальная фиксация азота сильнее зависела от зональных условий, чем от воздействия пожара (рис. 16А). Достоверно

отличаются показатели в почвах средиземноморских экосистем от остальных регионов, где интенсивность протекания процесса наиболее высока, но в целом интенсивность процесса снижается к северу (от $55,2 \pm 17,0$ C_2H_4 нг/г*час в средиземноморских экосистемах до $4,7 \pm 0,9$ в южной тайге). На гарях в средиземноморских экосистемах интенсивность потенциальной азотфиксация была ниже ($37,5 \pm 7,5$ C_2H_4 нг/г*час), в то время как в подзоне северной тайге наблюдалось увеличение скорости протекания процесса ($0,6 \pm 0,1$ C_2H_4 нг/г*час).

7.2. Поток углерода через почвенную пищевую сеть

Поток углерода через почвенную пищевую сеть в целом и ее различные каналы значительно различается в лесах разных экорегионов (величины потоков приведены в Приложении 5 к диссертации). Основной поток углерода через почвенные пищевые сети и в контроле, и на гарях, идет от детрита.

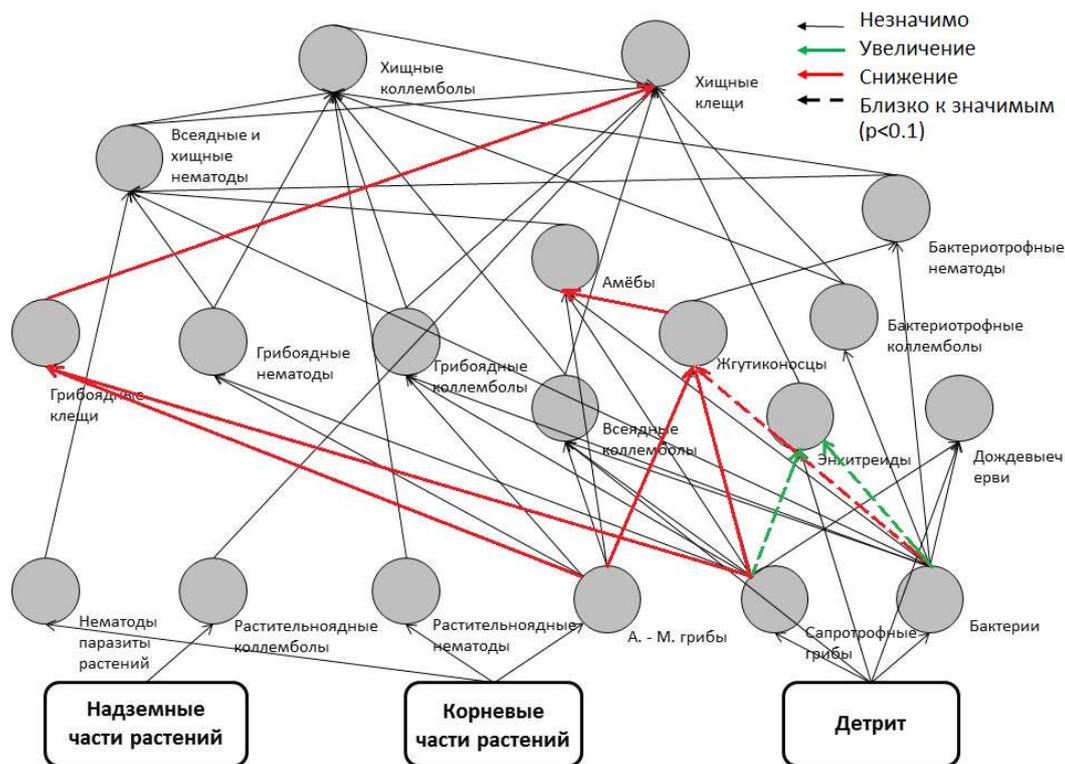


Рис. 17. Влияние пожара на потоки углерода между компонентами пищевой сети в почве. Цветные линии отражают статистически значимые различия между горелыми и контрольными лесами (GLM).

Величина потока значимо зависит от географического положения участка: в широколиственных лесах он составляет $100,4$ г $C/m^2 \cdot год$, снижаясь вплоть до $7,9$ г $C/m^2 \cdot год$ в северной тайге. Пожар незначительно сократил поток углерода из детрита в почвенные пищевые сети во всех типах леса. На втором месте поток от

корней растений, который также зависит от экорегиона. Величины потока в ненарушенных лесах здесь намного ниже, от 13,9 г С/м²*год в широколиственных лесах, до 13,0 г С/м²*год в северной тайге. Третий по мощности ресурс – наземные части растений, они, согласно модели, используются почвенной пищевой сетью в наименьшей мере, и поток, соответственно, составляет, от 0,49 до 0,06 г С/м²*год от широколиственных лесов к северной тайге. Большая часть углерода детрита сразу мобилизуется сапротрофными грибами, а вместе с микоризными грибами они составляют преобладающий по мощности поток углерода от микроорганизмов. Величины варьируют от 12,9 до 2,0 г С/м²*год, также будучи зависимыми от экорегиона. Однако после пожаров доля бактерий среди общей биомассы микроорганизмов растет, снижая соотношение грибов к бактериям, что меняет и мощность потоков от базовых ресурсов к микроорганизмам. От микроорганизмов основной поток углерода идет к жгутиконосцам и амебам (от 41,5 до 1,7 г С/м²*год), а также в меньшей степени – к энхитредам, причем последний канал – единственный из увеличивающих мощность среди микробофагов после пожаров (рис. 17). Биомасса дождевых червей практически не снижалась на горях, показывая важность увеличивающегося бактериального канала, способного поддерживать эту группу животных. В целом, высшие трофические уровни, использованные в модели, проявляли относительную стабильность, но были обеспечены иными источниками углерода после пожаров, нежели в негорелых лесах.

7.3. Эффективность мобилизации углерода почвенной биотой

Эффективность мобилизации углерода через различные пищевые каналы в почве в большинстве экорегионов снизилась (рис. 18). Так, эффективность потребления надземной фитомассы была максимальной в широколиственных лесах (88%), значительно превосходя этот показатель в других экорегионах (10-32%). При этом на горях в широколиственных лесах наблюдалось значительное снижение этого показателя (почти в 3 раза). Эффективность потребления корней не была достоверно подвержена влиянию пожара, несколько увеличиваясь в контрольных лесах с юга (8%) на север (24%), однако, в южной тайге был отмечен слабый отрицательный эффект пожара на эффективность потребления корней. Эффективность потребления детрита варьировала в контроле от 14 до 43% и была

значительно снижена горелых лесах во всех экорегионах, но особенно в широколиственных лесах, в южной и средней тайге. Это может означать, что свежий опад не является достаточно подходящим субстратом для существующей почвенной пищевой сети. Таким образом, пожары сильно и в целом негативно сказываются на относительной эффективности почвенной биоты в мобилизации различных пулов углерода в лесах, однако сила этого эффекта в значительной мере определяется экорегионом.

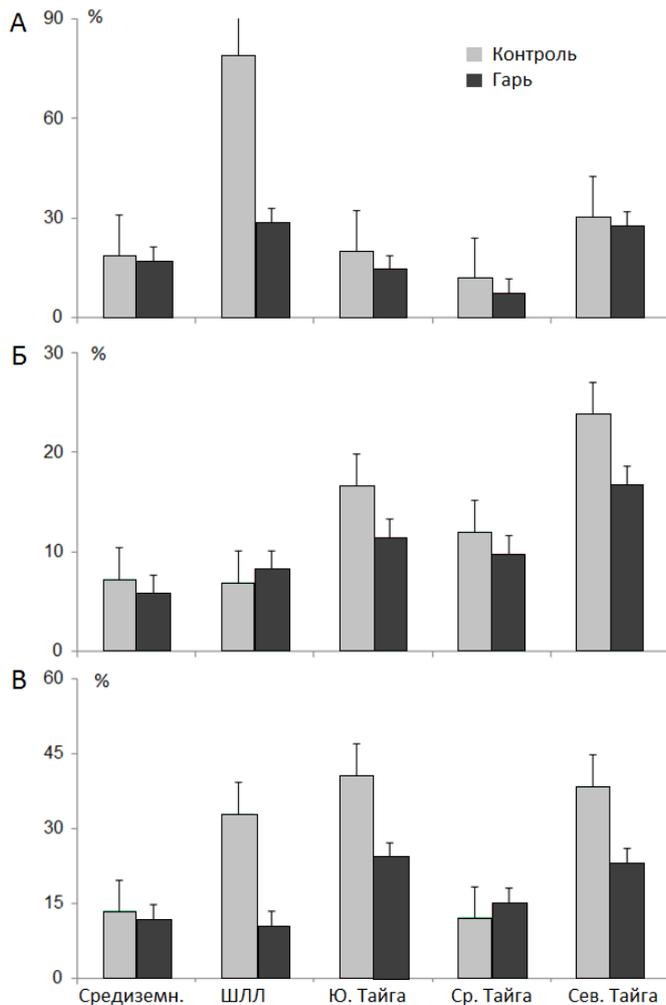


Рис. 18. Эффективность потребления (% \pm S.E., n=4) трех основных ресурсов углерода почвенной пищевой сетью, выраженная как отношение ежегодного потребления соответствующего ресурса к общему запасу углерода: (А) надземной фитомассы; (Б) подземной фитомассы; (В) опада.

Данные о потоках углерода в экосистемах ненарушенных и пройденных пожаром лесов представляют собой первую попытку приблизиться к количественной оценке функционирования почвенной пищевой сети на гарях. Безусловно, использование модели накладывает на результаты ряд ограничений. Среди наиболее серьезных проблем можно выделить следующие. Во-первых, существующие модели пищевых сетей охватывают не весь спектр групп почвенной фауны, и соответственно, не полностью учитывают ее роль в выполнении экологических функций. В частности, почвенная мезофауна представлена в модели только дождевыми червями. Попытку

включить мезофауну в эту модель предпринял коллектив авторов во главе с Я. Фроузом (Frouz et al., 2015), однако они работали в одном локальном

местообитании в Чехии, и включили в работу только небольшой набор крупных почвенных беспозвоночных, встречающихся в их регионе. Во-вторых, существенным ограничением прогнозной ценности применяемых в мире моделей является использование усредненных и полученных в стандартных условиях функциональных параметров компонентов почвенной пищевой сети (параметров дыхания, активности разных групп биоты). Ошибка может происходить из двух источников: во-первых, функциональные параметры микро- и макроорганизмов в разных климатических условиях различны (Willmer, 1982). Однако этот источник погрешности модели достаточно невелик, например, дыхание почвенных животных в целом, хоть и зависит от температуры, не меняется на порядки (Бызова, 2007). Очевидно, что при таком подходе не учитываются географические и временные изменения условий среды, которые влияют на активность, популяционную динамику и метаболизм почвенных организмов. В частности, в моделях не учитывается продолжительность периода в году, когда почвенные животные активны, хотя между тропиками и бореальными лесами продолжительность такого периода различается в разы. Попытки внести климатическую поправку в модель делались (Schroter et al., 2003), но они учитывали только среднегодовую температуру на основании параметра Q10. Локальные различия в нарушенных экосистемах в пределах одной природной зоны или климатического пояса в настоящее время никак не учитываются. В-третьих, существенным недостатком моделей является весьма условное разделение микробной биомассы в почве на различные функциональные группы. Если разделение бактериальной и грибной биомассы проходит достаточно просто, то дальнейшее разделение почвенных грибов на микоризные и сапротрофные – вопрос, до сих пор в мире нерешенный. Эти вопросы могут быть подняты в дальнейшей работе.

Заключение

Пожары – чрезвычайно широко распространенное явление в лесных экосистемах всего мира. Таежные леса горят с частотой не реже одного раза в 50-200 лет, что делает фактически все наблюдаемые нами лесные экосистемы различными стадиями пирогенной сукцессии. Лесные пожары являются катастрофическим событием для обитателей лесной постилки и почвы, но из-за неоднородности

почвенного покрова и самого процесса горения на выжженных площадях образуются перфугиумы, слабо пострадавшие от огня, или вообще не затронутые им. Почвенные беспозвоночные, пережившие пожар в перфугиумах, а также обитатели глубоких слоев почвы становятся первыми группами, формирующими сообщества новообразовавшейся гари, что соответствует стадии «черной гари» (первые недели после пожара). На втором этапе, соответствующем стадии пиروفитной растительности (первые месяцы), в сообществе появляются пирофильные виды беспозвоночных; на третьем этапе, соответствующем стадии восстановления мохового покрова (первые годы), проявляется стохастический характер доминирования и высокая численность легко расселяющихся видов беспозвоночных (доминировать среди фитофагов, например, могут цикадки, трипсы, тли); на четвертом этапе (первый десяток лет), на стадии восстановления кустарникового яруса, восстанавливается таксономический состав мезофауны почв, характерный для ненарушенных лесов таких же географических условий. Географическое положение участка модифицирует процесс восстановления за счет большей или меньшей суровости климата, а сами процессы сходны в разных секторах бореальной зоны. Благодаря тому что на гарях встречаются пирофильные виды, а сукцессия в разных лесах происходит по единому сценарию, есть возможность считать пожары естественным этапом в многовековой динамике лесов.

Общая биомасса почвенной пищевой сети зависит от географического расположения участка, но не меняется под влиянием пожара средней интенсивности. Тем не менее, на уровне отдельных компонентов пищевых сетей эффект пожара на биомассу был заметным. Пожары привели к снижению отношения грибной биомассы к бактериальной. Среди беспозвоночных негативное влияние пожаров отмечено для биомассы раковинных амёб, в то время как коллемболы, панцирные клещи, нематоды, энхитреиды, дождевые черви и другие почвенные беспозвоночные не испытали существенного воздействия пожара. Хотя в сгоревших лесах почвенная биота снизила темпы мобилизации углерода, относительная эффективность (выраженная как отношение мобилизации углерода к общей биомассе почвенной биоты) в регулировании этих процессов стала значительно выше по сравнению с несгоревшими местообитаниями. Пирогенные

изменения в почвенных пищевых сетях оказывают значительное влияние на круговорот почвенного углерода за счет возрастающего влияния биомассы беспозвоночных животных. Несмотря на последствия серьезного нарушения экосистем, такого как пожары, функционирование почвенной пищевой сети остается высоким, свидетельствуя об их высокой эластичности.

Выводы

1. Для восстановления почвенной мезофауны на нарушенной в результате пожара территории важное значение имеют перфугиумы – локально слабо нарушенные участки в пределах выгоревшей территории, позволяющие выживать фрагментам допожарного сообщества мезопедобионтов, которые затем вносят существенный вклад в восстановление населения на нарушенной территории. Перфугиумы выявляются на уровне микроценоза и оказывают влияние на выживание отдельных особей, в отличие от стадий переживания и рефугиумов, которые имеют больший пространственный охват и влияют на группировки особей.

2. При искусственном выжигании почвенных мезокосмов в лесах бореальной зоны Скандинавии доля выживших мезопедобионтов в зависимости от положения в ландшафте составляла от 48 до 59% от численности сообществ негорелого леса.

3. В бореальной зоне Скандинавии участки почвы в пределах гари, прогоревшие слабее, чем остальная территория гари, и непосредственно связанные с окружающим негорелым лесом («коридоры»), были населены почвенными беспозвоночными со слабой расселительной способностью (многоножки, дождевые черви и др.) сильнее, чем на сходных участках, окруженных со всех сторон выходами подстилающей породы («остров»).

4. В бореальной зоне Скандинавии численность мезопедобионтов в течение 11 лет наблюдений на вырубках, подвергшихся искусственному выжиганию (275-2117 экз./м²), была ниже таковой как на вырубках (633-5733 экз./м²), так и в ненарушенном лесу (1792-11958 экз./м²). Численность и разнообразие хищников и микрофагов на участках выжигания вырубок не достигали величин, наблюдаемых в контроле.

5. На горях 5-летнего возраста в лесах Европейской части России по сравнению со сходными негорелыми лесами суммарная биомасса компонентов почвенной пищевой сети не снизилась, будучи зависимой только от географических условий (10,2 г С/м² в средиземноморских экосистемах, 7,9 – в широколиственных лесах, 4,2 в южной тайге, 2,3 – в средней тайге и 0,6 в северной тайге). Независимо от географических условий биомасса раковинных амёб на горях была ниже, в то время как биомасса микро- и мезофауны достоверно не отличалась.
6. На горях 5-летнего возраста в лесах Европейской части России произошла перестройка структуры сообществ всех размерных категорий. Отношение биомассы бактерий к биомассе грибов на горях в средиземноморских экосистемах и в южной тайге было выше (в 2,1 и в 4,5 раза соответственно). Роль бактериотрофных нематод в сообществах на горях возрасла (с 27% до 45% от биомассы всех нематод). Структура сообществ мезофауны изменилась за счет большей доли фитофагов.
7. На горях 5-летнего возраста в лесах Европейской части России функционирование лесных экосистем не отличалось от контрольных негорелых лесов: величины актуальной и потенциальной эмиссии CO₂, актуальной эмиссии CH₄, потенциальной активности денитрификации не отличались во всех географических условиях. Величина актуальной активности денитрификации на горях в средиземноморских экосистемах (7,2 мкг N₂O / г*сут.) была выше, чем в контроле (2,0 мкг N₂O / г*сут.).
8. На горях 5-летнего возраста в лесах Европейской части России независимо от географического суммарная мощность потока углерода через пищевую сеть не снизилась, достигая максимума 170,1±66,6 г С /м²*год. (в широколиственных лесах). Снизилась мощность потока углерода в почвенных пищевых сетях от грибов к грибоядным клещам и флагеллятам и к их потребителям – хищным клещам и амёбам, соответственно.
9. Годовой поток углерода через почвенную пищевую сеть по отношению к запасам углерода в детрите, варьировал от 0,4 до 14,2%, в зависимости от типа леса и не меняется под воздействием пожаров.

Публикации по теме диссертации

Статьи в журналах Web of Science, Scopus, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности ¹

1. Saifutdinov, R. A. Trait-specific response of springtails (Hexapoda: Collembola) to burning in the boreal forests of European Russia / R.A. Saifutdinov, K.B. Gongalsky, A.S. Zaitsev // *Geoderma*. – 2018. – doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.07.021. (IF = 4.04)²
2. Saifutdinov, R. A. Springtail (Hexapoda: Collembola) fauna in the burnt boreal forests of European Russia / R.A. Saifutdinov, K.B. Gongalsky, A.S. Zaitsev // *Invertebrate Zoology*. – 2018. – V. 15. – P. 115-130.
3. Гонгальский, К. Б. Перфугиумы как механизм восстановления почвенной фауны после нарушений экосистем / К.Б. Гонгальский // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2017. – Т. 2, № 4. – 12 с.
4. Butenko K. O. Forest fires alter the trophic structure of soil nematode communities / K.O. Butenko, K.B. Gongalsky, D.I. Korobushkin, K. Ekschmitt, A.S. Zaitsev // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2017. – V. 109. – P. 107–117. (IF = 4.86)
5. Gorbunova, A. Yu. Forest fires increase variability of soil macrofauna communities along a macrogeographic gradient / A.Yu Gorbunova, D.I. Korobushkin, A.S. Zaitsev, K.B. Gongalsky // *European Journal of Soil Biology*. – 2017. – V. 80. – P. 49–52. (IF = 2.45)
6. Korobushkin, D. I. Trait-specific response of soil macrofauna to forest burning along a macrogeographic gradient / D.I. Korobushkin, A.Yu Gorbunova, A.S. Zaitsev, K.B. Gongalsky // *Applied Soil Ecology*. – 2017. – V. 112. – P. 97–100. (IF = 2.79)
7. Зайцев, А. С. Снижение уровня функционирования почвенных пищевых сетей после пожаров на примере бореальных лесов Центральной России / А.С. Зайцев, К.Б. Гонгальский, Д.И. Коробушкин, К.О. Бутенко, И.А. Горшкова А.А. Рахлеева, Р.А. Сайфутдинов, Н.В. Костина, С.В. Шахаб, Т.Е. Язрикова // *Сибирский экологический журнал*. – 2017. – № 3. – С. 321–331. (IF = 0.31)
8. Гонгальский, К. Б. Разнообразие почвенной биоты на гарях южнотаёжных лесов (на примере Тверской области) / К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Д.И. Коробушкин, Р.А. Сайфутдинов, Т.Е. Язрикова, А.И. Бенедиктова, А.Ю. Горбунова, И.А. Горшкова, К.О. Бутенко, Н.В. Костина, Е.В. Лапыгина, Д.М. Кузнецова, А.А. Рахлеева, С.В. Шахаб // *Почвоведение*. – 2016. – № 3. – С. 388–397. (IF = 0.58)
9. Гонгальский, К.Б. Роль гетерогенности среды в восстановлении почвенной фауны после пожаров / К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев // *Доклады Академии наук*. – 2016. – Т. 471(4). – С. 479–482. (IF = 0.52)
10. Zaitsev, A. S. Why are forest fires generally neglected in soil fauna research? A mini-review / A. S. Zaitsev, K. B. Gongalsky, A. Malmström, T. Persson, J. Bengtsson // *Applied Soil Ecology*. – 2016. – V. 98. – P. 261–271. (IF = 2.79)

¹ опубликованные после защиты диссертации кандидата биологических наук.

² IF – импакт-фактор журнала по базе данных Web of Science.

11. Korobushkin, D.I. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests / Korobushkin, D.I., Gongalsky, K.B., Tiunov, A.V. // Rapid Communications in Mass Spectrometry. – 2014. – V. 28. – P. 1303–1311. (IF = 2.00)
12. Zaitsev, A. S. Connectivity of litter islands remaining after a fire and unburnt forest determines the recovery of soil fauna / A. S. Zaitsev, K. B. Gongalsky, J. Bengtsson, T. Persson // Applied Soil Ecology. – 2014. – V. 83. – P. 101–108. (IF = 2.79)
13. Zaitsev, A. S. Ionizing radiation effects on soil biota: Application of lessons learned from Chernobyl accident for radioecological monitoring / / A. S. Zaitsev, K. B. Gongalsky, T. Nakamori, N. Kaneko // Pedobiologia. – 2014. – V. 57. – P. 5–14. (IF = 2.00)
14. Gongalsky, K. B. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests / K. B. Gongalsky, T. Persson // Soil Biology and Biochemistry. – 2013. – V. 57. – P. 182–191. (IF = 4.86)
15. Тиунов, А.В. Применение изотопной масс-спектрометрии для оценки устойчивости функциональной структуры почвенных сообществ / А.В. Тиунов, К.Б. Гонгальский, Е.Э. Семенина, Н.А. Кузнецова, О.Л. Макарова, Ж.В. Филимонова // Инженерная экология. – 2013. – №1. – С. 12–20.
16. Gongalsky, K. B. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape / K. B. Gongalsky, A. Malmström, A. S. Zaitsev, S. V. Shakhbaj, J. Bengtsson, T. Persson // Applied Soil Ecology. – 2012. – V. 59. – P. 73–86. (IF = 2.79)
17. Гонгальский, К. Б. Пространственное распределение крупных почвенных беспозвоночных на пожарищах в ксерофильных экосистемах Черноморского побережья Кавказа / К. Б. Гонгальский // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17 (4). – С. 95–103.
18. Зайцев, А. С. Влияние ракетного топлива (несимметричного диметилгидразина) на почвенную фауну / А.С. Зайцев, К.Б. Гонгальский, И.А. Горшкова, П.П. Кречетов, Т.В. Королева // Доклады Академии наук. – 2011. – Т. 440(2). – С. 262–265. (IF = 0.52)
19. Филимонова, Ж. В. Распределение почвенной мезофауны на границе участков разной степени загрязненности тяжелыми металлами / Ж.В. Филимонова, К.Б. Гонгальский // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2011. – № 25. – С. 468–473.
20. Коробушкин, Д. И. Структура сообществ наземных и прибрежных беспозвоночных тайги Кольского полуострова (по данным анализа $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) / Д.И. Коробушкин, К.Б. Гонгальский, А.В. Тиунов // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2011. – № 25. – С. 353–357.
21. Гонгальский, К. Б. Связь пространственного распределения численности почвенных беспозвоночных и содержания тяжелых металлов в почве в окрестностях Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) / К. Б. Гонгальский, Ж. В. Филимонова, А. С. Зайцев // Экология. – 2010. – № 1. – С.70–73. (IF = 0.43)
22. Гонгальский, К. Б. Пространственное распределение почвенных животных: геостатистический подход / К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70(6). – С. 484–494. (IF = 0.31)
23. Gongalsky, K. B. Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates / K.B. Gongalsky, S.A. Belorustseva, D.M. Kuznetsova, A.V. Matyukhin, L.A. Pelgunova, F.A. Savin, A.S. Shapovalov // Insect Science. – 2009. – V. 16. – P. 99–105. (IF = 2.03)

24. Malmström, A. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest / A. Malmström, T. Persson, K. Ahlström, K.B. Gongalsky, J. Bengtsson // Applied Soil Ecology. – **2009**. – V. 43. – P. 61–74. (IF = 2.79)
25. Gongalsky, K. B. Do boundaries of soil animal and plant communities coincide? A case study of a Mediterranean forest in Russia / K.B. Gongalsky, I.A. Gorshkova, A.I. Karpov, A.D. Pokarzhevskii // European Journal of Soil Biology. – **2008**. – V. 44. – P. 355–363. (IF = 2.45)
26. Gongalsky, K. B. Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test / K.B. Gongalsky, T. Persson, A.D. Pokarzhevskii // Applied Soil Ecology. – **2008**. – V. 39. – P. 84–90. (IF = 2.79)
27. Gongalsky, K.B. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) responses to a forest wildfire in northern Europe / K.B. Gongalsky, L.-O. Wikars, T. Persson // Russian Entomological Journal. – **2008**. – V. 17. – P. 273–282.
28. Gongalsky, K. B. Distribution of carabid beetles in agroecosystems across spatial scales – A review / K.B. Gongalsky, F.J. Cividanes // Baltic Journal of Coleopterology. – **2008**. – V. 8. – P. 15–30.
29. Гонгальский, К. Б. Различия реакции герпетобионтов и геобионтов на воздействие Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) / К.Б. Гонгальский, Ж.В. Филимонова, А.Д. Покаржевский, Р.О. Бутовский // Экология. – **2007**. – № 1. – С. 55–60. (IF = 0.43)
30. Савин, Ф. А. Распределение крупных почвенных беспозвоночных и его связь с некоторыми почвенными параметрами / Ф.А. Савин, А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский // Почвоведение. – **2007**. – № 1. – С. 74–79. (IF = 0.58)
31. Покаржевский, А. Д. Геостатистический анализ сообществ почвенных животных на границе двух растительных ассоциаций в степи Центрально-Черноземного заповедника / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский // Аридные экосистемы. – **2007**. – Т. 13(32). – С. 5–18.
32. Гонгальский, К. Б. Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных животных / К. Б Гонгальский // Журнал общей биологии. – **2006**. – Т. 67(2). – С. 127–138. (IF = 0.31)
33. Гонгальский, К. Б. Почвенная мезофауна субсредиземноморских экосистем полуострова Абрау (Северо-Западный Кавказ) / К.Б. Гонгальский, А.Д. Покаржевский, Ф.А. Савин // Зоологический журнал. – **2006**. – Т. 85(7). – С. 813–819. (IF = 0.09)
34. Покаржевский, А. Д. "Пустоты" в пространственном распределении дождевых червей в луговой степи / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, О.И. Белякова, Ф.А. Савин // Доклады Академии наук. – **2006**. – Т. 408(3). – С. 426–429.
35. Савин Ф.А., Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д. Необходимый объем выборки при учете численности и таксономического разнообразия крупных почвенных беспозвоночных в разных природных зонах // Экология. **2006**. № 1. С. 39–44. (IF = 0.43)
36. Gongalsky, K. B. Bioaccumulation of metals by soil-dwelling insects in a uranium production area / K.B. Gongalsky // European Journal of Soil Biology. – **2006**. – V. 42. – P. S180–S185. (IF = 2.45)
37. Gongalsky, K. B. Effects of prescribed forest burning on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): a case study in south-eastern Norway / K.B. Gongalsky, F. Midtgaard, H.J. Overgaard // Entomologica Fennica. – **2006**. – V. 17. – P. 325–333. (IF = 0.30)

38. Gongalsky, K. B. Spatial distribution of isopods in an oak-beech forest / K.B. Gongalsky, F.A. Savin, A.D. Pokarzhevskii, Z.V. Filimonova // European Journal of Soil Biology. – **2005**. – V. 41. – P. 117–122. (IF = 2.45)
39. Гонгальский, К. Б. Влияние выпаса на пространственное микрораспределение почвенных животных в луговой степи Центрально-Черноземного заповедника / К.Б. Гонгальский, А.Д. Покаржевский, Ф.А. Савин // Аридные экосистемы. – **2005**. – Т. 11(28). – С. 71–76.
40. Gongalsky, K. B. Dynamics of pyrophilous carabids in a burned pine forest in Central Sweden / K.B. Gongalsky, L.-O. Wikars, T. Persson // Baltic Journal of Coleopterology. – **2003**. – V. 3. – P. 107–111.

Монографии

1. Терехова, В. А. Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды / В.А. Терехова, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Н.А. Аветов, Ю.Н. Водяницкий, Л.В. Лысак, Н.В. Можарова, Т.В. Прокофьева, С.А. Кулачкова, М.А. Подвезенная, М.А. Пукальчик, А.А. Рахлеева, М.С. Розанова, Ф.А. Иванников, И.М. Рыжова, О.В. Чернова, Е.А. Шишконокова / Отв. ред. В.А. Терехова, С.А. Шоба. – М.: ГЕОС, **2015**. – 164 с.
2. Гонгальский, К. Б. Лесные пожары и почвенная фауна / К. Б. Гонгальский. – М.: КМК, **2014**. – 169 с.
3. Добровольский, Г. В. Роль почвы в формировании и сохранении биоразнообразия / Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов, А.А. Бобров, Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак, В.Г. Онопченко, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, В.А. Терехова, Т.А. Соколова, В.Г. Терехин, Е.В. Шмарикова, О.В. Чернова / Отв. ред. Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов – М.: КМК, **2011**. – 273 с.
4. Покаржевский, А. Д. Пространственная экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин. – М.: КМК, **2007**. – 174 с.