

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ВОДНЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ
Дальневосточного отделения Российской академии наук
(ИВЭП ДВО РАН)**

**Institute of water and ecology problems,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Science
(IWER FEB RAS)**

680000 г. Хабаровск
ул. Дикопольцева, 56
тел.: (4212) 22-75-73, 32-57-55
факс: (4212) 32-57-55

56, Dikopoltsev St.,
Khabarovsk, 680000, Russia
tel.: (4212) 22-75-73, 32-57-55
fax.: (4212) 32-57-55
E-mail: iverp@iverp.as.khb.ru

Отзыв

официального оппонента на диссертацию Гонгальского Константина Брониславовича «Закономерности восстановления сообществ почвенных животных после лесных пожаров», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки)

В Российской Федерации ежегодно выгорают сотни тысяч гектаров лесных угодий. При этом происходят значительные изменения в экосистемах. Они проявляются не только в исчезновении или в существенных перестройках растительного покрова. Формирующиеся над большими пожарами области высокого давления вызывают изменение направления движения воздушных масс и ведут к изменениям климата. Вымывание питательных веществ из зоны приводит к изменениям в почвенном покрове, меняет химический состав вод. Все это приводит к значительным изменениям в природной среде. Известно, что почвенные беспозвоночные – один из ведущих факторов поддержания почвенного плодородия. Однако пространственная неоднородность почвенного населения после пожаров, пути восстановления почвенного населения до последнего времени практически не исследовались. Поэтому актуальность и своевременность появления работы К.Б. Гонгальского не вызывает сомнений.

Механизмы восстановления почвенных животных на гарях, их взаимосвязь с почвенной неоднородностью, с размерами гарей – эти и другие, связанные с пожарами, вопросы до сих пор не описаны. Все это определило цель работы: выявить факторы и механизмы восстановления сообществ мезопедобионтов после пожаров в лесах бореальной зоны. Для достижения цели решались следующие задачи:

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 миграции мезопедобионтов через слабо нарушенные участки на гарь из окружающего негорелого леса.

Материал для работы собирался автором с 1999 по 2013 гг. в таежных экосистемах России и Скандинавии. Исследования охватывали основные природные подзоны и сектора таежной зоны (центральная Карелия, юг Архангельской области, Кандалакшский (Мурманская обл.) и Полюстровский (Псковская обл.) заповедники, Беломорская биостанция МГУ, центральная и юго-восточная часть Швеции, юго-восток Норвегии). Разобрано более 3400 почвенных проб, в которых определено более 38000 экз. почвенных беспозвоночных. Собрано и определено более 2000 экз. жуков за 24000 ловушко-суток. Для каждой группы беспозвоночных применялись соответствующие методы сбора, проводились описания участков и определение необходимых параметров. Был также проведен лабораторный эксперимент для выявления способности разных групп беспозвоночных переносить выжигание. Также был проведен мета-анализ собственных и литературных данных для определения влияния размера и возраста гари на скорость восстановления сообществ почвенных животных. Полученные данные обрабатывались при помощи различных статистических программ.

Диссертация состоит из введения, обзора литературы, семи глав, заключения, выводов и приложений, изложена на 306 страницах, включает 74 рисунка и 32 таблицы. В списке литературы 462 источника, в том числе 346 на иностранных языках.

Во введении дана общая характеристика работы: обозначены цель и задачи исследования, научная новизна и практическая значимость, выдвинуты защищаемые положения, указаны места апробации работы, количество публикаций по теме диссертации.

В главе I приведен обзор литературы. Проанализирована роль пожаров в лесных экосистемах, частота и распространение лесных пожаров, роль пожаров в поддержании биоразнообразия и изменении структуры экосистем, изменение свойств почв и структуры растительности после лесных пожаров. Здесь же рассмотрены последствия пожаров для почвенной фауны. Значительное внимание в обзоре отдано пирофильным видам, рассмотрены кратко- и долгосрочные последствия пожаров. Также обсуждено влияние пожаров на различные группы почвенных животных (микро- и мезофауна). Кратко проанализированы работы, в которых отражается роль пространственной неоднородности среды в восстановлении сообществ почвенной мезофауны после пожаров. Завершает обзор небольшой раздел о практическом значении пожаров.

Вторая глава («Материал и методы исследований») также является служебной. Кратко охарактеризованы районы проведения исследований, основные методические подходы к изучению различных групп беспозвоночных на естественных и искусственных гаях, методика лабораторного эксперимента по выжиганию интактных почвенных монолитов, а также пакеты статистических программ, которые использовались для анализа полученного материала.

Глава третья «Источники формирования сообществ почвенных животных после пожаров». В этой главе рассматривается начальный этап формирования сообществ гайей — выживание почвенных животных во время пожара на разных стадиях жизненного цикла. Особо следует отметить, что количественная оценка выживания мезофауны почв в разных условиях микроландшафта проведена впервые в мире.

В эксперименте было установлено, что на разных участках катены подстилка выгорала на разную глубину: наибольшее — на повышенных участках (до 24 мм). Две другие группы участков статистически значимо не отличались между собой по глубине прогорания. Численность мезофауны в ненарушенной лесной почве значительно варьировала между участками. Выжигание привело к снижению численности в среднем на 46%. Воздействие выжигания было неоднородно в пределах каждого участка, при этом структура сообщества в целом сохранилась. Наибольшее воздействие выжигание оказало на подстилочные формы беспозвоночных. На всех участках численность составила 30–40 экз./м² вне зависимости от положения участка в катене. Потенциальный вклад животных, вылупившихся из яиц, в послепожарное сообщество составил 1–3%. Автором отмечено, что относительный вклад слабо сгоревших участков, возникающих за счет почвенной неоднород-

ности, в восстановление послепожарных сообществ почвенных животных составляет почти половину (45%) всего разнообразия. Автор предполагает, что роль менее сгоревших микроместообитаний может быть даже больше, чем иммиграция животных из окружающих нетронутых участков.

Четвертая глава — «Динамика таксономической и функциональной структуры почвенной мезофауны на гарях» — является самой значительной по объему. В главе рассматриваются факторы формирования сообществ почвенных беспозвоночных в зависимости от времени пожара. Первый подраздел главы посвящен влиянию лесных пожаров на таксоцены жуужелиц в центральной Швеции. Отловлено 1285 экз. жуужелиц 40 видов 22 родов. Динамическая плотность жуужелиц была выше на второй год после пожара. Пирофильные виды жуужелиц доминировали в таксоценах горелых участков. Лесные и околоводные виды снизили свою представленность в таксоценах. Как пирофильные, так и непирофильные виды снижали свою численность к концу второго сезона после пожара. В негорелом лесу уловистость жуужелиц была низкой, таксоцен составляли, в основном, типично лесные виды (83%) с высокой долей околоводных видов.

В негорелом лесу таксоцен (найденно 14 видов) составляли типично лесные виды с большой долей околоводных. Динамическая плотность жуужелиц была выше на горелых участках, которые характеризовались непостоянным видовым составом. Ни лесные, ни околоводные виды не заселяли гарь из окружающих биотопов. Пирофильные виды имели максимальную динамическую плотность в центре гари. Отмечено, что на слабо выгоревшем участке уловистость жуужелиц была выше, чем на остальных горелых участках. Лесные виды на этом участке были представлены лучше, чем на других участках. Автор делает вывод, что пожар оказывает разное воздействие на разные виды жуужелиц. Менее сгоревшие участки служили убежищами для жуужелиц и другой допозарной почвенной фауны. Было установлено, что горелые участки потенциально содержали больше видов, чем негорелый лес (25-35 и 15 видов соответственно). Низкая уловистость жуужелиц в ненарушенном лесу связано с неоднородностью почвенного покрова и его многомерной структурой. Анализ собственных и литературных данных приводит автора к выводу, что для выживания пирофильных видов важны не только частота и размер пожаров, но и качество самого лесного матрикса.

Следующий раздел главы посвящен восстановлению почвенной мезофауны после пожаров. В национальном парке Тюреста (Швеция) численность почвенных беспозвоночных варьировала в течение срока наблюдений (с 2001 по 2007 гг.) в широких пределах. Отмечено, что общая численность возрастала год от года и в лесу и на гарях. Через некоторое время после пожара стали появляться дождевые черви, двупарноногие и губоногие многопожки. В окрестностях Петрозаводска процесс восстановления населения на гарях шел значительно медленнее. Далее кратко рассмотрены особенности восстановительной динамики отдельных групп мезофауны. Отмечено, что доля мобильных групп резко возрастала на гарях в первые годы, в то время как немобильные группы лишь через несколько лет незначительно увеличили свою численность. Разные трофические группы также по-разному реагировали на пожары. В работе приведены примеры восстановления на гарях численности сапрофагов, фитофагов и хищников. Автором отмечено, что восстановление почвенной мезофауны после пожаров в разных местах европейской тайги носит сходный характер. Влияние географических условий проявлялось в различном окружении гарей, влиявшем на заселение нарушенных биотопов, а также в снижении скорости процессов заселения при более суровых климатических условиях.

Завершает главу раздел о динамике восстановления почвенной мезофауны после выжигания вырубек. Рассматривается динамика восстановления численности на выжженных вырубках различных групп беспозвоночных: энхитреид, тихоходок, ногохвосток, панцирных и других клещей, различных представителей мезофауны. Автор отмечает, что скорость восстановления различных групп после выжигания вырубки варьировала, но даже за пять лет численность беспозвоночных на выжженной вырубке не достигла уровня,

отмеченного до выжигания. Только для энхитреид и простигматид восстановление дошло до уровня негорелого леса. Наиболее пострадали от выжигания хищники и микофаги. Автор обозначает причины этих процессов. Одна из них — снижение микробной и грибной биомассы, а также изменение состава пищевых ресурсов.

Небольшая пятая глава «Влияние размера и возраста гарей на восстановление сообществ почвенной мезофауны» занимает всего шесть страниц. Следует отметить, что влияние размера гарей на восстановление почвенной фауны до работ К.Б. Гошальского не оценивалось. Автор отмечает, что не наблюдается связи восстановления численности и видового состава мезофауны с размером гари. Также не было отмечено последовательного заселения гарей от краев к центру. Автор делает предположение, что для беспозвоночных «существуют внутренние ресурсы, приводящие к лучшему выживанию после пожаров в пределах гари, и одним из таких механизмов могут быть менее нарушенные пожаром участки, возникающие за счет неоднородности местообитаний и самого процесса горения» (стр. 202). Структура таксоценома восстанавливается в зависимости от восстановления структуры растительного и почвенного покрова, и этот процесс занимает около 80 лет.

Глава 6. «Пространственная структура восстановления гарей». Сравнение гарей разной площади в Швеции и в Карелии говорит о том, что не размер, а интенсивность выгорания является основным фактором, определяющим их восстановление. Отмечено, что во всех случаях наблюдений численность была выше на слабо нарушенных пожаром участках, выявлены также участки с отсутствием животных. Показано, что участки с более высокими показателями численности и разнообразия почвенных беспозвоночных, в основном, совпадают с наиболее благоприятными условиями среды. Для свежих гарей это остаточная мощность подстилки, для старых — микрорельеф.

Заканчивает главу небольшой раздел о роли «коридоров» в восстановлении сообществ почвенной мезофауны после пожаров. Рассматриваются колебания численности, биомассы и таксономического состава в лесу и на разных участках гари — на краю гари, в «коридоре» и на острове, со всех сторон окруженном гарью. Численность в этом ряду убывает от леса к «острову» втрое. Отличия были выявлены автором при сравнении биомассы мобильных и немобильных групп беспозвоночных в этом ряду. Биомасса мобильных групп имела ту же тенденцию, что и численность. Биомасса немобильных групп уменьшалась на краевом участке гари и в «коридоре» и вновь возрастала на «острове». Практически та же тенденция сохранялась и при анализе биомассы напочвенных и внутрипочвенных групп мезофауны. Внутрипочвенные группы переживают пожар в более глубоких горизонтах почвы, в то время как мобильные более уязвимы для пожара. Внутрипочвенные беспозвоночные имели сходные величины обилия на изолированных и не изолированных участках. Но, отмечает автор, прирост числа таксонов подземной мезофауны в «коридоре» превышает число потерь, что говорит о важности колонизации через частично негоревшие участки.

Глава 7. «Роль неоднородности экосистем в восстановлении сообществ почвенных животных после пожаров». Глава является заключительной, в ней резюмируются все предыдущие положения и выводы. Во многих исследованиях говорится, что почвенная фауна является одним из наиболее устойчивых компонентов экосистем наряду с лиственными и некоторыми микроорганизмами. Автор отмечает, что механизмы восстановления сообществ после нарушений не всегда ясны. Многими авторами площадки после нарушений представлялись однородными, основным при восстановлении считался принос беспозвоночных на нарушенную территорию с ненарушенных окружающих биотопов. Автор указывает, что одним из важных параметров восстановления структуры и численности сообществ в пределах нарушенных местообитаний является пространственная неоднородность среды. Этому фактору многие исследователи не придавали значения. Большой вклад в восстановление вносят локально ненарушенные участки в пределах больших нарушений. Далее автор обосновывает концепцию перфугиумов как механизм восстановления почвенной фауны после пожаров. Он кратко останавливается на характеристике по-

нятий рефугиум, микрорефугиум, станция переживания и вводит новый термин — перфугиум, под которым понимается локально ненарушенный или слабо нарушенный участок в пределах нарушения биоценоза. Перфугиумы формируются при нарушениях, которые зачастую носят катастрофический характер. Автор обосновывает отличия понятий «станция переживания» и «перфугиум»; он указывает, что разграничение этих двух типов выживания является дополнительным ключом к пониманию процессов, происходящих при восстановлении сообществ после нарушений. Перфугиум — это место переживания отдельных особей, а не популяции в целом. Наличие перфугиумов не противоречит, а дополняет наличие станций переживания при нарушениях. Автор отмечает, что практически любое воздействие носит гетерогенный характер, оставляя локально незатронутыми небольшие участки, служащие впоследствии очагами расселения, и которые могут быть охарактеризованы как перфугиумы. Концепция перфугиумов позволяет объяснять казавшуюся удивительной скорость восстановления сообществ почвенной фауны при нарушениях среды. Перфугиумы, диффузно расположенные в пределах гари, могут являться своеобразными «прерывистыми коридорами», по которым заселяют гари группы со слабой расселительной способностью.

Завершает эту главу небольшой раздел «Восстановление почвенной мезофауны на гарях как вторичная сукцессия». Здесь автор кратко рассматривает этапы восстановительной сукцессии на гарях. Первыми группами, формирующими сообщества на гарях, являются обитатели перфугиумов и пережившие пожар жители глубоких слоев почвы. Затем кратковременно первенство захватывают пирофильные группы. Через 2-3 года пик численности дают фитофаги. Впоследствии их сменяют хищники, для которых лимитирующим фактором является не отсутствие пищевых ресурсов, а недостаток подходящих биотопов. Каждая стадия может длиться годы, а иногда и десятки лет. В заключении автор делает вывод, что особенностями гарей как вторичной сукцессии является присутствие всех компонентов исходного сообщества в изменившихся соотношениях и наличие пирофильных групп беспозвоночных на первых этапах восстановления. Сами процессы восстановления сходны в разных секторах бореальной зоны и происходят по единому сценарию. Исходя из этого, есть возможность считать пожары естественным этапом в многовековой динамике лесов.

Завершают диссертационную работу К.Б. Гонгальского девять выводов, соответствующих с поставленными задачами.

Текст автореферата в основном соответствует содержанию диссертации. Работа докладывалась на многочисленных российских и зарубежных конференциях, где вызвала большой интерес и получала хорошие отзывы. Основное содержание работы опубликовано в 113 публикациях, в том числе 35 — в журналах из списка ВАК, в четырех монографиях. Отмечу, что 16 статей опубликовано в ведущих высокорейтинговых зарубежных журналах.

Однако при всем благоприятном впечатлении от работы нельзя не высказать и некоторые замечания.

1. О названии работы. Оно несколько шире, чем представленный в работе материал. Анализу подвергаются только почвенные беспозвоночные, а не весь комплекс обитающих в почве животных.
2. Автор пишет (стр. 105, 111), что ловушки, в которые отлавливали жуков, проверялись раз в 3-4 или даже в 4-6 недель. Это очень редко. Сам автор отмечает, что «... в лесу было зафиксировано низкое число жуков за счет большого количества разрушенных ловушек» (стр. 144).
3. Ряд таблиц (например, табл. 31) приведен в тексте не после первого упоминания, а через несколько страниц.
4. Имеются ошибки в пунктуации, в написании слов. Например, в ряде мест написано обуславливают вместо обуславливают (стр. 85 и другие).
5. Не все главы равноценны по объему материала. Так, глава 5 «Влияние размеров и воз-

раста гарей на восстановление сообществ почвенной мезофауны» занимает всего шесть страниц текста. Без ущерба для логики изложения ее можно было объединить с главой 4.

Данные замечания не умаляют большого теоретического и практического значения проведенного исследования. Обращает на себя внимание очень логичное построение работы. Все изложенные материалы подтверждают основную идею: восстановление численности и состава мезофауны почв после пожаров во многом зависит от гетерогенности самих нарушений, от наличия на гарях перфугиумов, за счет которых и происходит восстановление численности и видового состава почвенной мезофауны.

Говоря об исследовании в целом, считаю, что диссертационная работа К.Б. Гонгальского «Закономерности восстановления сообществ почвенных животных после лесных пожаров» представляет собой научно-квалификационную работу, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как новое крупное достижение в биологической науке, а соискатель Гонгальский Константин Брониславович достоин присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки).

Заведующий лабораторией экологии
животных Института водных и экологических
проблем ДВО РАН, доктор биол. наук

25 сентября 2015 года