

На правах рукописи

Гонгальский Константин Брониславович

**Закономерности восстановления
сообществ почвенных животных
после лесных пожаров**

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

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва
2015

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
Рябинин Николай Андреевич

заведующий лабораторией экологии животных
Федерального государственного бюджетного учреждения
науки Института водных и экологических проблем
ДВО РАН (г. Хабаровск)

доктор биологических наук, профессор
Безкоровайная Ирина Николаевна

профессор Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего
профессионального образования Сибирский федеральный
университет (г. Красноярск)

доктор биологических наук
Воробейчик Евгений Леонидович

заведующий лабораторией экотоксикологии популяций и
сообществ, заместитель директора Федерального
государственного бюджетного учреждения науки
Института экологии растений и животных (г. Екатеринбург)

**Ведущая
организация**

Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
(г. Сыктывкар)

Защита состоится 27 октября 2015 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 по защите докторских диссертаций при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33.

С авторефератом диссертации можно ознакомиться на сайтах www.vak2.ed.gov.ru и www.sevin.ru.

Автореферат разослан 27 июля 2015 г.

Ученый секретарь Диссертационного совета
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

Актуальность

Большинство лесов мира подвержено пожарам различной периодичности и интенсивности (Валендик и др., 1979; Goldammer, Furyaev, 1996; Fares et al., 2015). Пожары оказывают существенное влияние на здоровье населения и социально-экономическую обстановку, но в то же время они – мощный фактор трансформации условий среды и структуры экосистем в глобальном масштабе. Выбросы углекислого газа от пожаров на планете достигают $4 \cdot 10^9$ т углерода в год, что сопоставимо с антропогенными выбросами ($7,2 \cdot 10^9$), и вносят серьезный вклад в глобальное изменение климата. Выпадающая после пожаров сажа, оседая в высоких широтах, вызывает таяние льдов (Ramanathan, Carmichael, 2008), а депонируемый в почве стабильный пироуглерод приводит к деградации гумуса (Wardle et al., 2003). 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 неизбежно приводит к трансформации набора и качеств экологических ниш на горячих, изменяет связность среды и пространственную структуру почвенного покрова. В таких условиях прежняя 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 (Holliday, 1991; Wikars, 1997; Milberg et al., 2015).

Пожары как экологический фактор формирования сообществ почвенной фауны остаются в значительной степени неизученными. Большинство обобщений были сделаны либо для растений (Санников, 1981; Фуряев, 1996), либо касались в основном травянистых экосистем (Lamotte, 1975; Lussenhop, 1976; Bond, Keeley, 2005). Хотя формирование сообществ почвенных животных на горячих происходит одновременно с восстановлением растительного покрова, механизмы этого процесса в настоящее время во многих случаях неясны.

При анализе параметров восстанавливающихся после пожаров экосистем практически не рассматривается их неоднородность, возникающая как за счет пространственной пестроты бореальных экосистем, так и за счет неоднородности самого процесса горения. Пространственная экология почвенных животных – самостоятельная дисциплина (Ettema, Wardle, 2002; Покаржевский и др., 2007), пользующаяся развитым аппаратом геостатистики (Krige, 1951; Goovaerts, 1997, Webster, Oliver, 2014). Пространственная организация популяций животных изучалась многие десятилетия, 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 *пироэкологии*, до сих пор не применялось. Анализ литературы наводит на предположение о важной роли неоднородности среды в восстановлении сообществ почвенных беспозвоночных. Основным источником заселения гарей считаются иммигранты из окружающих ненарушенных экосистем, соответственно размер гари должен определять скорость ее восстановления: чем меньше гарь, тем быстрее восстановятся там сообщества мезопедобионтов. Это предположение служило одной из основных гипотез работы.

В ряде стран контролируемые выжигания вырубок являются одним из законодательно закрепленных 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.

Несмотря на кажущуюся простоту вопроса, факторы и механизмы многолетней восстановительной динамики сообществ почвенных животных на гарях не описаны, остается открытым также ряд вопросов, связанных с их восстановлением в связи с неоднородностью почвенного покрова гарей, размерами гарей, структурой экотонных между лесом и гарью. Параметрами, используемыми в оценке восстановления сообществ после нарушений, обычно служат численность, число видов, структура доминирования (Мэгарран, 1992; Dunn, 2004).

Учитывая выше сказанное, была определена цель настоящего исследования, направленная на решение фундаментального вопроса выявления механизмов формирования и динамики разнообразия почвенной биоты.

Цель исследования

Выявить факторы и механизмы восстановления сообществ мезопедобионтов после пожаров в лесах бореальной зоны.

Задачи исследования

1. Количественно оценить вклад источников формирования сообществ мезопедобионтов на гарях – выживания на различных стадиях онтогенеза 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, и оценить эффективность этой лесотехнической меры.
3. Выявить влияние размеров и возраста гарей на скорость восстановления сообществ мезопедобионтов.
4. Количественно оценить роль пространственной неоднородности почвенного покрова на гарях при восстановлении сообществ мезопедобионтов.
5. Исследовать роль иммиграции мезопедобионтов через слабо нарушенные участки на гари из окружающего негорелого леса.

Основной объект, которому уделено внимание в работе, – почвенная мезофауна в понимании М.С. Гилярова (1965), хотя некоторые примеры проиллюстрированы данными о реакциях более мелких групп, обитающих в почве. Ряд процессов проанализирован на примере жужелиц – одной из наиболее многочисленных и хорошо изученных групп почвообитающих насекомых.

Предмет исследования – пожары как экологический фактор формирования состава и структуры мезофауны почв в пространственно-временном аспекте.

Научная новизна

- Количественно оценена роль источников формирования сообществ почвенных животных после пожаров: окружающих ненарушенных биотопов и перфугиумов внутри нарушенных экосистем, возникающих за счет их естественной неоднородности.
- Установлено значение малонарушенных участков почвенного покрова (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.
- Количественно оценена роль неоднородности почвенной среды в формировании сообществ почвенных животных на гарях. Благодаря примененным впервые в нашей стране в области почвенной зоологии методам геостатистики оценены размеры кластеров высокой численности и разнообразия почвенных животных на гарях. Показано, что размер кластеров высокой численности и разнообразия определяется пятнами почвенных факторов соответствующего размера при совпадении их в пространстве.
- Показано, что размеры гарей не являются определяющим фактором восстановления численности и разнообразия сообществ мезопедобионтов.
- 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.
- В результате 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.
- Показана важность естественных пожаров по сравнению с выжиганием вырубок в поддержании регионального биоразнообразия почвенной фауны.
- Материалы диссертации используются при чтении курсов «Экология с основами биогеографии», «Биоиндикация и биомониторинг», «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 почвенного покрова и последствий воздействия пожара являются факторами, обеспечивающими активное восстановление сообществ почвенных животных после пожаров в бореальных лесах. Выживаемость педобионтов во время пожара выше на менее нарушенных участках почвенного покрова в пределах гари.
2. Слабо выгоревшие участки почвенного покрова 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.
3. Выжигание вырубок в бореальных лесах приводит к снижению численности и разнообразия почвенной мезофауны в целом и к увеличению динамической плотности жужелиц. Особенно плохо восстанавливаются после выжигания вырубок такие показатели как численность и разнообразие хищников и микофагов. Выжигание вырубок не способствует привлечению пирофильных видов жужелиц.
4. Восстановление сообществ почвенной фауны после естественных лесных пожаров – форма вторичной сукцессии, характерной особенностью которой является присутствие практически всех компонентов исходного сообщества в изменившихся соотношениях по сравнению с исходными, и наличие пирофильных групп беспозвоночных на ранних этапах восстановления.

Апробация работы

Результаты работы были представлены на XII-XVII Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии (Москва, 1999, 2008; Йошкар-Ола, 2002; Тюмень, 2005; Азов, 2011; Сыктывкар, 2014), XI-XIV Съездах Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 1998, 2002, 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), XII-XV Международных коллоквиумах по почвенной зоологии (České Budějovice, 2000; Rouen, 2004; Curitiba, 2008; Coimbra, 2012), 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 семинаре 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 (Хабаровск), кафедры экотоксикологии Свободного университета (Амстердам, Нидерланды), кафедры экологии Шведского университета сельскохозяйственных наук (Уппсала, Швеция), кафедры экологии животных Университета Юстуса Либиха (Гиссен, Германия).

Личный вклад соискателя

Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии во всех этапах диссертационного исследования, в планировании научной работы, сборе 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 306 страницах, включает в себя 74 рисунка и 32 таблицы. Список литературы содержит 462 источника, из них 346 на иностранных языках.

Публикации

Материалы диссертации отражены в 113 публикациях: 35 статьях в журналах из списка ВАК, 4 монографиях, 17 статьях в прочих журналах и сборниках и 57 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 фауны на гарях, проф. Т. Першону, проф. Я. Бенгтссону, д-ру Л.-У. Викаршу, д-ру А. Мальмстрём (Шведский университет сельскохозяйственных наук, Уппсала) за многолетнее сотрудничество в изучении лесных пожаров; П.Р. Бутовской, И.А. Горшковой, Д.И. Коробушкину, Д.М. Кузнецовой, Ф. Мидтгаарду, Х. Овергаарду, А.А. Панченкову, Ф.А. Савину, Р.А. Сайфутдинову, Ж.В. Филимоновой, Д.С. Хомченко, С.В. Шахаб, Л.А. Щепиной за помощь в полевой работе. Автор признателен чл.-корр. РАН Н.Н. Немовой (Институт биологии Карельского НЦ РАН, Петрозаводск) и Л.Г. Емельяновой (МГУ) за помощь в выборе гарей в окрестностях Петрозаводска и Архангельска. Автор признателен чл.-корр. РАН проф. Б.Р. Стригановой, д.б.н. А.В. Тиуну (ИПЭЭ РАН), проф. К.В. Макарову (МПУ) 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), Научного Совета Норвегии (Research Council of Norway), Гранта Президента РФ для молодых ученых (МК-1190.2008.4) и программы Президиума РАН «Живая природа».

Глава 1. Обзор литературы

Проанализирована роль пожаров в лесных экосистемах, частота и распространение лесных пожаров, особенности пирогенных экосистем. 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. Важной проблемой при постановке задачи было оценить временные рамки стадий восстановления. Согласно литературе, они диктуются продолжительностью жизненного цикла изучаемого организма, и предложено считать (Walker et al., 2010), что стадия восстановления составляет 1-10 раз продолжительности жизненного цикла доминантных видов. Исходя из длительности жизненных циклов видов почвенной фауны, можно выделить три основных этапа ее восстановления на гарях: моментальные последствия в первые недели после пожара, краткосрочные в течение 1-3 лет, и долгосрочные – более 5 лет. На первых этапах происходит прямая или косвенная гибель большинства представителей почвенной фауны, однако количественно выживание оценено не было. Первыми иммигрантами на гарях являются *r*-стратеги (Мордкович и др., 2007), и структура сообществ меняется за счет большего вклада видов открытых пространств (Потапова, 1999). Для гарей характерно присутствие специфических пирофильных видов. Из обзора сделан вывод, что долгосрочных наблюдений за мезофауной на гарях в литературе недостаточно для выявления закономерностей на уровне биома. Рассмотрены особенности влияния пожаров на различные группы почвенных животных, включая более мелкие группы, нежели мезофауна. Особое внимание уделено жужелицам и паукам как наиболее изученным группам по реакции на лесные пожары.

Проанализирована литература о пространственной неоднородности бореальных экосистем и ее роли в восстановлении сообществ почвенной мезофауны после пожаров. Рассмотрен фактор пространственной неоднородности гарей как потенциального источника возобновления сообществ животных, заселяющих гарь. Показано, что специальных исследований, посвященных пестроте распределения беспозвоночных на гарях, единицы, и они не дают целостной картины того, какова пространственная структура возобновления сообществ почвенных животных на гарях.

Отдельно рассмотрено практическое значение лесных пожаров. Помимо использования выжиганий в борьбе с вредителями и превентивных контролируемых выжиганий многолетних запасов валежника, отмечено, что в странах Скандинавии контролируемые выжигания вырубок являются одним из законодательно закрепленных способов лесного лесопользования, направленного на естественное послепожарное возобновление рубок и привлечение пирофильных видов, многие из которых находятся на грани уничтожения из-за хорошо развитой системы предотвращения лесных пожаров. До сих пор в литературе нет единого мнения, насколько такая лесохозяйственная практика естественна для почвенных животных.

Выполненный обзор позволил очертить круг нерешенных задач в этой области исследований, и высветил необходимость обобщения имеющихся на нынешний момент данных. Анализ литературы позволил сформулировать проблему, по которой должно быть выполнено исследование, поставить цель и определить задачи работы.

Глава 2. Методология, материал и методы исследования

Методология

Методология исследования заключается в выявлении и сопоставлении таксономического состава и численности сообществ мезопедобионтов на разновозрастных, разномасштабных природных гарях и выжженных вырубках в разных подзонах тайги и оценка динамики этих параметров на некоторых из них. Для исключения антропогенных воздействий исследовались гари на заповедных или удаленных от источников нарушений территориях, по возможности в плакорных условиях в зональном типе растительности. Для сравнения процессов восстановления сообществ мезофауны на естественных гарях и выжженных вырубках были применены экспериментальные выжигания. Значительный акцент в работе сделан на анализ пространственного распределения почвенных беспозвоночных на гарях, 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.

Работы были проведены в двух форматах: собственные натурные наблюдения и мета-анализ данных, извлеченных из литературы.

Район и время проведения исследований

Материалы диссертационной работы представляют собой результат собственных исследований автора, проводившихся с 1999 по 2013 гг. в таежных экосистемах европейской территории России и Скандинавии. Исследования охватывали основные природные подзоны и сектора таежной зоны (Беломорская и Устьянская станции МГУ, Кандалакшский и Полистовский заповедники, Карелия, Швеция, Норвегия). Во время работы были обследованы низовые, верховые и всеобъемлющие пожары (по Валендику и др., 1979), т.е. основные типы пожаров, за исключением подземных.

Объекты и методы исследования

В качестве объекта в работе использованы крупные почвенные беспозвоночные (мезофауна), в понимании М.С. Гилярова (1965), которых учитывали методом отбора почвенных проб, отобранных буром диаметром 10 см или рамкой 10*10 см до глубины 12-15 см или до минерального горизонта. Животных извлекали из проб либо ручной разборкой, либо с помощью модифицированных эклекторов Туллгрена. Отдельно изучали динамическую плотность жужелиц (Carabidae), которых собирали с помощью ловушек Барбера, установленных в течение вегетационного сезона в количестве 5-10 шт. на участок.

В качестве показателей сообществ использовали число таксономических групп в пробе и число животных на m^2 для почвенной мезофауны и динамическую плотность в виде числа пойманных экземпляров на 100 ловушко-суток для жужелиц. Для таксоценов жужелиц рассчитывали индексы Шеннона (H') и выровненности E (Мэгарран, 1992). Животных определяли и относили к различным экологическим категориям (Гиляров, 1964; Мамаев, 1972; Кривошеина, 2012; Brauns, 1954; Lindroth, 1992; Andersson et al., 2005; Dindal, 1990 и др.) по трофической специализации (хищники, сапро-, фито-, микробофаги), биотопической приуроченности (лесные, фото-, гигро-, пирофилы), 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.

На каждом участке проводилось геоботаническое описание, описание типа почв. На гарях помимо этого оценивались параметры пожара: остаточная мощность органического горизонта; доля территории, сгоревшей до минерального горизонта; доля стоящих (живых или погибших) деревьев; высота нагара на стоящих деревьях. В пробах определяли фракционный состав почвы (<2, от 2 до 5, >5 мм), pH (CaCl₂), влагоудерживающую способность, долю органического вещества (Аринюшкина, 1971).

Естественные гари

На трех перечисленных ниже гарях было заложено по 2 трансекты, состоявшие 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, располагалась в сосновом (*P. sylvestris*) с березой (*Betula pendula*) кустарничковом лесу на иллювиально-железистых подзолах. Пожар площадью 24 га случился в начале сентября 2001 г. Почвенные пробы отбирали поздней осенью в 2004-2007 гг.

Участок на юге Архангельской области. Пробы в окрестностях Устьянской станции МГУ отбирали в беломошно-зеленомошном сосняке на торфяно-подзолистоглеевых почвах в 2007 г. на гари 2005 г.

Участок в центральной Швеции. В августе 2001 г. в Национальном парке Тюреста произошел пожар, охвативший площадь 22 га. На повышениях произрастал редкостойный сосновый (*P. sylvestris*) лес с березой (*Betula pendula*), в то время как в понижениях наряду с сосной произрастал другой вид березы (*B. pubescens*). Почвы на участке – *distric cambisol* (FAO, 1984). Почвенные пробы отбирали ежегодно поздней осенью, с 2001 г. по 2008 г., за исключением 2004 г.

Помимо этого на той же гари было изучено заселение беспозвоночных с краев.

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» занимал площадь около 2-10 м².

Методика сбора жуужелиц на гари в центральной Швеции. В том же Национальном парке Тюреста (Швеция) в 20 км к югу от г. Стокгольма, после длительной засухи в августе 1999 г. образовалась гарь площадью 450 га. Жуужелиц собирали на шести

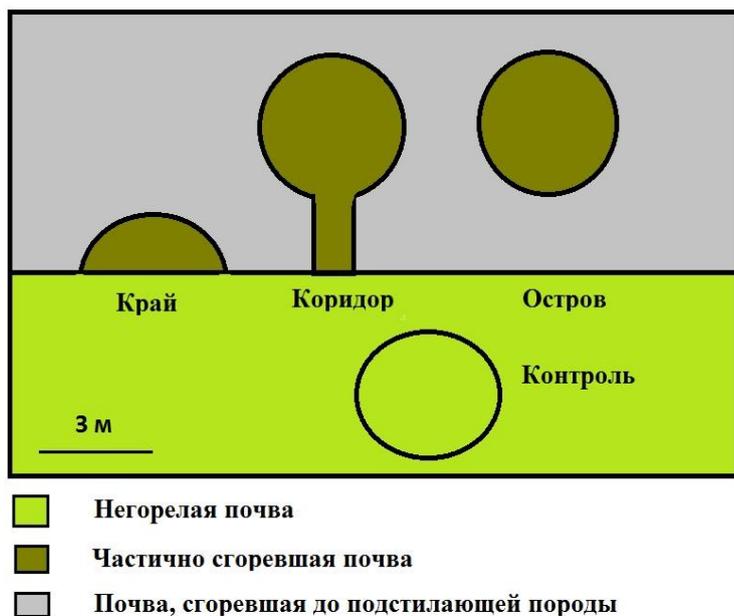


Рисунок 1. Схема расположения участков в эксперименте по изучению иммиграции почвенной фауны из негорелого леса на гать в Национальном парке Тюреста в 2008 г.: контроль в негорелом лесу и участки в пределах гари: горелый участок, соседствующий с негорелым лесом своей широкой стороной («край»); участок,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

участках: негорелый лес (0) и пять участков на самой гари (1-5) в течение 2000-2001 гг. Контрольный участок (0) был расположен в сосновом лесу на расстоянии примерно 200 м от края гари. В пределах выгоревшего участка была заложена трансекта с участками на разном расстоянии от края негорелого леса. В центре гари на одинаковом расстоянии от края были выбраны два участка с контрастными последствиями пожара (4 и 5). На участке 4 глубина прогорания была минимальной среди всех рассмотренных. Участок 5 расположен на территории площадью около 6 га, затронутой интенсивным пожаром.

Методика сбора мезофауны на гарях для анализа пространственного распределения методами геостатистики. Анализ данных о пространственном распределении почвенных параметров и животных проведен методами геостатистики. Данные проверяли на наличие автокорреляции, а затем были использованы вариограммы, позволяющие выявлять радиус автокорреляции (размеры кластеров) распределения животных в почве и пятен факторов среды (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 гари: двух- и семилетнего возраста (2011 и 2006 гг. соответственно) располагались на о. Бережной Власов, 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. На каждой гари были заложены площадки 20х20 м с отбором проб по сетке с шагом 5 м.

Участок в Полистовском заповеднике в Псковской области. Пробы отбирали в июле 2013 г. в окрестностях д. Ручьи, по правому берегу р. Осьянки. Гарь 2002 г. представлена сосняком кустарничково-пушицевым сфагновым. Высота нагара на деревьях 2,4 м. На гари была заложена площадка 20х20 м с отбором проб по сетке с шагом 5 м.

Участок на Беломорской биостанции МГУ. Пробы отбирали в конце августа 2004 г. на двух участках в сосновом кустарничковом лесу на двух участках, располагающихся на иллювиально-гумусовых подзолах. Один из участков был

старовозрастным лесом, другой – восстановившимся 80-летним лесом на гари, с включениями угля в почве. На каждом участке были заложены площадки 20x45 м с отбором проб по сетке с шагом в 5 м.

Искусственные выжигания

Участок на юго-востоке Норвегии. Район исследований расположен около местечка Гравберьет (Gravberget), около 220 км к северо-востоку от Осло (60°59' с.ш., 12°07' в.д.). В мае 2002 г. был выжжен участок площадью 12 га, состоявший из трех типов лесоосвоения: вырубki (CC), выборочной рубки (AC, оставлено около 10% деревьев для естественного семенного возобновления) и ненарушенного леса (SF). Контрольный участок с негорелым лесом (UF) располагался примерно в 100 м от экспериментального участка. До выжигания вся территория была покрыта сосново-еловым лесом (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*) на склоне крутизной примерно 15°, расположенная на почвах, относимых к orthic podzols (FAO, 1984). Жужелиц собирали летом 2002 г. На каждом участке были установлены по две группы ловушек на расстоянии 50-100 м друг от друга, по 5 штук в каждой.

Участок на западе Швеции. Исследования проводили 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. Рядом с каждым вариантом располагался контрольный участок в виде нетронутого леса. В июне 1999 г. половина вырубки (3,5 га) была выжжена. Глубина прогорания почвы составила 34±26 мм. В конце выжигания мощность органического горизонта составляла 2,6; 4,6; и 6,0 мм на выжженной вырубке (ВВ), невыжженной вырубке (НВ) и в окружающем нетронутом лесу (НЛ). В июне 2003 г. на всей территории экспериментальной площадки были высажены проростки ели и сосны. Пробы отбирали ежегодно поздней осенью с 1999 по 2009 г., кроме 2007 г.

Лабораторный эксперимент

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, 1984), 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 экстракторах Туллгрена в течение 3-4 дней до воздушно-сухого веса. После выгонки пробы складывали в полиэтиленовые пакеты и доводили влажность почвы до 200%. Пробы инкубировали в течение 3 недель при температуре 15°C, 1 неделю при 0°C, 1 неделю при -21°C, 8 недель при температуре 15°C. По окончании этих процедур пробы экстрагировали во второй раз по вышеописанной схеме для выгонки беспозвоночных, вылупившихся из яиц, которые пережили выжигание.

Мета-анализ собственных и литературных данных

Анализ влияния размера и возраста гари на скорость восстановления сообществ почвенных животных. Были взяты собственные и литературные данные (список работ приведен в диссертации) из бореальной зоны Евразии и Северной Америки. Для оценки влияния размера гари отобраны гари 1-5 летнего возраста. Из работ были извлечены данные о числе видов и динамической плотности жужелиц ($n = 11$) или числе таксономических групп и численности мезофауны ($n = 8$) в контроле и на гари. В качестве параметра возобновления рассмотрено отношение этих показателей на гари к соответствующему контролю. Для жужелиц также рассмотрен вклад разных экологических групп на гаях разного размера: для этого видовые списки жужелиц извлечены из каждой работы и виды отнесены к той или иной биотопической группе.

Для оценки влияния возраста гари взяты те же параметры таксоценов жужелиц ($n = 34$) и сообществ мезофауны ($n = 26$). Помимо них, для оценки восстановления структуры таксоценов жужелиц с возрастом гари, для каждой гари видовые списки жужелиц извлечены из каждой работы и вычислен коэффициент Жаккара между контролем и гарью, а затем построена регрессия данного коэффициента от возраста гари.

Оценка привлекательности горелых вырубков для пиротфильных видов жужелиц. Был проведен анализ литературных данных (39 гарей, список работ приведен в диссертации) с указанием точек находок и точек отсутствия пиротфильных жужелиц *Sericoda quadripunctata*. Для оценки достоверности нахождения вида на том или ином типе гари применен U тест Манна-Уитни.

Статистическая обработка

Статистическую обработку результатов и расчет геостатистических показателей проводили при помощи программ Statistica 8.0, Sigma Plot 4.0, Surfer 12.0, BioDiversity Pro, Variowin 2.2, SADIEShell 1.22, PASSAGE 1.1., Canoco 4.0.

Объем исследованного материала

Разобрано более 3400 почвенных проб, в которых определено более 38000 экз. почвенных животных. Собрано и определено более 2000 экз. жужелиц за 24000 ловушко-суток. В мета-анализ было включено 22 источника литературы, из которых были извлечены данные о 62 гаях.

Глава 3. Источники формирования сообществ почвенных животных после пожаров

В этой главе исследовался начальный этап формирования сообществ любой гари – выживание почвенных животных во время пожара на разных стадиях жизненного цикла (подвижных – имаго и личинки и неподвижных – яйца). Количественная оценка выживания мезофауны почв в разных условиях микроландшафта проведена впервые в мире.

Почвенные пробы до и после выжигания. Выжигание привело к уменьшению мощности подстилки в среднем на 16 мм. Статистически значимо большая глубина выгорания, 24 мм, была на повышенных участках (ANOVA, $F=21,74$, $p<0,001$) (рис. 2А).

Мезофауна в исходных пробах. Исходная численность мезофауны значительно варьировала между участками (2900-6520 экз./м²) (рис. 2Б). 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 сообщества 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 нижнем положении в катене.

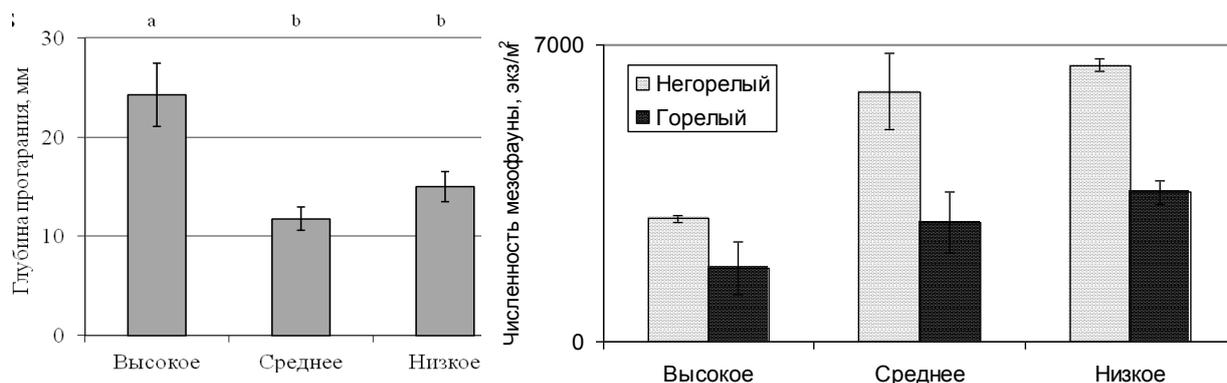


Рисунок 2. Глубина прогорания проб (мм, $m \pm S.E.$, $n = 2$) (А) и численность почвенной мезофауны (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) до и после выжигания (Б) на участках в трех положениях катены. Одинаковыми буквами обозначены достоверно не отличающиеся друг от друга участки.

Мезофауна в пробах после выжигания. Выжигание привело к снижению численности мезофауны в среднем на 46% (рис. 2Б). Количество таксономических групп снизилось статистически незначимо: минимальные значения были на повышенных участках. Наибольшее воздействие выжигание оказало на подстилочные формы: 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.

Мезофауна в почвенных пробах после стимуляции вылупления яиц. В горелых и в негорелых пробах численность мезофауны составила 30-40 экз./м² вне зависимости от положения участка в катене. Потенциальный вклад животных, вылупившихся из яиц, в послепожарное сообщество составил 1-2% (рис. 3).

Можно заключить, что неоднородность почвенной среды служит ресурсом для восстановления почвенной биоты, выжившей в менее нарушенных микроместообитаниях. Пул неактивных яиц, отложенных до начала воздействия оказывает небольшой вклад в сообщество (принимая во внимание сезон отбора проб и процедуры, которые могли негативно повлиять на выживаемость яиц, это наблюдение не следует распространять на другие данные).

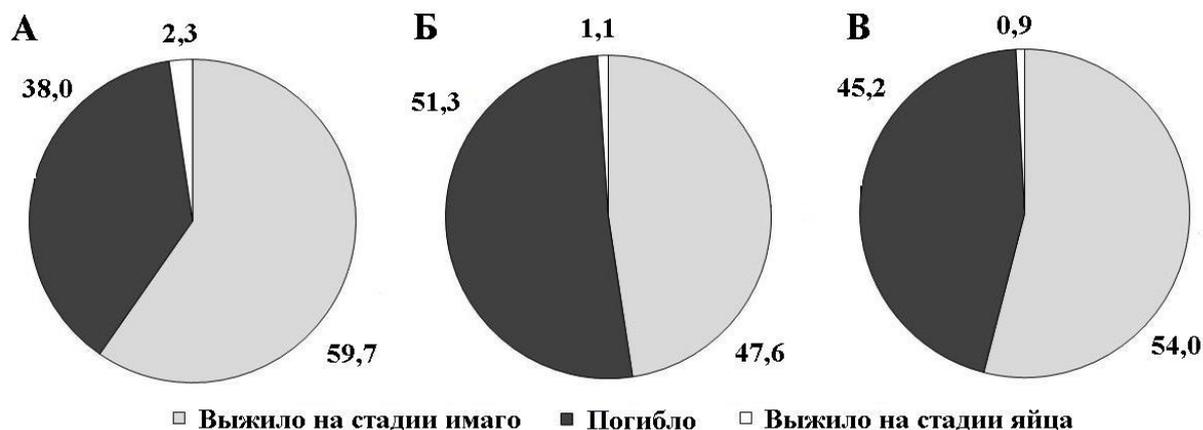


Рисунок 3. Вклад различных источников (%) в восстановление сообществ почвенной фауны после экспериментального выжигания осенью 2008 г.: выживших на стадии имаго или личинки, выживших на стадии яйца и потенциальных иммигрантов на место погибших в трех положениях катены: А – высоком, Б – среднем, В – низком.

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

В главе рассмотрено состояние сообществ почвенной мезофауны и отдельно таксоценов жуужелиц на гаях и выжженных вырубках в течение нескольких лет после пожара. Выявляются факторы формирования сообществ на разном временном интервале после пожара.

4.1. Влияние лесного пожара на таксоцены жуужелиц

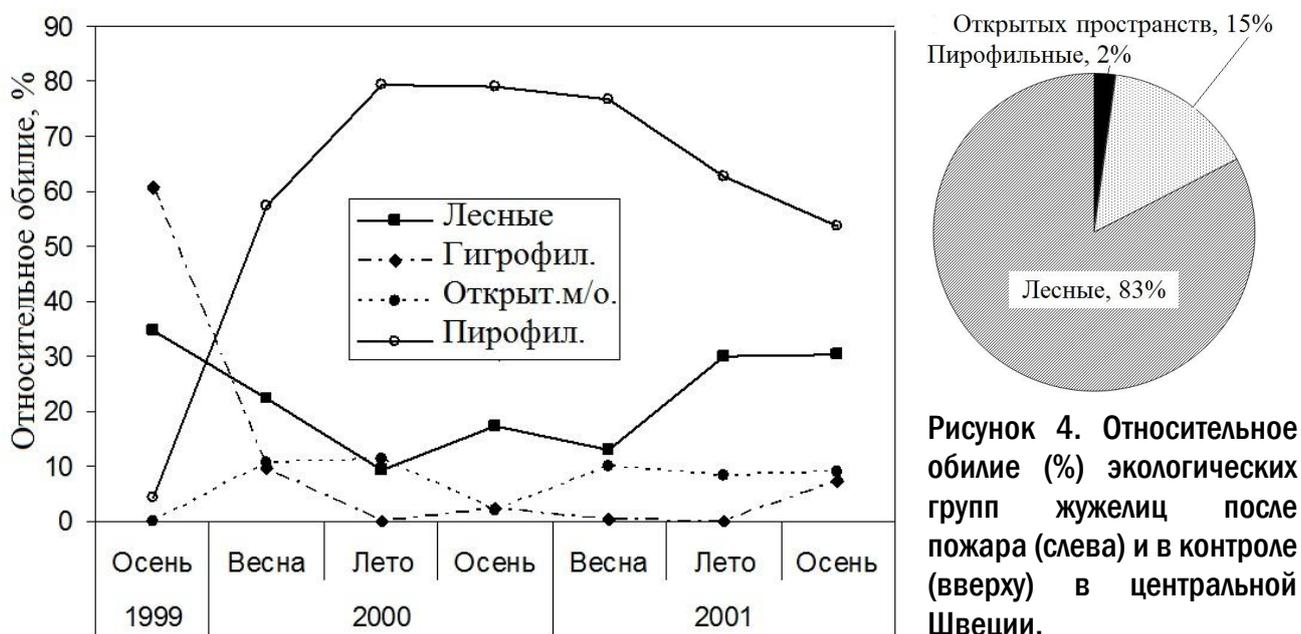
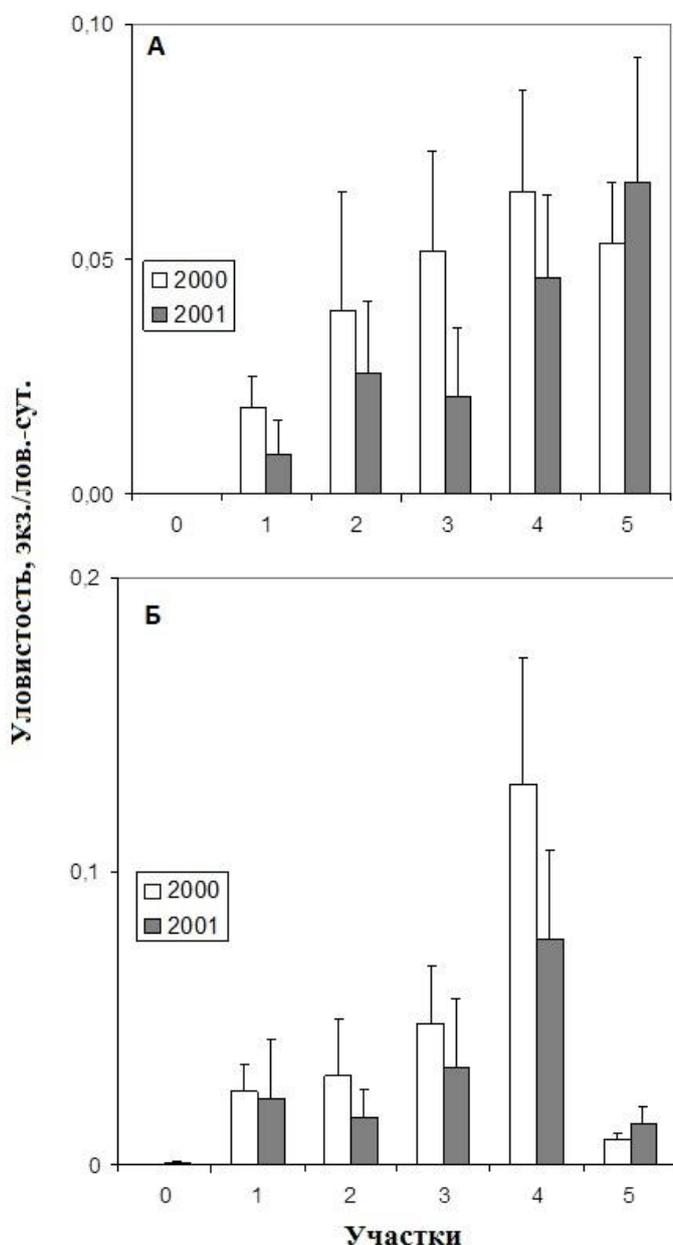


Рисунок 4. Относительное обилие (%) экологических групп жуужелиц после пожара (слева) и в контроле (вверху) в центральной Швеции.

Всего на гаях в Национальном парке Тюреста в Швеции было поймано 1285 экз. жуужелиц 40 видов 22 родов. Среди них 17 были отнесены к лесным, 11 к гигрофильным, 10 к видам открытых пространств, и 2 к пирофильным.

Таксоцены жуужелиц на разном расстоянии от края леса. В негорелом лесу уловистость была низкой в течение обоих сезонов, всего было обнаружено 14 видов. Таксоцен составляли типично лесные виды (83%) с высокой долей околородных специалистов (рис. 4). На стадии «черной гая» уловистость жуужелиц была в целом

выше на пяти горелых участках по сравнению с лесным участком в течение обоих сезонов. Гигрофильные виды постепенно снижали свою динамическую плотность и относительную представленность в таксоценозах: эти виды лучше пережили пожар за счет обитания во влажных местообитаниях. Статистически значимого эффекта расположения участка на трансекте на уловистость обнаружено не было (χ^2 : $F=2,05$, $p=0,117$). Пирофильные виды *Sericoda quadripunctata* и *Pterostichus quadriveolatus* доминировали в таксоценозах горелых участков. *S. quadripunctata* – хороший летун и привлекается химическими веществами, выделяемыми при горении древесины (Burakowski 1986; Saint-Germain et al., 2008). *S. quadripunctata* постепенно увеличивал уловистость к центру гари ($F=19,50$, $p<0,001$) (Рис. 5А), где был наиболее интенсивный пожар, а *P. quadriveolatus* был наиболее многочислен на участке слабо выгорания (рис. 5Б).



Канонический анализ показал, что единственным фактором, коррелировавшим с уловистостью *S. quadripunctata*, была мощность органического горизонта почвы. Уловистость *P. quadriveolatus* была связана с площадью крон оставшегося древостоя и мощностью остаточного органического горизонта почвы ($F=7,88$, $p=0,021$).

Влияние интенсивности пожара на структуру таксоценозов жуужелиц. На слабо выгоревшем участке (4) уловистость была выше прочих горелых участков ($F=8,92$, $p=0,006$). Лесные виды были найдены на этом участке в максимальных количествах среди всех участков. Участок всеобъемлющего пожара (5) показал примерно такую же уловистость жуужелиц, как и на других горелых участках (1-3), но *P. quadriveolatus* был менее многочисленным, тогда как *S. quadripunctata* был столь же многочисленен здесь, как и на участке 4.

Рисунок 5. Уловистость *Sericoda quadripunctata* (А) и *Pterostichus quadriveolatus* (Б) в 2000 и 2001 гг. (экз./лов.*сут., $m \pm S.E.$, $n = 6-10$) на гари в центральной Швеции.

Последний вид составлял 59-74% от всех пойманных здесь жуужелиц, в отличие от других участков, где он составлял 12-51%. Интенсивность пожара является наиболее

сильным фактором, определявшим формирование пирогенных таксоценов жужелиц. На слабо выгоревшем участке (4) многие жужелицы могли выжить с большей вероятностью, чем на других участках. После пожара остатки негоревшего органического горизонта почвы могли служить лучшим резервуаром пищи для жужелиц, т.к. в них лучше могли сохраниться личинки насекомых, коллемболы и проч. Помимо этого, выжившие жужелицы, нуждающиеся в лесной растительности, вероятно, концентрировались на наименее сгоревших участках, что обеспечило их высокую уловистость.

Таким образом, пожар оказывает неодинаковое воздействие на жужелиц разных экологических групп. Слабо сгоревшие участки служили, вероятно, в качестве убежищ для жужелиц, и для прочей до-пожарной фауны почв. В основном там сохранялись гигрофильные виды. Наличие специализированных к горям видов говорит о естественном, а не катастрофическом, характере такого природного явления, как лесной пожар.

4.2. Влияние выжигания вырубок на таксоцены жужелиц в юго-восточной Норвегии

Сравнение процессов, происходящих на естественной гари, с искусственной, проведено в данной подглаве. Основной задачей сравнения является проблема оценки эффективности искусственных выжиганий для привлечения пирогфильных видов жужелиц.

На изученных в Норвегии участках было поймано 1183 экз. жужелиц 32 видов. Три наиболее обильных вида *Pterostichus adstrictus*, *Calathus micropterus* и *Notiophilus biguttatus* составляли около 90% уловов. Средняя уловистость на горелых участках была статистически значимо выше, чем в негорелом лесу (рис. 6).

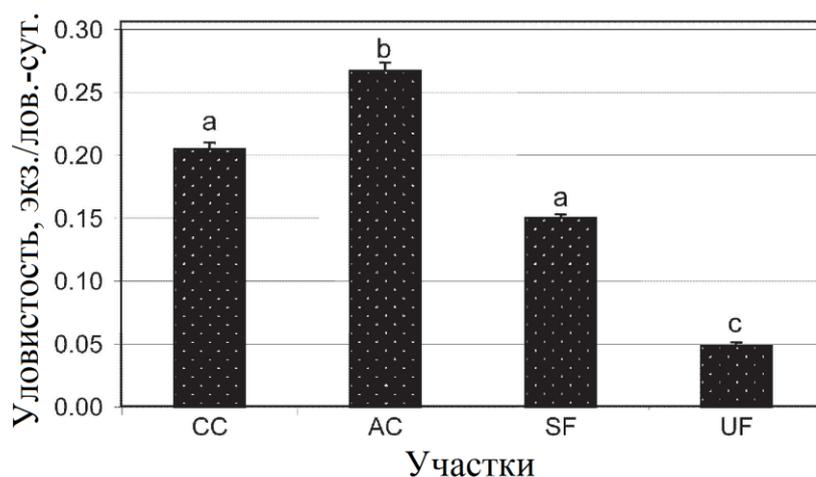
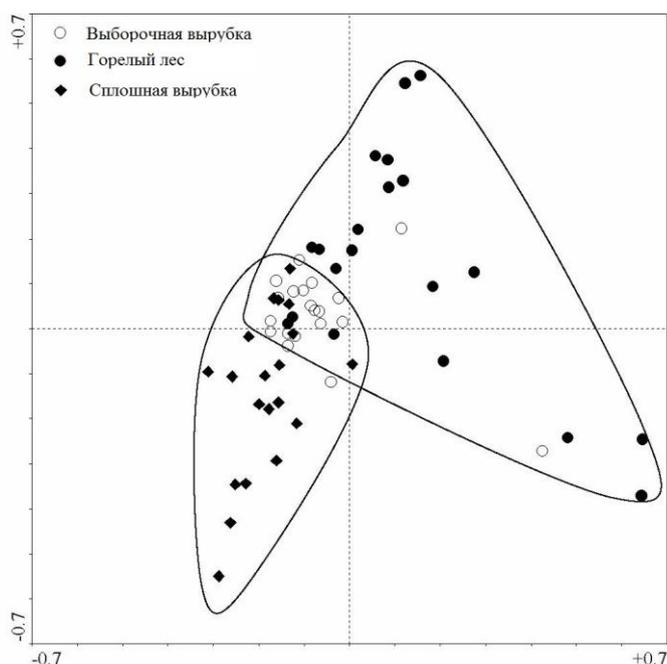


Рисунок 6. Уловистость жужелиц (экз./лов.*сут., $m \pm S.E.$, $n = 2$) на выжженной вырубке (CC), на выжженной выборочной вырубке (AC), в сожженном лесу (SF) и в негорелом лесу (UF) в юго-восточной Норвегии в 2002 г.

Уловистость жужелиц на выборочной рубке (AC) была статистически значимо выше, чем на других горелых участках ($0,27 \pm 0,006$ экз./лов.*сут.). На вырубке (CC) и в сожженном лесу (SF) уловистость была $0,20 \pm 0,005$ и $0,15 \pm 0,003$ экз./лов.*сут., соответственно. Видовое разнообразие было максимальным на выжженной вырубке (23 вида), затем на выжженной выборочной рубке (19 видов), и затем в горелом лесу (16). Таксоцены жужелиц выжженной вырубке отличались от таковых в горелом лесу, в то время как таксоцены выжженной альтернативной вырубке занимали промежуточное положение (Рис. 7).



Жужелицы были более многочисленны и разнообразны на сожженных участках по сравнению с негорелым лесом, однако пиротфильных видов обнаружено не было. Причинами могло быть как отсутствие больших объемов горелой древесины, как во время естественных пожаров, так и малая площадь выжигания. Использование выжиганий, имеющих целью поддержать разнообразие зависимых от пожаров видов, до сих пор неоднозначно.

Рисунок 7. Канонический анализ (ССА) таксонов жужелиц на сожженной территории. Одна точка – данные одной ловушки за сезон

4.3. Сравнение привлекательности естественных пожаров и выжженных вырубок для пиротфильных видов

Наличие или отсутствие пиротфильных видов в примерах в пунктах 4.1 и 4.2 нельзя считать закономерностью, поэтому для увеличения размеров выборки был проведен анализ литературных данных (список работ приведен в диссертации). По результатам анализа 19 горелых вырубок и 20 естественных пожаров в Европе и Северной Америке подтверждается тенденция отсутствия жужелиц *S. quadripunctata* на горелых вырубках – ни на одной из них вид обнаружен не был (рис. 8). Среди естественных пожаров эти жужелицы были отмечены на 16 участках из 20. Результаты U теста Манна-Уитни свидетельствуют о статистически значимо более вероятном нахождении вида на естественных пожарах ($p=0,0001$).

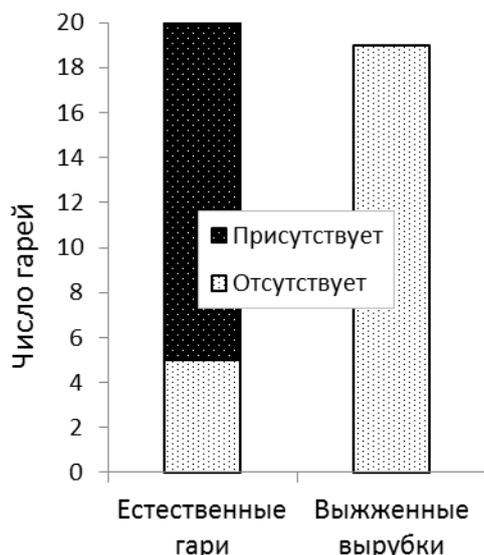


Рисунок 8. Присутствие жужелиц *Sericoda quadripunctata* на естественных пожарах и выжженных вырубках в Европе и Северной Америке.

4.4. Восстановление почвенной мезофауны после пожаров в зоне тайги

Следующие подглавы главы 4 посвящены анализу динамики мезофауны в целом на пожарах и выжженных вырубках в течение нескольких лет после пожара, и сравнению эффективности выжигания вырубок при восстановлении мезофауны.

Состав и численность мезофауны в контроле. Численность почвенных беспозвоночных в негорелом лесу в центральной Швеции между годами варьировала в широких пределах (3700-8200 экз./м²) (рис. 9А). 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 костянки и геофилиды. Численность мезофауны в лесу в Карелии была 800-1500 экз./м² (рис. 9Б). Количество таксономических групп варьировало от 18 до 21, доминировали трипсы, личинки мягкотелок и пауки.

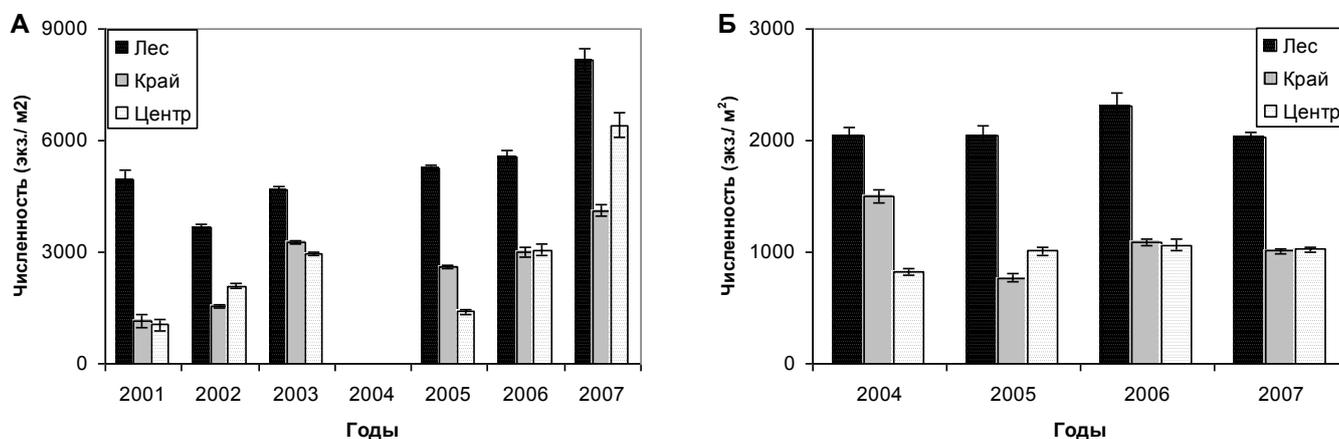


Рисунок 9. Численность почвенной мезофауны (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) на краю и в центре гари и в негорелом сосновом лесу в НП Тюреста (А) и в окрестностях Петрозаводска (Б).

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. 9А). При этом участок на краю гари практически не отличался от такового в центре по численности. В Петрозаводске относительная численность, нормированная к таковой в лесу, варьировала от 38 до 73%, не выявляя тенденции к восстановлению (рис. 9Б). Общая численность на краевом и центральном участках статистически значительно 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. 10А), в то время как немобильные группы лишь через несколько лет ненамного увеличили свою численность на этих участках (рис. 10В). С течением времени немобильные группы, такие как двупарноногие и губоногие многоножки, дождевые черви начали проникать на гарь. В Петрозаводске и мобильные, и немобильные группы имели более низкую численность на гари по сравнению с лесом, но в течение семи лет после пожара не наблюдалось тенденции к ее увеличению (рис. 10В, Г).

Трофическая структура сообществ. Относительная численность различных трофических групп (фито-, сапрофагов и хищников) значительно различалась между горелыми и негорелыми участками в НП Тюреста (рис. 11). 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 гарь 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 (рис.

12), хотя фитофаги не были столь многочисленны на гари. Численность сапрофагов-детритофагов была снижена на гари в несколько раз.

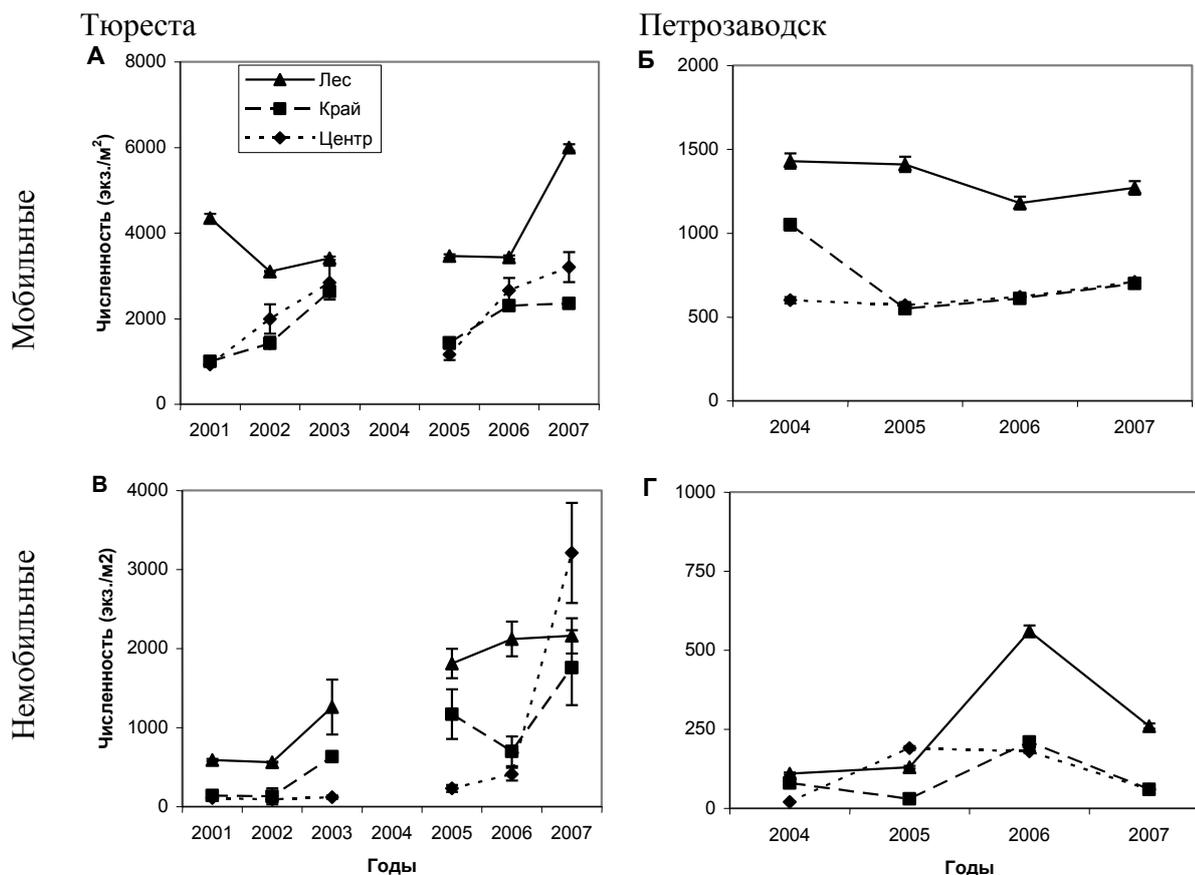


Рисунок 10. Динамика численности (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) мобильных (А, В) и немобильных (Б, Г) мезопедобионтов в центре и на краю гари и в негорелом сосновом лесу в НП Тюреста и в окрестностях Петрозаводска.

4.5. 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. 4.4. 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.

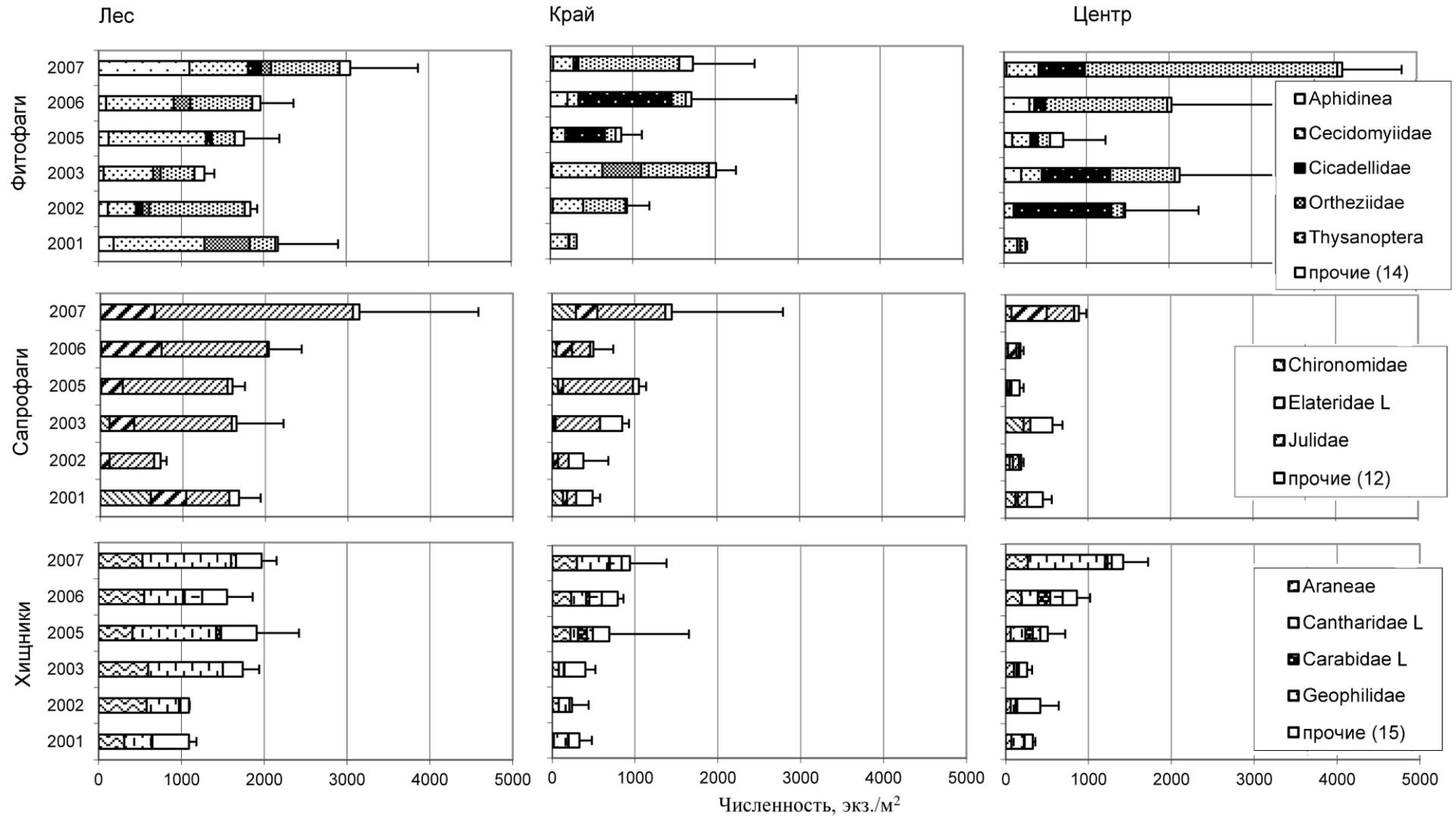


Рисунок 11. Трофическая структура (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) сообществ мезопедобионтов на краю и в центре гари и в негорелом сосновом лесу в НП Тюреста в 2001-2007 гг. Здесь и далее: L – личинки, I – имаго насекомых.

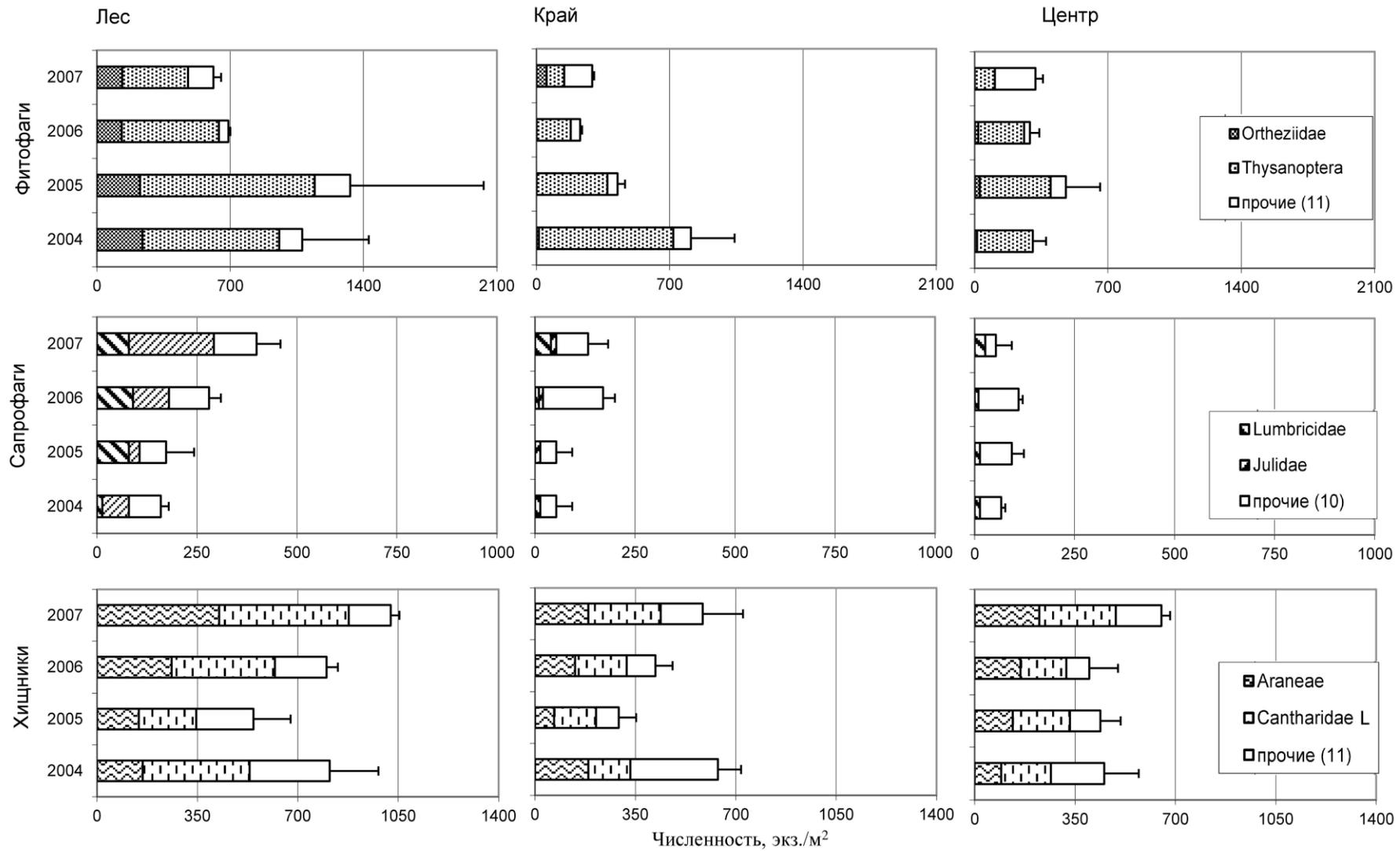
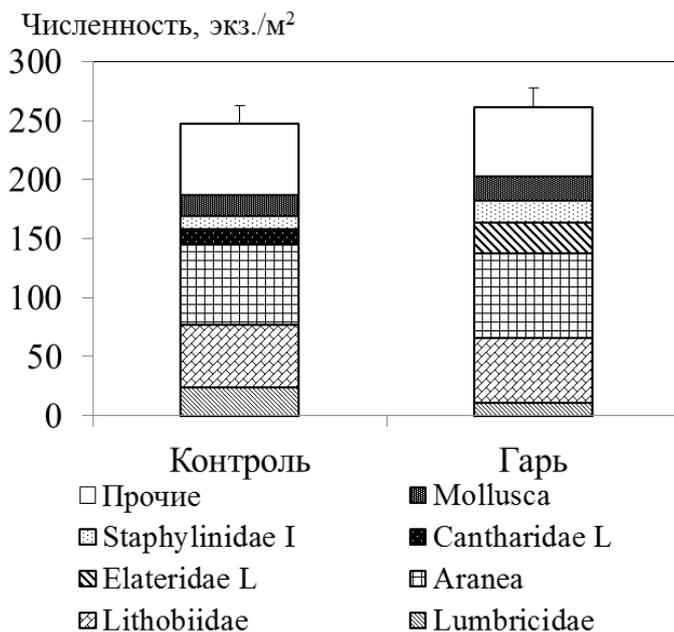


Рисунок 12. Трофическая структура (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) сообществ мезопедобионтов на краю и в центре гари и в негорелом сосновом лесу в окрестностях Петрозаводска в 2004-2007 гг.

4.6. Структура сообществ почвенной мезофауны на старовозрастной гари

Состояние почвенной мезофауны при практически восстановившемся растительном покрове про-



иллюстрировано на примере 80-летней гари на ББС МГУ. Численность, число таксономических групп и структура доминирования на старовозрастной гари не отличались от сходного участка, не подвергавшегося пожару (рис. 13). Доминировали на обоих участках пауки и костянки; на горелом участке несколько более многочисленны были личинки мягкотелок, а в контроле – личинки щелкунов.

Рисунок 13. Структура (экз./м², $m \pm S.E.$) сообществ мезопедобионтов на 80-летней гари и в негорелом сосновом лесу на ББС МГУ в 2004 г.

4.7. Динамика восстановления почвенной мезофауны после выжигания вырубki

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

В эксперименте с выжиганием вырубki 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. 14В). Наоборот, щитовки *Orthezia urticae* (Ortheziidae) полностью отсутствовали после выжигания, и имели промежуточную по величине численность на негорелой вырубке (рис. 14Г). Личинки мягкотелок (рис. 14Б), 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. 14А) ($p=0,075$). 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.

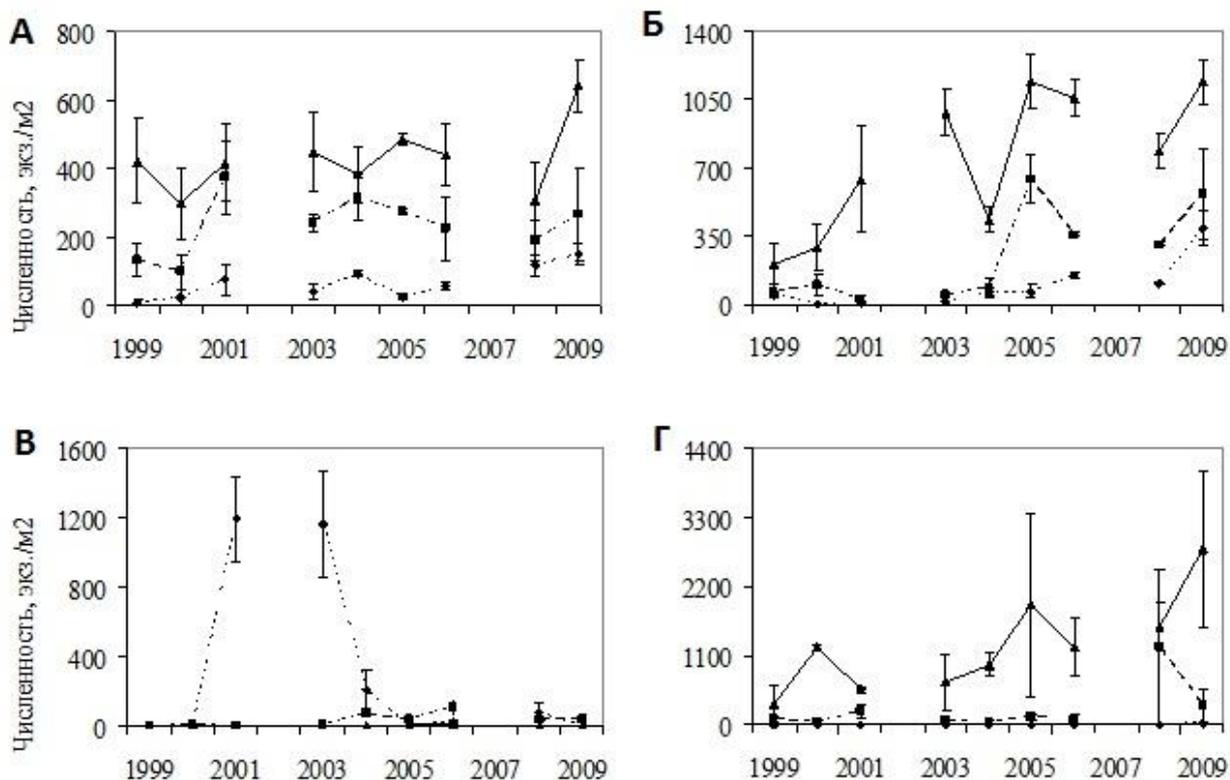


Рисунок 14. Численность отдельных групп почвенной мезофауны (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 2$) на вырубке, выжженной вырубке и в негорелом сосново-еловом лесу в центральной Швеции в 1999-2009 гг.: А) Aranea, Б) личинки Cantharidae, В) Cicadellidae, Г) Ortheziidae.

Биомасса мезопедобионтов (рис. 15) показывает интегральный ответ сообщества на вырубание и последующее выжигание. За годы наблюдений большинство групп, и особенно микофаги и хищники, не достигли значений биомассы, наблюдававшейся в негорелом лесу.

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 пирофильных видов травянистых растений. Одним из вторичных факторов могло также быть снижение прессинга хищников, в частности, пауков. Численность пауков катастрофически упала после выжигания вырубki и не восстановилась в течение 11 лет наблюдений (Рис. 14А), сходные данные приводят некоторые другие авторы (Huhta et al., 1967; Schaefer, 1980; Hauge, Kvamme, 1983; Larrivee et al., 2005). В исследованном районе среди пауков доминировали линифииды (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 таксоценоза пауков.

Выжигания приводят к снижению микробной, грибной биомассы и в целом влияют на состав пищевых ресурсов для почвенных микробо- и микофагов. В данном эксперименте хищники и микофаги более сильно пострадали от пожара, что согласуется с более ранними данными (Hanula, Wade, 2003), что численность хищных беспозвоночных снижается после пожара. Вырубка резко снизила биомассу микофагов; 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 микофаги 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 отношения грибной и бактериальной биомассы (Ingham, Thies, 1996).

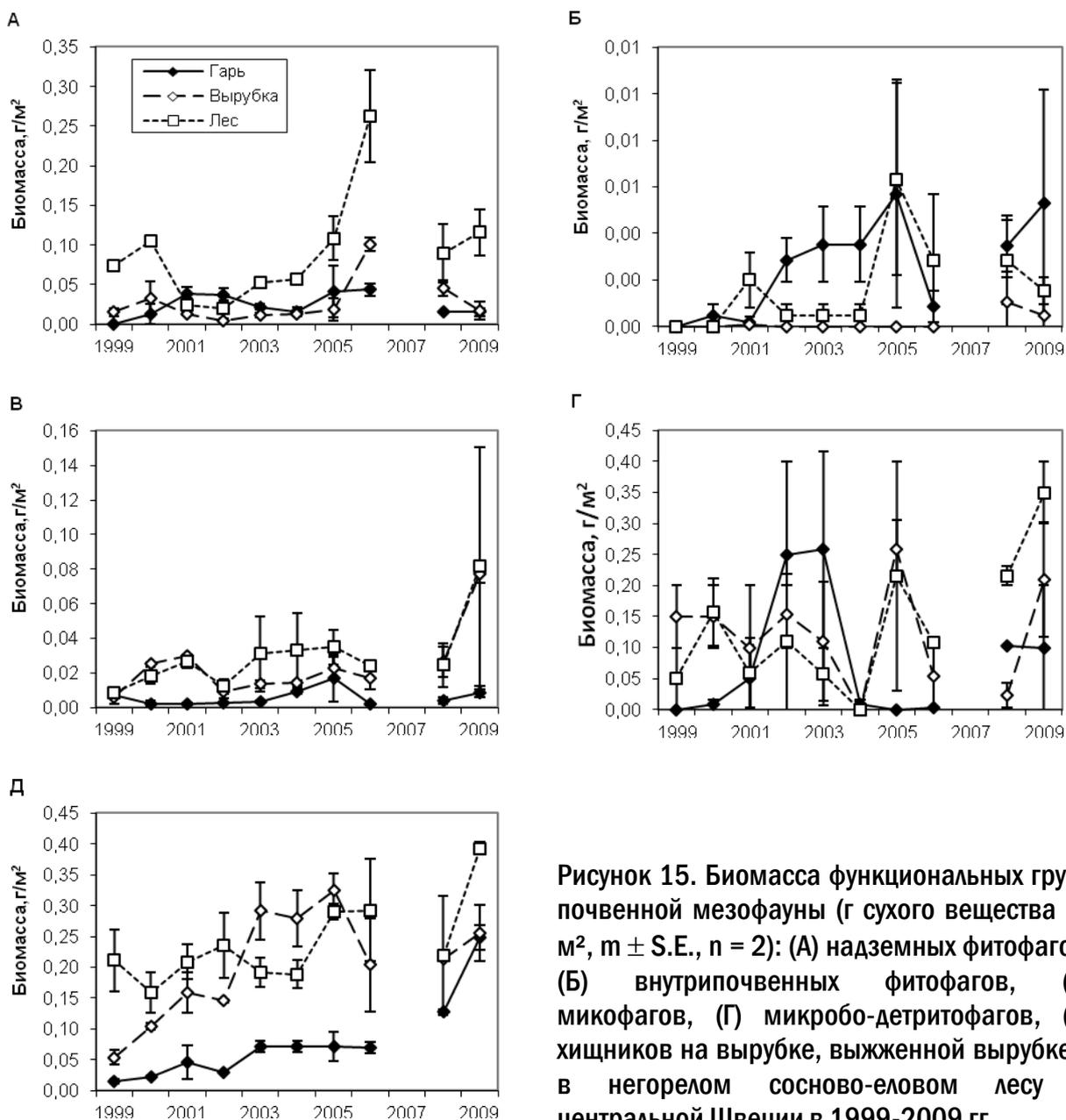


Рисунок 15. Биомасса функциональных групп почвенной мезофауны (г сухого вещества на м², $m \pm S.E.$, $n = 2$): (А) надземных фитофагов, (Б) внутрипочвенных фитофагов, (В) микофагов, (Г) микро-детритофагов, (Д) хищников на вырубке, выжженной вырубке и в негорелом сосново-еловом лесу в центральной Швеции в 1999-2009 гг.

Глава 5. Влияние размеров и возраста гарей на восстановление сообществ почвенной мезофауны

5.1. Размеры гарей

Согласно мета-анализу собственных и литературных данных не наблюдается связи восстановления сообществ почвенных животных с размерами гари в диапазоне от 1 до 1000 га. На всех молодых (1-5-летних) гарях, взятых для анализа, отношение численности мезофауны на гари к контролю было меньше единицы (в среднем близко к 0,5; Рис. 16А). Разнообразие, измеренное в виде отношения числа таксономических групп на гари к соответствующему контролю, варьировало в более широких пределах. В одном случае такое отношение было больше единицы, а в остальных – ниже (Рис. 16Б). Отсутствие ожидаемой закономерности может быть следствием небольшого размера изученных гарей, с максимальной площадью в 450 га. Поэтому для анализа была привлечена отдельно литература по численности и разнообразию жужелиц на гарях.

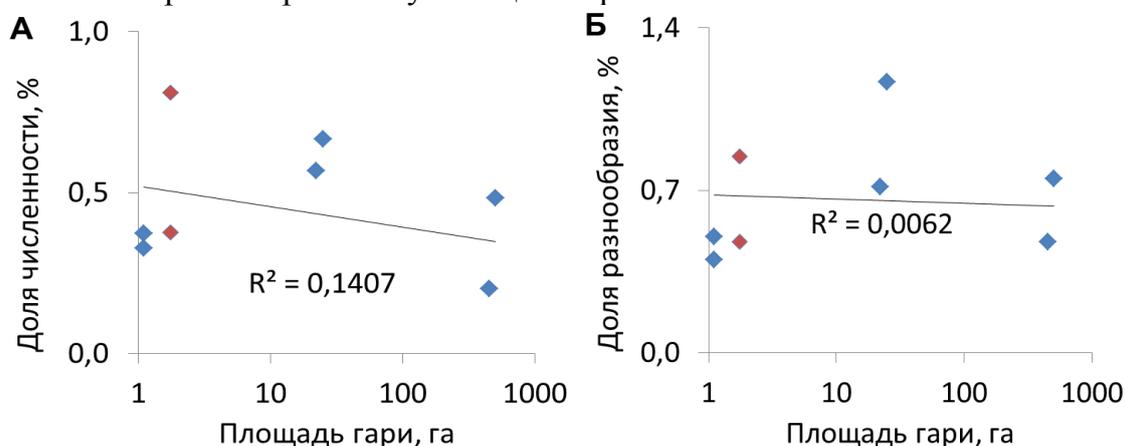


Рисунок 16. Численность (А) и разнообразие (Б) почвенной мезофауны на гарях разного размера по отношению к контролю. Все гари – 1-5-летнего возраста. Для гарей с несколькими точками отбора проб в пределах гари взяты средние. Собственные сборы.

Для жужелиц число точек исследований и число проанализированных гарей оказалось больше, а максимальная площадь изученных гарей была на 2 порядка больше. Тем не менее, статистически значимой связи с размером гари не найдено ни между уловистостью (рис. 17А), ни между числом видов (рис. 17Б) жужелиц.

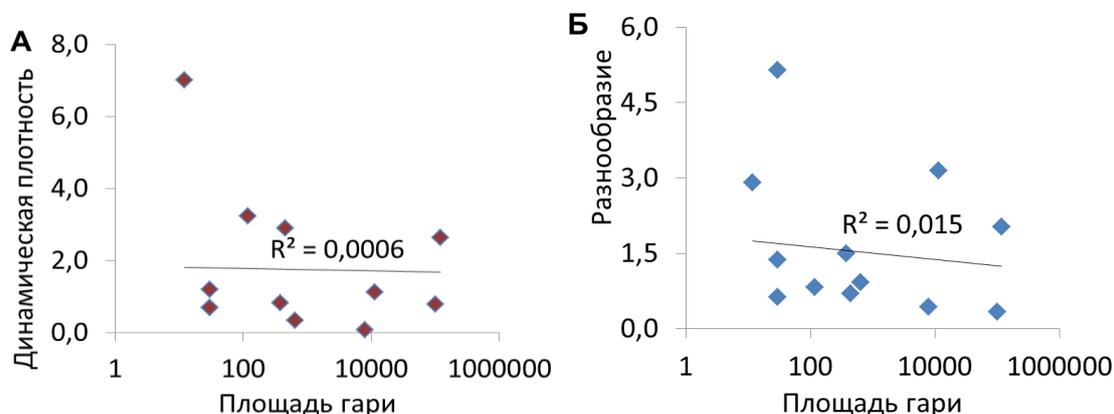
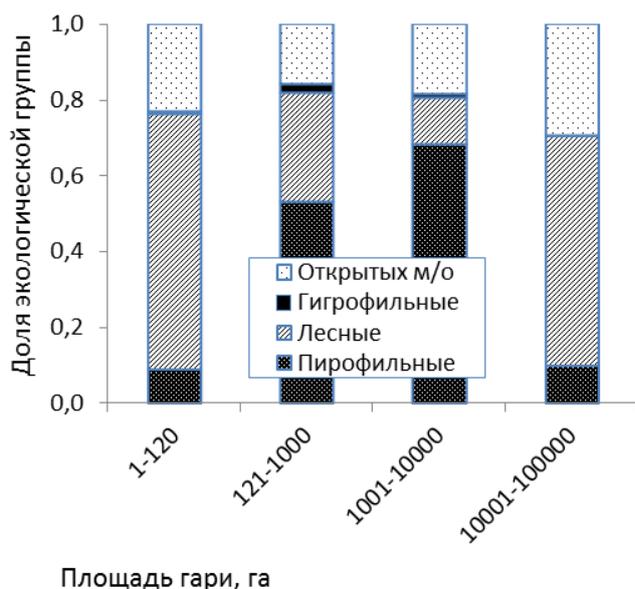


Рисунок 17. Динамическая плотность (А) и число видов (Б) жужелиц на гарях разного размера по отношению к контролю. Все гари – 1-5-летнего возраста. Для гарей с несколькими точками отбора проб в пределах гари взяты средние.



Таксоцены жуужелиц на горях разного размера могут состоять из разных видов, несмотря на сходные показатели уловистости и разнообразия. Не выявлено закономерности по вкладу экологических групп жуужелиц в таксоцены на горях в зависимости от их размера (рис. 18).

Рисунок 18. Экологические группы жуужелиц на горях разных размерных классов. Параметры гарей как на рис. 17.

Значительный разброс размеров гарей, но сходный ответ как сообществ мезопедобионтов, так и таксоценов жуужелиц наталкивают на мысль о ведущей роли других факторов, нежели размер гари, при восстановительных процессах.

5.2. Возраст гарей

Зависимость числа таксономических групп и численности мезофауны от возраста гари выявила довольно долгий период восстановления (рис. 19), порядка 80 лет. Несмотря на то, что ряд исследований показал значительно более быстрые темпы восстановления (до 10 лет), имеется ряд работ, в которых восстановление не произошло полностью через 20-30, и в некоторых случаях через 50 лет. Связать такие сроки восстановления можно было бы с параметрами гарей, например, степенью прогорания органического горизонта почвы, но в большинстве работ такие данные не приводятся.

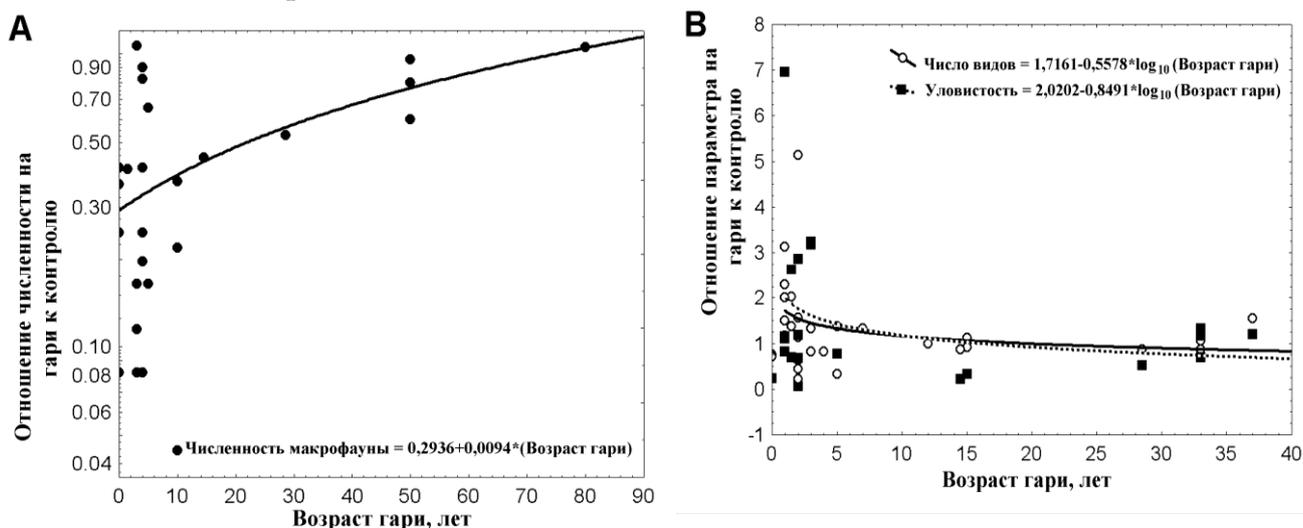
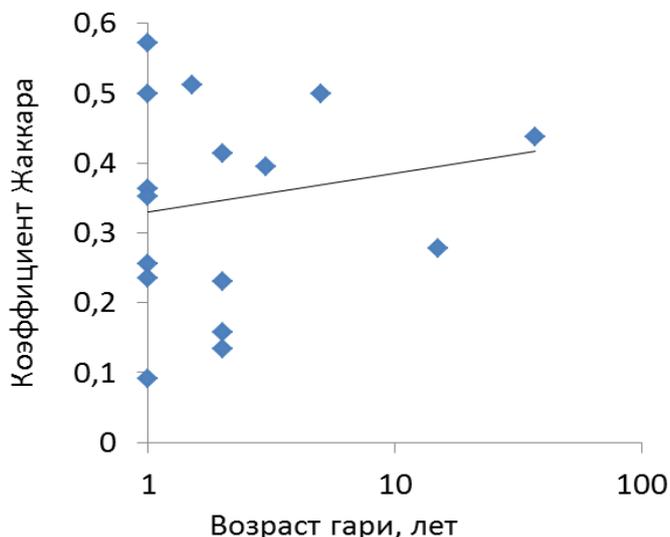


Рисунок 19. Отношение численности почвенной мезофауны (А) и отношение численности и разнообразия жуужелиц (Б) на горях разного возраста к соответствующему контролю.

Для жуужелиц зависимость восстановления видового разнообразия и уловистости выявила значительно более короткие сроки этого процесса (рис. 19), порядка 15-20 лет. Как показано на собственных данных (глава 4), уловистость и видовое

разнообразие жужелиц возрастают на гарях, и восстановлением можно считать снижение этих показателей до уровня контрольных.

При одинаковом уровне численности и числе видов таксоцены жужелиц могут состоять из разных видов. Попарное сравнение контрольных участков и гарей разного возраста с помощью коэффициентов сходства (Жаккара и Серенсена) не показало постепенного сближения видового состава между ними со временем (рис.



20). Таким образом, даже восстановление таксоценов жужелиц можно считать неполным в течение 15-20 лет, так как структура таксоцены восстанавливается на несколько десятков лет позже, вероятно с восстановлением структуры растительного и почвенного покрова.

Рисунок 20. Коэффициент Жаккара таксоценов жужелиц на гарях разного возраста. Параметры гарей как на рис. 17.

Глава 6. 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 экосистемах привели к предположению о важной роли пространственной гетерогенности почвенного покрова в этом процессе, что и было оценено количественно на нескольких гарях, которым посвящена глава 6.

6.1. Пространственная неоднородность гарей

В бореальной зоне Карелии и Швеции интенсивность пожара, оцененная по глубине прогорания органического горизонта почвы, 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 (рис. 21).

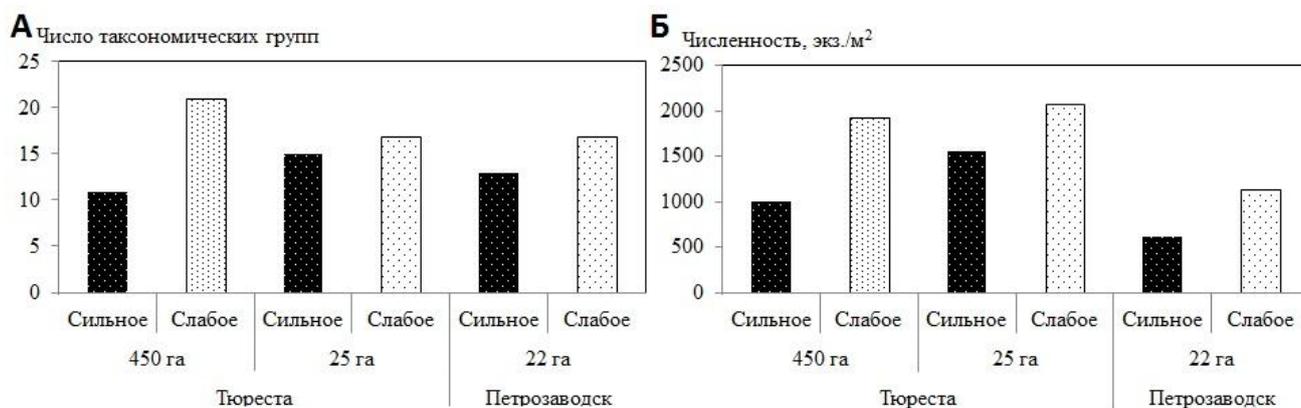


Рисунок 21. Число групп (А) и численность (Б) мезофауны на слабо и сильно выгоревших участках на гарях в бореальной зоне.

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

Анализ пространственного микрораспределения параметров почвенной среды и обитающих в ней животных представлен в двух следующих подглавах. Такие данные позволяют количественно оценить роль неоднородности гарей в восстановлении сообществ почвенных животных.

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.

Численность и разнообразие мезофауны 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. Согласно вариограммам, эффект самородка составляет 0,3 и 0,6 соответственно, то есть вариабельность в исходной точке не очень высока. При этом радиус автокорреляции на первом участке составляет 0,65 лага, или 3,3 м, иными словами, на территории участка выявляются пятна повышения микрорельефа (размером 6-7 м). Радиус автокорреляции на втором участке составляет 0,69 лага, или 3,5 м, то есть на территории участка выявляются пятна размером 7 м повышения микрорельефа.

Характер распределения пятен численности мезофауны, размер которых колеблется от 3,5-7,5 м в сечении (рис. 22), 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. Суммарная площадь таких участков высокой численности достигала 7,2-33,1% от территории участка. Население в пределах пятен и вне их несколько различается: только в пределах скоплений были отмечены дождевые черви и косянки *Lithobius curtipes*.

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 личинок мягкотелок с повышениями рельефа ($X=-0,46$, $r=0,97$) и пауков с мощностью подстилки на свежей гари ($X=0,33$, $r=0,08$).

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.

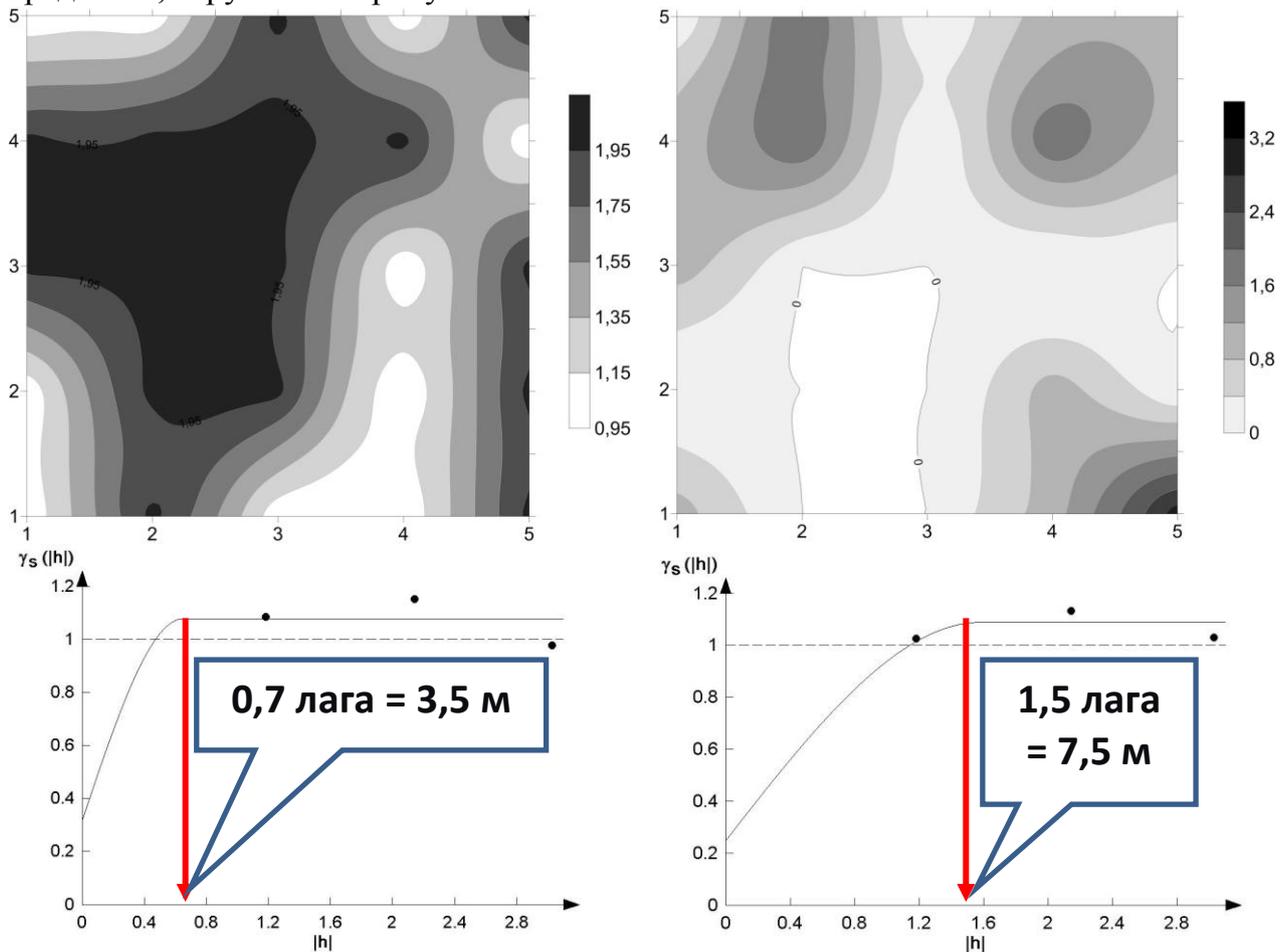


Рисунок 22. Схемы распределения и вариограммы микрорельефа (графики слева) и численности мезопедобионтов (экз. на пробу) (графики справа) на 2-летней гари в сосновом лесу Кандалакшского заповедника. По осям на верхних двух схемах обозначены номера проб; на нижних двух графиках: по оси Y – γ_s (величина, обратная вариации), по оси X – лаг (расстояние между парами проб).

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 (рис. 23). Радиус автокорреляции составляет 1,52 лага, или 7,6 м, то есть на территории участка выявляется пятно повышения микрорельефа размером 15 м. 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. Радиус автокорреляции составляет 1,57 лага, или 7,8 м: на участке выявляется пятно повышенной численности размером около 15 м.

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 органического горизонта почв, а для более старых гарей – мощность подстилки.

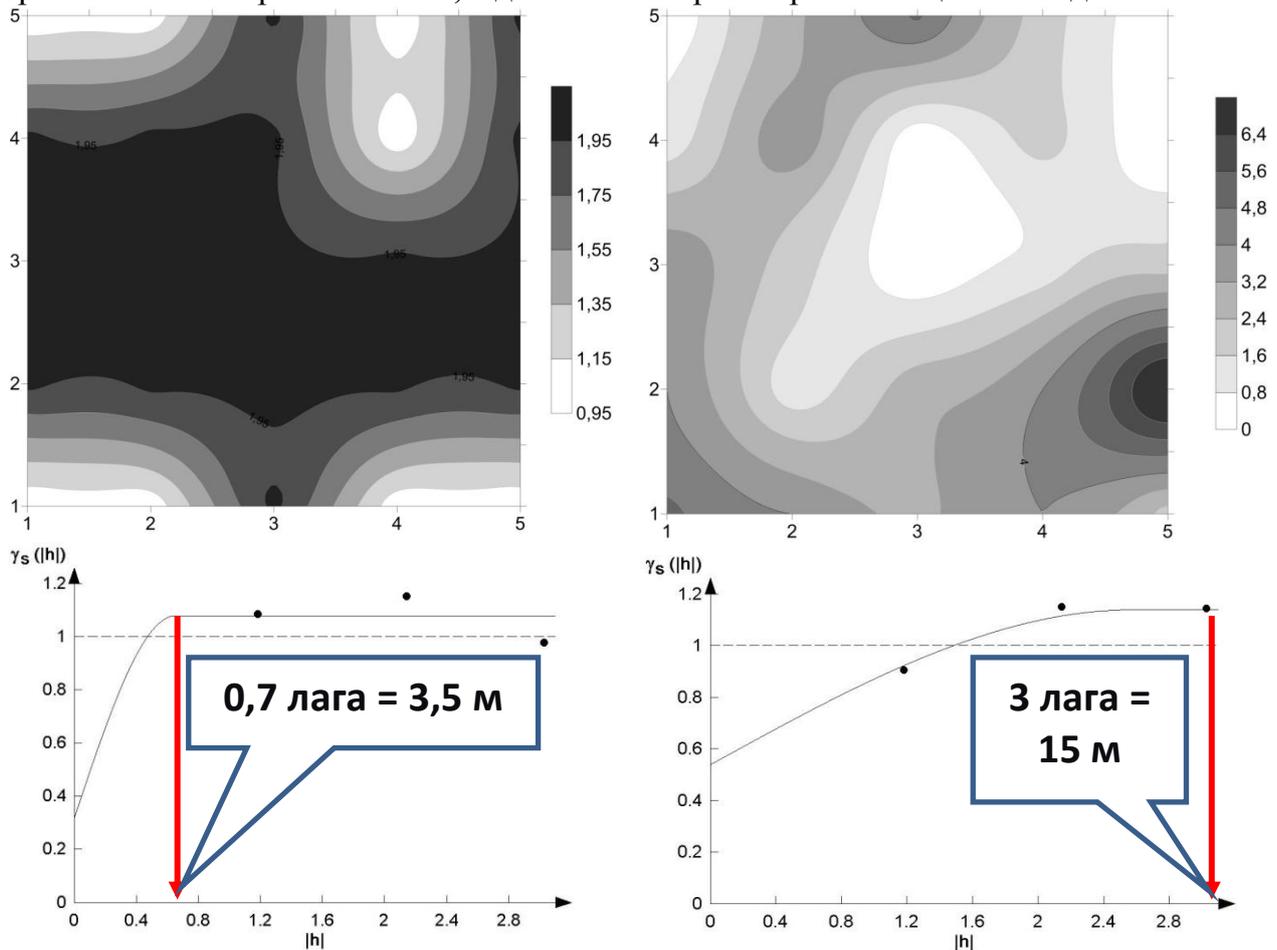


Рисунок 23. Схемы распределения и вариограммы микрорельефа (графики слева) и численности мезопедобионтов (экз. на пробу) (графики справа) на 11-летней гари в сосновом лесу Полистовского заповедника. Обозначения как на рис. 22.

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

В подглаве проводится проверка гипотезы о роли неоднородности почвенного покрова 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. 24). Среднее число таксономических групп на участок было $15 \pm 1,5$. Тремя самыми распространенными группами были трипсы (1800 экз./м²), диплоподы (900) и личинки галлиц (700). Среди других, моллюски, дождевые черви, личинки львинок (*Stratiomyidae*) были найдены только в негорелом лесу.

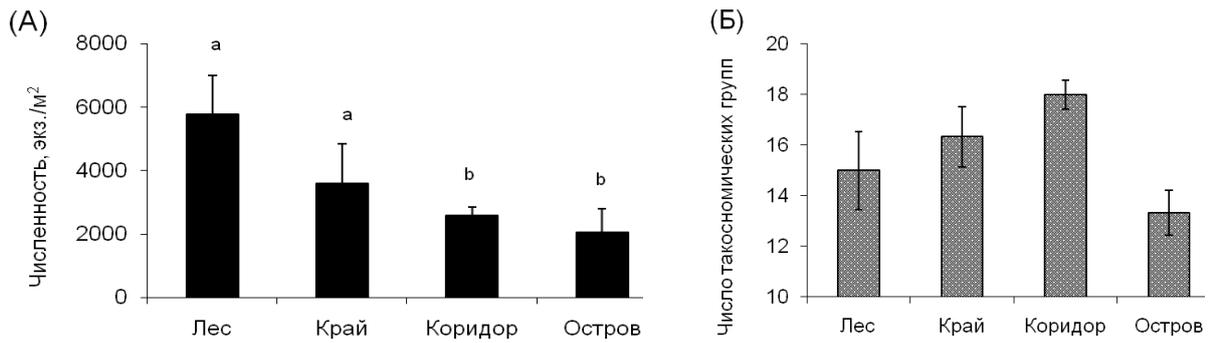
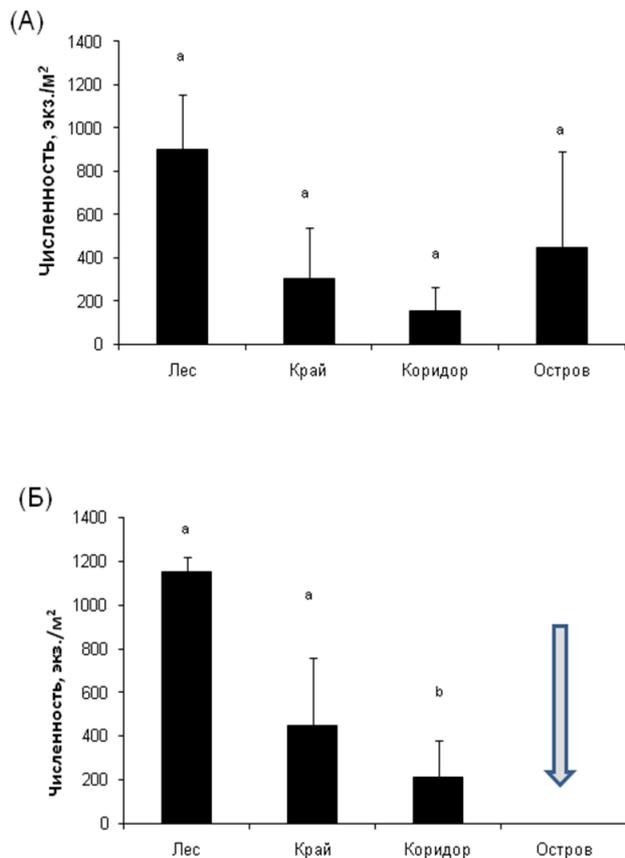


Рисунок 24. Численность (экз./м², $m \pm S.E.$, $n = 3$) (А) и число таксономических групп (Б) мезофауны в контроле (Лес) и в пределах гари: на краю, на участках «коридор» и «остров».

На краевом участке численность почвенной мезофауны достигала 3600 экз./м² (Рис. 24). 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 *Sesidomyiidae* (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 экз./м²), личинки хирономид (390) и пауки (250). Диплоподы *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. 25).

Численность мезофауны зависела от расположения участка (ANOVA: $F = 5,907$, $p < 0,001$), однако не было отмечено достоверных различий между участками в пределах гари.

Рисунок 25. 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.

Такие различия проявлялись только при исключении трансекты с высокой численностью на участке «остров».

Менее сильно выгоревшие участки с разной степенью связанности с негорелым лесом различались по составу и разнообразию почвенной мезофауны через семь лет после пожара. Участок "остров", полностью окруженный выходами гранитов, был слабее всего заселен мезофауной (рис. 24), в то время как на аналогичных участках, связанных с лесным «материком» посредством коридоров, численность почвенных животных была выше. На краевых участках, граничащих с негорелым лесом, численность и разнообразие почвенной мезофауны были максимальными среди горелых участков. Самая высокая численность и разнообразие были в контроле, в негорелом лесу.

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.

Глава 7. Роль неоднородности экосистем в восстановлении сообществ почвенных животных после пожаров

Широко используемый в географической литературе термин для обозначения участков, в которых происходит переживание неблагоприятных условий видами или сообществами, «рефугиум» (Воронов и др., 2002), не всегда объясняет процессы восстановления ареалов после нарушений. Ботанические данные показывают, что изменения ареалов видов после оледенения происходили со значительно большей скоростью и успехом, чем если бы это происходило только за счет расселения популяций из рефугиумов (Bennet, 1988). В связи с этим послеледниковая колонизация некоторых видов шла не сплошным фронтом, а происходила «одновременно повсюду», начиная со столь малых размеров популяции, что они не могли быть зафиксированы по данным споро-пыльцевого анализа. Для объяснения такого явления В. Рулль с соавт. (Rull et al., 1988) предложили термин «микрорефугиум». Концепция микрорефугиумов в последние годы получила широкое развитие в эволюционной биологии (Owen-Smith, 2008; Holderegger, Thiel-Egenter, 2009; Jones, 2013; Tzedakis et al., 2013; Hannah et al., 2014; Rull, 2014). Есть все основания полагать, что такой подход применим и в экологических исследованиях. В частности, эта концепция уже начала адаптироваться к исследованиям воздействия пожаров на экосистемы. Группа австралийских ученых (Brennan et al., 2011) изучала экосистемы с доминированием легко воспламеняющегося растения рода ксанторрея (*Xanthorrhoea*, *Xanthorrhoeaceae*), имеющего широкие основания листьев влагалищного типа. Авторами показано, что после пожара, уничтожающего большинство почвенной фауны, в этих пазухах сохраняются многочисленные беспозвоночные, в основном мокрицы, щетинохвостки, клопы, пауки. Авторы называют эту стацию рефугиумом, хотя точнее было бы его называть «станцией переживания», по аналогии с концепцией Н.П. Наумова (1937) об укрытиях, где млекопитающие

переживают нарушения среды. К тому же, применение термина «рефугиум» в экологических исследованиях вводит в заблуждение своим географическим происхождением, поэтому для сходного явления в микромасштабе предлагается применять термин «перфугиум» (от лат. *perfrugium* – убежище). Под перфугиумом понимается локально ненарушенный или слабо нарушенный участок в пределах нарушения биоценоза. Между понятиями «перфугиум» и «станция переживания» существует несколько принципиальных отличий (Табл. 1). 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.

Важной особенностью необходимости поиска станции переживания животным является временный характер нарушения, продолжительность которого, как правило, предсказуема и сопоставима с продолжительностью жизненного цикла животного. К такому нарушению животные обычно преадаптированы. В зоологии позвоночных, откуда пришел этот термин, речь идет о станциях переживания, например, зимы насекомоядными, или весенних паводков разными группами млекопитающих. Напротив, перфугиумы формируются при нарушениях, которые зачастую носят катастрофический характер, 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): они стремятся сконцентрироваться в условиях, где они будут наиболее защищены во время ожидаемого нарушения. Важной особенностью перфугиума, в отличие от станции переживания, является то, что он применим к отдельным особям, а не к популяции

в целом (рис. 26). Сравнивая географический охват этих явлений с рефугиумами, можно отметить, что на каждом из уровней выявляются свои параметры, объясняющие переживание нарушений животными

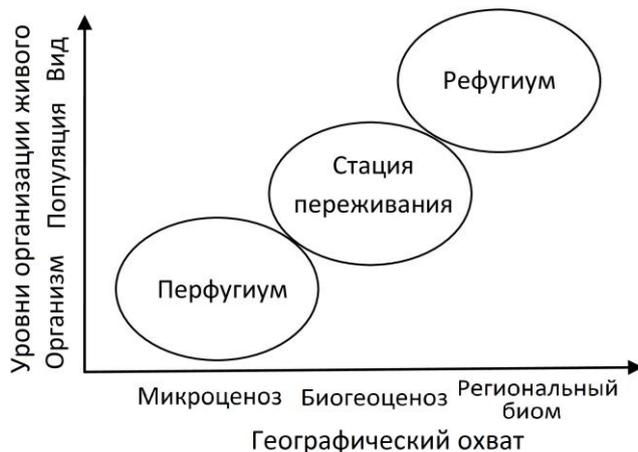


Рисунок 26. Соотношение понятий «перфугиум», «станция переживания» и «рефугиум».

Таблица 1. Отличия понятий «перфугиум» и «станция переживания».

Сравниваемый параметр	Перфугиум	Станция переживания ¹
Характер нарушения	катастрофический	умеренный
Продолжительность нарушения	непредсказуемая	предсказуемая
Срок восстановления экосистемы	многократно длиннее жизненного цикла животного (может занимать десятилетия)	сопоставим с длиной жизненного цикла животного (обычно недели или месяцы)
Выживающая часть популяции	находится в любых условиях	находится в оптимальных условиях
Структура популяции на момент нарушения	срез того, что наблюдается в ненарушенной экосистеме	перестройка населения и численности животных при ожидании нарушения
Наличие у животных преадаптаций к нарушению	нет	есть
Примеры нарушений	пожары, пеплопады, потоки лавы, проливы химикатов	зима, весеннее половодье, периодические пожары в пирогенных экосистемах

¹По работам: Наумов, 1936, 1937; Кривошеев, 1957; Дмитриев и др., 1980; Щипанов, 1986.

Следует отметить, что наличие перфугиумов не противоречит, а дополняет наличие станций переживания при нарушениях. Например, при пожарах, как было показано выше, некоторые виды прячутся в убежища, закапываются в более глубокие горизонты почвы, переживая нарушение в станциях переживания, в то время как есть выжившие на случайно слабо сгоревших участках, то есть в перфугиумах. Разграничение этих двух типов выживания есть не столько усложнение терминологии, сколько дополнительный ключ к пониманию процессов, происходящих при восстановлении сообществ после нарушений. Перфугиумы могут отличаться по характеристикам (табл. 2).

На материале по неблагоприятным воздействиям на экосистемы было показано, что практически любое воздействие носит неоднородный характер, оставляя локально незатронутыми небольшие участки, служащие впоследствии очагами расселения почвенной фауны. Вероятно, наблюдаемые эффекты могут быть охарактеризованы как перфугиумы, при более мелкомасштабных, по сравнению с географическими, воздействиях, таких как, например, пожары или нарушения лесов ветровалами. Концепция перфугиумов позволяет объяснять казавшуюся удивительной скорость восстановления сообществ почвенной фауны при нарушениях среды, вызванных разнообразными причинами – антропогенными и естественными. Эта концепция имеет непосредственную связь с теорией метапопуляций, в виде которых фактически и существует большинство видов наземных беспозвоночных (Hanski, 1994, 1998): отдельные очаги высокой численности популяции, находящиеся в пределах досягаемости для других таких же очагов, образуют сеть, довольно устойчивую во времени. Сочетание структуры

Таблица 2. Классификация перфугиумов по происхождению, сохранности и репрезентативности исходной мезофауны.

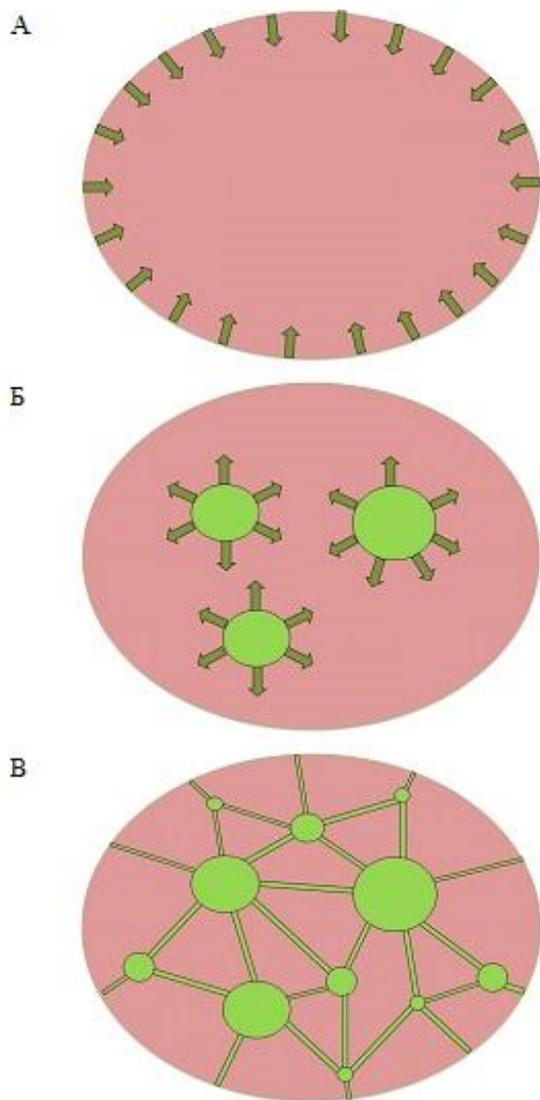
По происхождению	Предопределенные (микротопографические)
	Стохастические
По сохранности после нарушения (численность мезофауны)	Не пострадавшие (> 91%)
	Слабо пострадавшие (51-90%)
	Сильно пострадавшие (< 50%)
По репрезентативности выжившей фауны (разнообразие мезофауны)	Репрезентативные (> 91%)
	Слабо репрезентативные (51-90%)
	Нерепрезентативные (< 50%)

популяций в виде такой сети и неоднородный характер самой среды обеспечивают успешное существование беспозвоночных в меняющихся условиях среды.

Наличие пятен высокой численности почвенной мезофауны на уровне общей невысокой численности в нарушенных экосистемах определяется факторами, влиявшими как во время действия нарушающего фактора, так и после. В частности, локальное слабое выгорание почвы приводит к появлению участков, благоприятных для обитания мезофауны за счет более мощного органического горизонта, большего количества ниш. Это позволяет сосуществовать большому количеству видов животных одновременно. Аналогично, неоднородность загрязнения приводит к перераспределению животных в пространстве, заставляя их выбирать более благоприятные участки. Особенно хорошо это явление прослеживается на эндогеяных животных, большая часть которых находится в постоянном тесном контакте с почвой (Гонгальский и др., 2010, Gongalsky et al., 2009).

Размер перфугиума для представителей почвенной мезофауны может быть значительно меньше, чем оцененный в главе 6. Почвенные беспозвоночные обладают небольшой скоростью передвижения, до нескольких сантиметров в день (Berthet, 1964, Ojala, Huhta, 2001), и предпочитают обитать в имеющихся условиях благоприятного микро-местообитания (Nuutinen, Butt, 2007; Schneider et al., 2007). Вероятно, именно в избирательности почвенных сапрофагов к микроместообитаниям и состоит причина их небольших индивидуальных участков. Участки ненарушенной почвы диаметром 10 см вполне могут содержать на порядок большую численность и разнообразие почвенной фауны, чем окружающий нарушенный биоценоз.

Рассматривавшиеся во многих работах схемы колонизации гарей и других нарушенных территорий (MacArthur, Wilson, 1967; Bengtsson, 2002; Безкоровайная и др., 2007) в качестве нулевой гипотезы использовали заселение их с краев за счет животных, обитающих в ненарушенных условиях (рис. 27А). Однако в качестве альтернативного источника практически при всех типах нарушений существуют внутренние ресурсы восстановления почвенной фауны. За исключением тех редких случаев, когда нарушение приводит к полной дефаунации территории, например, выпадению мощных слоев пепла при извержениях вулканов (Рябинин, Паньков, 2009), или тотальному выгоранию (Краснощекова и др., 2008), всегда остаются



перфугиумы, которые и служат источниками восстановления почвенной фауны (рис. 27Б).

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. 27В). Такая схема, объединяющая два возможных источника восстановления почвенной фауны, вероятно, применима к другим типам нарушений экосистем, но нуждается в последующей фактической проверке в поле.

Рисунок 27. Источники заселения нарушенных территорий: (А) за счет иммиграции и (Б) за счет перфугиумов в пределах нарушенной территории. Сеть перфугиумов, связанная менее нарушенными коридорами (В).

Восстановление почвенной мезофауны на гарях как вторичная сукцессия

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.

В краткосрочной перспективе основная роль в заселении гарей принадлежит пирофильным группам, которые начинают заселять гари в первые часы после пожара. В.Г. Мордкович и соавт. (2007) подчеркивают, что пионерными видами являются в основном r-стратеги. Эти группы благодаря большому количеству легкодоступных пищевых ресурсов и практически полному отсутствию конкуренции в течение первого года-двух после пожара дают вспышку численности. В этот период увеличение динамической плотности жуужелиц

связано, скорее всего, не только с реальным увеличением численности, но и с перераспределением выживших особей в пределах гарей и некоторым сдвигом результатов за счет использования ловушек Барбера. После пожара среда из трехмерной с мощным мохово-лишайниковым покровом и подстилкой фактически превращается в двухмерную. Это чисто вероятно увеличивает шанс бегущего по поверхности гари жука упасть в ловушку.

Однако постепенно пирофильные группы начинают замещаться более конкурентоспособными группами, которые используют уже несколько другие ресурсы (восстанавливающуюся растительность и грибы). Именно фитофаги среди факультативных пирофилов дают следующий пик численности, до тех пор, пока структура растительных сообществ не возвращается к таковой до пожара и когда в таких условиях начинают чувствовать себя комфортно хищники. Вероятно, для хищников именно недостаток подходящих биотопов, а не пищевых ресурсов служит лимитирующим фактором на гарях. Этот же факт объясняет и практически полное отсутствие постепенного заселения гари от краев к центру, так как интенсивность пожара и, как следствие, изменившаяся структура экосистем, а не невозможность заселить выгоревшую территорию, лимитируют восстановление гари. С точки зрения практики для восстановления сообществ почвенных животных после пожаров необходимо в первую очередь восстановление экосистем.

Сукцессия как смена сообществ по градиенту фактора подразумевает серию сообществ. Можно выделить особенности каждого этапа. Первый этап восстановления, соответствующий стадии «черной гари» (первые недели после пожара), характеризуется сообществом мезопедобионтов, состоящим из осколков выжившего допожарного сообщества (в основном это почвенные и глубокопочвенные группы и обитатели более увлажненных микрометообитаний); на втором этапе, соответствующем стадии пирофитной растительности (первые месяцы), присутствуют пирофильные виды беспозвоночных (среди жужелиц это несколько видов, но они могут составлять более 80% численности таксоцены); 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; на пятом этапе (десятки лет), на стадии восстановления древесной растительности и структуры почвенного покрова, формируется в сообществах мезопедобионтов структура доминирования, характерная для ненарушенных лесов таких же географических условий. Таким образом, особенностями гарей как вторичной сукцессии является присутствие практически всех компонентов исходного сообщества в изменившихся соотношениях, и наличие пирофильных групп беспозвоночных на первых этапах восстановления. 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.

Выводы

1. Выявлена особая форма вторичной сукцессии при восстановлении сообществ почвенной фауны после лесных пожаров с наличием пирофильных видов, свидетельствующая о естественном характере лесных пожаров в бореальной зоне, необходимом для их устойчивого функционирования и поддержания их биоразнообразия.
2. Разработана концепция перфугиумов – локально слабо нарушенных участков в пределах выгоревшей территории, позволяющих выживать фрагментам дожарного 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.
3. Неоднородность почвенного покрова и последствий воздействия на него пожара являются факторами, обеспечивающими активное восстановление сообществ почвенных животных на горях в бореальных лесах. В пределах гарей выявляются пятна высокой численности и разнообразия мезофауны, составляющие от нескольких процентов до трети площади гари. В них концентрируется большинство всей мезофауны, выявляемой на изучаемой гари. Такие пятна приурочены к более благоприятным для мезопедобионтов микростациям – участкам более мощной подстилки, более влажным понижениям микрорельефа и т.п.
4. Подвергшиеся меньшему воздействию пожара участки почвы в пределах гари, непосредственно связанные с окружающим негорелым лесом («коридоры») способствуют более быстрому восстановлению популяций почвенных беспозвоночных со слабой расселительной способностью (многоножки, дождевые черви и др.).
5. Количественно оценен вклад выживания и иммиграции в процесс формирования пирогенных сообществ мезопедобионтов бореальной зоны. При пожаре средней интенсивности в зависимости от положения в ландшафте доля выживших мезопедобионтов может составлять порядка половины от численности сообществ негорелого леса.
6. Восстановление численности и видового разнообразия таксоценов жужелиц на горях в бореальной зоне занимает не менее 15-20 лет, а возвращение к исходной таксономической структуре таксоцена занимает не менее 40 лет. Однако, восстановление численности и таксономического состава и разнообразия сообществ почвенной мезофауны в целом происходит не менее чем за 80 лет, совпадая по срокам с восстановлением растительного покрова.
7. В бореальной зоне на горях площадью от 1 до 1 млн га численность, разнообразие и экологическая структура таксоценов жужелиц и сообществ мезопедобионтов на локальном уровне достоверно не зависели от площади гари.
8. Интенсивность пожара является основным фактором, влияющим на способность сообществ почвенных животных к восстановлению на горях.

Максимальная численность и разнообразие мезопедобионтов отмечены на участках гарей с минимальным прогоранием органического горизонта почв.

9. Сообщества мезопедобионтов на вырубках, подверженных выжиганию, восстанавливаются медленнее таковых как на вырубках, так и на естественных гарях сходной интенсивности. Таксоны жуужелиц на вырубках, подверженных выжиганию, в целом сходны с таковыми на естественных гарях, однако выжигание вырубков не способствует привлечению пиротфильных видов.

Публикации по теме диссертации

Монографии

1. Гонгальский К.Б. Лесные пожары и почвенная фауна. М.: Т-во научных изданий КМК. **2014**. 169 с.
2. Добровольский Г.В., Чернов И.Ю., Бобров А.А., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Онипченко В.Г., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Терехова В.А., Соколова Т.А., Терехин В.Г., Шмарикова Е.В., Чернова О.В. Роль почвы в формировании и сохранении биоразнообразия / Отв. ред. Добровольский Г.В., Чернов И.Ю. М.: Т-во научных изданий КМК. **2011**. 273 с.
3. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных. М.: Т-во научных изданий КМК. **2007**. 174 с.
4. Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей. Методическое руководство / Ред. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С. М.: ИПЭЭ РАН. **2003**. 100 с.

Статьи в журналах из списка ВАК

1. Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Bengtsson J., Persson T. Connectivity of litter islands remaining after a fire and unburnt forest determines the recovery of soil fauna // Applied Soil Ecology. **2014**. Vol. 83. P. 101-108.
2. Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Nakamori T., Kaneko N. Ionizing radiation effects on soil biota: Application of lessons learned from Chernobyl accident for radioecological monitoring // Pedobiologia. **2014**. Vol. 57. P. 5-14.
3. Gongalsky K.B., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // Soil Biology and Biochemistry. **2013**. Vol. 57. P. 182-191.
4. Гонгальский К.Б., Кузнецова Д.М., Филимонова Ж.В., Шахаб С.В. Распространение и экология инвазивного вида мокриц *Hyloniscus riparius* (C. Koch, 1838) (Isopoda, Oniscida, Trichoniscidae) в России // Российский журнал биологических инвазий. **2013**. №1. С. 2-7.
5. Тиунов А.В., Гонгальский К.Б., Семенина Е.Э., Кузнецова Н.А., Макарова О.Л., Филимонова Ж.В. Применение изотопной масс-спектрометрии для оценки устойчивости функциональной структуры почвенных сообществ // Инженерная экология. **2013**. №1. С. 12-20.
6. Gongalsky K.B., Malmström A., Zaitsev A.S., Shakhab S.V., Bengtsson J., Persson T. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape // Applied Soil Ecology. **2012**. Vol. 59. P. 73-86.
7. Гонгальский К.Б. Пространственное распределение крупных почвенных беспозвоночных на пожарищах в ксерофильных экосистемах Черноморского побережья Кавказа // Аридные экосистемы. **2011**. Т. 17. № 4(49). С. 95-103.
8. Зайцев А.С., Гонгальский К.Б., Горшкова И.А., Кречетов П.П., Королева Т.В. Влияние ракетного топлива (несимметричного диметилгидразина) на почвенную фауну // Доклады Академии наук. **2011**. Т. 440. № 2. С. 262–265.

9. Филимонова Ж.В., Гонгальский К.Б. Распределение почвенной мезофауны на границе участков разной степени загрязненности тяжелыми металлами // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. **2011**. № 25. С. 468-473.
10. Коробушкин Д.И., Гонгальский К.Б., Тиунов А.В. Структура сообществ наземных и прибрежных беспозвоночных тайги Кольского полуострова (по данным анализа $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. **2011**. № 25. С. 353-357.
11. Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С. Связь пространственного распределения численности почвенных беспозвоночных и содержания тяжелых металлов в почве в окрестностях Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) // Экология. **2010**. № 1. С.70-73.
12. Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственное распределение почвенных животных: геостатистический подход // Журнал общей биологии. **2009**. Т. 70. № 6. С. 484-494.
13. Gongalsky K.B., Belorustseva S.A., Kuznetsova D.M., Matyukhin A.V., Pelgunova L.A., Savin F.A., Shapovalov A.S. Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates // Insect Science. **2009**. Vol. 16. P. 99-105.
14. Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // Applied Soil Ecology. **2009**. Vol. 43. №. 1. P. 61-74.
15. Gongalsky K.B., Gorshkova I.A., Karpov A.I., Pokarzhevskii A.D. Do boundaries of soil animal and plant communities coincide? A case study of a Mediterranean forest in Russia // European Journal of Soil Biology. **2008**. Vol. 44. N 4. P. 355-363.
16. Gongalsky K.B., Persson T., Pokarzhevskii A.D. Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test // Applied Soil Ecology. **2008**. Vol. 39. P. 84-90.
17. Gongalsky K.B., Wikars L.-O., Persson T. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) responses to a forest wildfire in northern Europe // Russian Entomological Journal. **2008**. Vol. 17. P. 273-282.
18. Gongalsky K.B., Cividanes F.J. Distribution of carabid beetles in agroecosystems across spatial scales – A review // Baltic Journal of Coleopterology. **2008**. Vol. 8. No. 1. P. 15-30.
19. Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.В., Покаржевский А.Д., Бутовский Р.О. Различия реакции герпетобионтов и геобионтов на воздействие Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) // Экология. **2007**. № 1. С. 55-60.
20. Савин Ф.А., Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б. Распределение крупных почвенных беспозвоночных и его связь с некоторыми почвенными параметрами // Почвоведение. **2007**. № 1. С. 74-79.
21. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б. Геостатистический анализ сообществ почвенных животных на границе двух растительных ассоциаций в степи Центрально-Черноземного заповедника // Аридные экосистемы. **2007**. Т. 13. №32. С. 5-18.
22. Гонгальский К.Б. Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных животных // Журнал общей биологии. **2006**. Т. 67. № 2. С. 127-138.

23. Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А. Почвенная мезофауна субсредиземноморских экосистем полуострова Абрау (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. **2006**. Т. 85. № 7. С. 813-819.
24. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Белякова О.И., Савин Ф.А. "Пустоты" в пространственном распределении дождевых червей в луговой степи // Доклады Академии наук. **2006**. Т. 408. № 3. С. 426-429.
25. 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.
26. Gongalsky K.B. Bioaccumulation of metals by soil-dwelling insects in a uranium production area // European Journal of Soil Biology. **2006**. Vol. 42. P. S180-S185.
27. Gongalsky K.B., Midtgaard F., Overgaard H.J. Effects of prescribed forest burning on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): a case study in south-eastern Norway // Entomologica Fennica. **2006**. Vol. 17. P. 325-333.
28. Gongalsky K.B., Savin F.A., Pokarzhevskii A.D., Filimonova Z.V. Spatial distribution of isopods in an oak-beech forest // European Journal of Soil Biology. **2005**. Vol. 41. P. 117-122.
29. Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А. Влияние выпаса на пространственное микрораспределение почвенных животных в луговой степи Центрально-Черноземного заповедника // Аридные экосистемы. **2005**. Т. 11. № 28. С. 71-76.
30. Gongalsky K.B., Pokarzhevskii A.D., Filimonova Z.V., Savin F.A. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a North-South gradient in Russia // Applied Soil Ecology. **2004**. Vol. 25. N. 2. P. 111-122.
31. Gongalsky K.B., Chudnyavtseva I.I., Pokarzhevskii A.D., Samonov A.E., Slobodyan V.Y. Arsenic bioaccumulation by beetles in an arsenic-rich region // The Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. **2004**. Vol. 72. N. 6. P. 1115-1121.
32. Gongalsky K.B. Impact of pollution caused by uranium production on soil macrofauna // Environmental Monitoring and Assessment. **2003**. Vol. 89. P. 197-219.
33. Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А., Филимонова Ж.В. Пространственное распределение животных и изменчивость трофической активности, измеренной при помощи bait-lamina test, в дерново-подзолистой почве под ельником // Экология. **2003**. № 6. С. 434-444.
34. Gongalsky K.B., Wikars L.-O., Persson T. Dynamics of pyrophilous carabids in a burned pine forest in Central Sweden // Baltic Journal of Coleopterology. **2003**. Vol. 3. P. 107-111.
35. Бутовский Р.О., Гонгальский К.Б. Морфометрические показатели популяции жукелицы *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) под влиянием рекреации // Бюлл. МОИП., сер. биол. **1999**. Т. 104. С. 22-25.