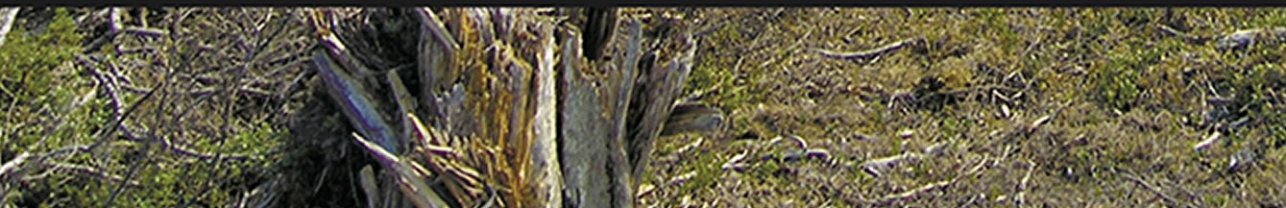




К.Б. Гонгальский

ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ И ПОЧВЕННАЯ ФАУНА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

Программа Президиума РАН

«Живая природа: современное состояние и проблемы развития»

К.Б. Гонгальский

ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ И ПОЧВЕННАЯ ФАУНА

Товарищество научных изданий КМК
Москва 2014

УДК 630.43: 631.467+631.468

Гонгальский К.Б. Лесные пожары и почвенная фауна. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 169 с.

Лесные пожары являются катастрофическим событием для обитателей лесной подстилки и почвы, при которых погибает почти вся фауна. На собственном и литературном материале показаны эффекты воздействия лесного пожара на крупных почвенных беспозвоночных. Рассмотрены острые, кратко- и долгосрочные последствия пожаров для структуры биоценозов и населения почвенных животных. Выделена группа пиротфильных видов, многочисленных на первых этапах послепожарной сукцессии. Проанализирована роль пространственной неоднородности среды и процесса горения при восстановлении сообществ после пожаров за счет перфугиумов. Предложена пространственно-временная модель восстановления сообществ почвенных животных на горячих.

Книга представляет интерес для почвенных зоологов, энтомологов, экологов, специалистов по лесоразведению.

Рецензенты чл.-корр. РАН проф. Б.Р. Стриганова
д.б.н. Н.А. Рябинин

Ответственный редактор – акад. Г.В. Добровольский

ISBN 978-5-9906071-2-5

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2014
© Гонгальский К.Б., текст, иллюстрации, 2014
© ООО “КМК”, издание, 2014

Создание этой книги было поддержано академиком Глебом Всеволодовичем Добровольским (22.09.1915 – 08.04.2013), который был заведующим лабораторией, где я работаю, и основные этапы ее написания были на разных этапах обсуждены с Глебом Всеволодовичем, а некоторые идеи, высказанные им при обсуждении материала, использованы во время работы. Поэтому помимо формальной благодарности за поддержку и напутствие, мне бы хотелось добавить хотя бы маленький штришок к портрету этого выдающегося человека, поместив перед предисловием некоторые воспоминания.

Четверо сотрудников Лаборатории биоиндикации Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (А.С. Зайцев, И.А. Горшкова, С.В. Шахаб и я) попали в Лабораторию изучения экологических функций почв в 2006 году после скоростигмой кончины нашего заведующего проф. А.Д. Покаржевского. Знакомство с Г.В. Добровольским, хоть и поверхностное, в рамках работы в одном и том же институте привело нас к мысли, что работа с таким выдающимся ученым может быть полезной для нашего дальнейшего развития. Глеб Всеволодович одобрил идею нашего перехода в его лабораторию, тем более что именно в это время он думал над расширением ее деятельности в сторону почвенных животных, включив в состав лаборатории С.Ю. Грюнталя и И.Ю. Чернова. К коллективу, который состоял в основном из почвоведов и почвенных микробиологов, присоединилась почти такая же по размерам группа, занимавшаяся животными. Это позволило реализовать идеи Глеба Всеволодовича о комплексном изучении почвенной биоты и условий ее существования, используя биоценотический подход, развитый еще академиком В.Н. Сукачевым, который Глеб Всеволодович хотел перенести на исследования почвенных экосистем.

Надо отметить, что созданная в 1993 году Глебом Всеволодовичем Лаборатория изучения экологических функций почв в значительной степени предвосхитила развитие такого популярного ныне направления, как изучение экосистемных функций и экосистемных сервисов (ecosystem functioning and ecosystem services), активно развиваемых в западной литературе. Сочетание фундаментальных знаний о почвах и протекающих в них процессах с данными о распространении в них почвенных организмов позволило создать Глебу Всеволодовичу учение об экологических функциях почв, написать первый в нашей стране и один из первых в мире учебников, посвященных этому вопросу.

Поэтому работа в такой лаборатории представлялась нам интересной, но в тоже время были некоторые опасения, не придется ли нам заниматься тем, что не входит в круг собственных интересов каждого из нас. Однако эти небольшие опасения оказались совершенно беспочвенными: Глеб Всеволодович при знакомстве выслушал и максимально учитывал интересы каждого из нас, и вся дальнейшая его работа с нами

происходила не по принципу навязывания собственных идей, а помощи в реализации наших, а также встраивание интересов каждого в общую работу, которую мы делали всей лабораторией. Глеб Всеволодович очень ненавязчиво, но завлекательно приглашал нас познакомиться с его любимым Центральным-Лесным заповедником в Тверской области, работа в котором позволяла базироваться на многолетних данных, полученных самыми разными специалистами. Эти данные в большой мере являются основой многих работ сотрудников нашей лаборатории, которые и поныне работают в заповеднике, пользуясь информацией коллег о состоянии других компонентов экосистем, нежели те, которыми занимаются они сами.

Мы всегда с большим уважением относились к мнению Глеба Всеволодовича по тем или иным вопросам, будь то собственный научный материал, или решения о дальнейших шагах в науке. Бесконечная мудрость и порядочность Глеба Всеволодовича как Человека позволяли нам иногда просто положиться на рекомендуемое им решение в той или иной ситуации, и не было случая, чтобы мы не сказали потом ему спасибо за тот путь, который он для той или иной ситуации выбрал. Причем никогда решения не принимались путем давления или учета его собственного мнения, это всегда было консолидированное мнение обсуждавших. Несмотря на небольшое количество лет, проведенных в лаборатории под руководством Глеба Всеволодовича, мы получили большой толчок к собственному развитию, а также пример порядочности, интеллигентности и пример отношения к коллегам и другим окружающим нас людям. История человека, который прошел Великую Отечественную войну, создал множество научных организаций, стал академиком, первым из почвоведов получил Большую золотую медаль РАН, будет описана биографами. Мне же хотелось подчеркнуть что, в моей памяти Глеб Всеволодович останется светлым человеком, работать рядом с которым для меня лично было большим счастьем.

От автора

ПРЕДИСЛОВИЕ

Лесные пожары – катастрофическое явление, все более часто вызываемое деятельностью человека. Увеличивающийся по размерам урон как природным экосистемам, так и созданным рукотворным объектам, становится заметен не только специалистам, но и широким кругам населения. Примером тому могут служить сильные пожары лета 2010 г., охватившие леса и торфяники центральной России. В результате аномальной жары и сухости воздуха пожарами было охвачено около 500 тысяч га в 20 регионах России, пострадали более 100 населенных пунктов, а отдаленные последствия для здоровья населения даже невозможно оценить.

Конечно, лесные и степные пожары возникали и в прошлые времена как природные явления, но они не имели столь обширного и катастрофического характера и действовали скорее как естественный фактор динамики жизни экосистем. Они выводили переспевшие леса из состояния климакса и открывали возможности формирования новых лесных сообществ и проникновения в них новых видов. Этот фактор в значительной степени был синхронизирован с природными циклами жизни леса.

Лесные пожары воздействуют не только на надземные ярусы леса, но также и на лесную подстилку, корневые системы деревьев, кустарников и трав, а также и на почвенный покров леса и обитающих в почвах животных и микроорганизмов. Почва – уникальная среда обитания и жизнедеятельности самых разнообразных видов живых существ. В ней сосредоточено около 90 процентов всех известных ныне видов животных. Подавляющее большинство их представлено мельчайшими видами беспозвоночных, одноклеточных простейших, разнообразными микроорганизмами. Именно почвенной биотой осуществляются в почвах биохимические процессы, определяющие в значительной мере жизнь лесных биоценозов. Вот почему так важно знать влияние лесных пожаров на почвенную биоту, на все ее разнообразие – от микроорганизмов до мелких, средних и крупных представителей почвенной фауны. Почвенная фауна является превосходным индикатором состояния природных экосистем, а также степени их антропогенной нарушенности и загрязнения. Однако надлежащих комплексных исследований влияния лесных пожаров на почвенную биоту, в том числе на мезофауну, почти не проводилось.

Именно этому исследованию и посвящена работа К.Б. Гонгальского, в которой обобщаются сведения о последствиях воздействия пожаров на обитателей лесных почв. Значительную часть монографии занимают собственные данные автора, полученные, в основном, на местах естественных лесных пожаров в тайге Фенноскандии, а также в пирогенных средиземноморских экосистемах и в Центральной России. Многие из разделов работы основываются на многолетних наблюдениях, что делает полученные автором результаты особенно ценными. Помимо собственных данных, К.Б. Гонгальским проанализирован большой объем литературных источников, посвященных влиянию лесных пожаров на отдельные группы почвенных животных. Рассмотрено также влияние лесных пожаров на биоразнообразие почвенных животных.

Представляемая на суд читателей работа богата новыми фактами, методами и обобщениями, она будет полезна не только почвенным зоологам, специалистам по отдельным группам животных, но и экологам широкого профиля. Работа имеет и определенное теоритическое значение для создания моделей восстановления сообществ почвенных животных после нарушений среды их обитания, в том числе и лесными пожарами.

Академик Г.В. Добровольский

ВВЕДЕНИЕ

Большинство лесов мира подвержено пожарам различной периодичности и интенсивности (Мелехов, 1948; Валендик и др., 1979; Goldammer, Furgyaev, 1996, Whitlock, 2004). Пожары оказывают существенное влияние на здоровье населения и социально-экономическую обстановку (Рязанцев, 2011), но в то же время это мощный экологический фактор. Выбросы углекислого газа от пожаров на планете достигают $4 \cdot 10^9$ т углерода в год, что сопоставимо с антропогенными выбросами ($7.2 \cdot 10^9$) (Bowman et al., 2009). Это вносит серьезный вклад в глобальное изменение климата. Выпадающая после пожаров сажа, оседая в высоких широтах и на горных вершинах, вызывает таяние льдов (Ramanathan, Carmichael, 2008), а депонируемый в почве стабильный пирогенный углерод приводит к деградации гумуса (Wardle et al., 2003). 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).

Пожары приводят к изменению геохимических особенностей биоценозов за счет выноса в виде дыма и последующего вымывания из почвы питательных веществ, изменению гидротермического режима. Воздействие пожара на экосистемы зависит от многих условий: времени года, погоды во время пожара и до него, почвенных характеристик, состава древостоя и интенсивности горения. Пожары повреждают или уничтожают подстилку и верхний органический горизонт почвы (Winter et al., 1980; Phillips et al., 2000). Смена абиотических условий неизбежно приводит к трансформации набора и качеств экологических ниш на гарях, изменяет связность среды и пространственную структуру почвенного покрова, за счет чего снижаются разнообразие и численность почвенных беспозвоночных (Danks, Footit, 1989; Koronen, 1995; Кулешова и др., 1996; McKenzie et al., 2004; Гонгальский, 2006; Мордкович и др., 2007). В таких условиях почвенная фауна не способна выполнять свои экологические функции, и нарушенные пожарами участки могут выступать в качестве ворот для инвазий чужеродных видов.

Пожары как экологический фактор формирования сообществ почвенной фауны остаются в значительной степени неизученными. Большинство обобщений были сделаны только для растений (Санников, 1981; Фуряев, 1996), и они касались в основном травяных экосистем (Lamotte, 1975; Lussenhop, 1976; Leonard, 1977; Bond, Keeley, 2005). Хотя формирование сообществ животных на гарях происходит одновременно с восстановлением растительного покрова, механизмы этого процесса во многих случаях неясны. Он должен происходить за счет групп, иммигрирующих на выжженную территорию и выживших после пожара. Взаимодействия между этими группами, происходящие на внешне безжизненных пространствах, и перераспределение ресурсов между ними также определяют ход формирования сообществ. Еще одной проблемой является временная динамика послепожарных сообществ: быстрая сме-

на доминирующих групп, еще более быстрое изменение количества и качества ресурсов приводят к сукцессиям, темпы развития которых заметно выше, чем некатастрофические смены сообществ в лесных экосистемах. Рассмотрению возможных механизмов формирования послепожарных сообществ почвенных беспозвоночных и посвящена данная работа. В качестве параметров восстановления сообществ использованы: численность, состав и структура доминирования (Криволицкий, 1994; Кузнецова, 2005).

Основной объект, которому уделено внимание в работе, – почвенная мезофауна в понимании М.С. Гилярова (1965), хотя некоторые примеры проиллюстрированы данными о реакциях более мелких или, наоборот, более крупных групп, обитающих в почве. В материалах автора определение животных проводилось в основном до уровня семейств, но в случае, когда необходимо было подчеркнуть различные экологические характеристики представителей семейства, в качестве отдельной группы выделялись взрослые и неполовозрелые особи. Это тот подход, который практикуется в отечественной почвенной зоологии, и работа с таксономическими группами позволяет выявлять основные тенденции, происходящие с почвенной мезофауной. Безусловно, в ряде случаев речь идет о таксонах видового ранга, если они имеют особенности, отличные от других представителей семейства (например, несколько видов пиротфильных жуличиц и все остальные виды этого семейства). Ряд примеров проиллюстрирован на модельной группе почвенной мезофауны – жуличицах, одной из наиболее хорошо изученных групп и потому удобной для проведения такого рода исследований. В разделе, посвященном пиротфильности насекомых, собраны данные не только по почвообитающим, но и по прочим насекомым, привлекаемым горящими. Это довольно немногочисленная группа, которую нецелесообразно делить по предпочитаемому субстрату, и подборка собственного и литературного материала на эту тему в одном месте представляется обоснованной.

Монография разделена на главы, которые объединяют как литературные, так и собственные данные о роли пожаров в экосистемах, их воздействии на различные группы почвенных беспозвоночных; восстановлении сообществ почвенных животных в динамике от моментальных изменений до долгосрочных. Ряд собственных данных вынесен в «Примеры», которые более подробно описывают наблюдаемые закономерности, и могут быть интересны специалистам. Книга построена так, что исключение разделов с «Примерами» из чтения для экономии времени не нарушает логики повествования.

Автор признателен акад. Г.В. Добровольскому за всестороннюю поддержку, проф. А.Д. Покаржевскому, А.С. Зайцеву (ИПЭЭ РАН, Москва) за обсуждение материала и развитие исследований экологии почвенной фауны на горящих, проф. Т. Першону, проф. Я. Бенгтссону, д-ру Л.-У. Викаршу, д-ру А. Мальмстрем (Т. Persson, J. Bengtsson, L.-O. Wikars, A. Malmström, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala) за многолетнее плодотворное сотрудничество в изучении лесных пожаров; П.Р. Бутовской, И.А. Горшковой, Д.И. Коробушкину, Д.М. Кузнецовой, 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 Л.М. Мухаметову и Е.И. Розановой (ИПЭЭ РАН) и О.А. Леонтьевой и

Е.Г. Сусловой (МГУ) за помощь в работе в окрестностях Утришской морской станции ИПЭЭ РАН. Автор благодарен И.И. Любечанскому (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск) и Н.А. Потаповой (ИПЭЭ РАН) за предоставленные копии публикаций, посвященные лесным пожарам. Большую работу по улучшению качества материала, положенного в основу рукописи, провел проф. К.В. Макаров (МПУ, Москва); множество редакторских замечаний внесла Н.В. Гамова (МГУ). Рецензенты чл.-корр. РАН Б.Р. Стриганова (ИПЭЭ РАН) и д.б.н. Н.А. Рябинин (ИВЭП ДВО РАН) внесли ряд ценных замечаний, за что автор выражает им глубокую признательность. Издание рукописи поддержано чл.-корр. РАН В.В. Рожновым и д.б.н. В.А. Тереховой (ИПЭЭ РАН). Автор признателен своей семье за поддержку.

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

ПРЕДМЕТ ИЗУЧЕНИЯ – ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА

Работа выполнена на материале по почвенной мезофауне, однако далеко не все авторы придают одинаковое наполнение этому термину, поэтому важно определить размерные и таксономические категории беспозвоночных, о которых пойдет речь в данной работе. Определение, разработанное М.С. Гиляровым (1941, 1944, 1965, 1975) и вошедшее в отечественные руководства по почвенной биологии (Чернова, Былова, 1988; Звягинцев и др., 2005), констатирует, что мезофауна – это «часть животного населения почв с размерами, которые позволяют видеть этих животных простым глазом или под лупой и собирать их вручную». Соответственно, «... к микрофауне относят животных размером от 0,1 до 2–3 мм» (Гиляров, Кривоуццкий, 1985). В современных работах российских почвенных зоологов (напр., Потапов, Кузнецова, 2011) наметилась тенденция использовать западную размерную шкалу (Fenton, 1947; van der Drift, 1951). Термину «мезофауна» в таком случае соответствует «mesofauna», которое русифицируется в «макрофауна». Однако в данной книге используются традиционное для работ отечественных исследователей наполнение термина «мезофауна». К мезофауне относятся личинки насекомых, губоногие и двупарноногие многоножки, энхитреиды, дождевые черви и широкий круг животных, о которых будет сказано подробнее в фактологических главах (рис. 1). Почва для них является плотной средой, оказывающей значительное механическое сопротивление при движении. Они передвигаются в почве, расширяя естественные скважины, раздвигая почвенные частицы или роя новые ходы. Оба способа передвижения накладывают отпечаток на внешнее строение представителей мезофауны. У многих видов развиты приспособления к экологически более выгодному типу передвижения в почве – рытью с закупориванием за собой хода. Газообмен большинства видов данной группы осуществляется при помощи специализированных органов дыхания, но наряду с этим дополняется газообменом через покровы. У дождевых червей и энхитреид отмечается исключительно кожное дыхание. Роющие животные могут уходить из слоев, где возникают неблагоприятные для них условия. К зиме и в засуху они концентрируются в более глубоких слоях почвы, большей частью в нескольких десятках сантиметров от поверхности (Чернова, Былова, 1988; Добровольский, Трофимов, 2004).

В последние десятилетия стал актуальным вопрос о биогеоценотической роли почвенной фауны, ее участия в процессах разложения подстилки и органического вещества почвы. Точность учета мезофауны в таком случае стала важна для расчета эколого-экономических параметров: сколько углекислого газа выделяется при разложении опада в тех или иных природных условиях, каков вклад различных биомов, регионов и стран в «депонирование» излишнего углерода в естественных экосистемах и т.п. (Bengtsson et al., 1997; Huguenin et al., 2006; Lavelle et al., 2006; Decaëns, 2010). В эти оценки должны вовлекаться количественные данные о каждой размерной группе почвенной фауны и о численности/биомассе каждого из компонентов детритной пищевой сети. Зарубежные

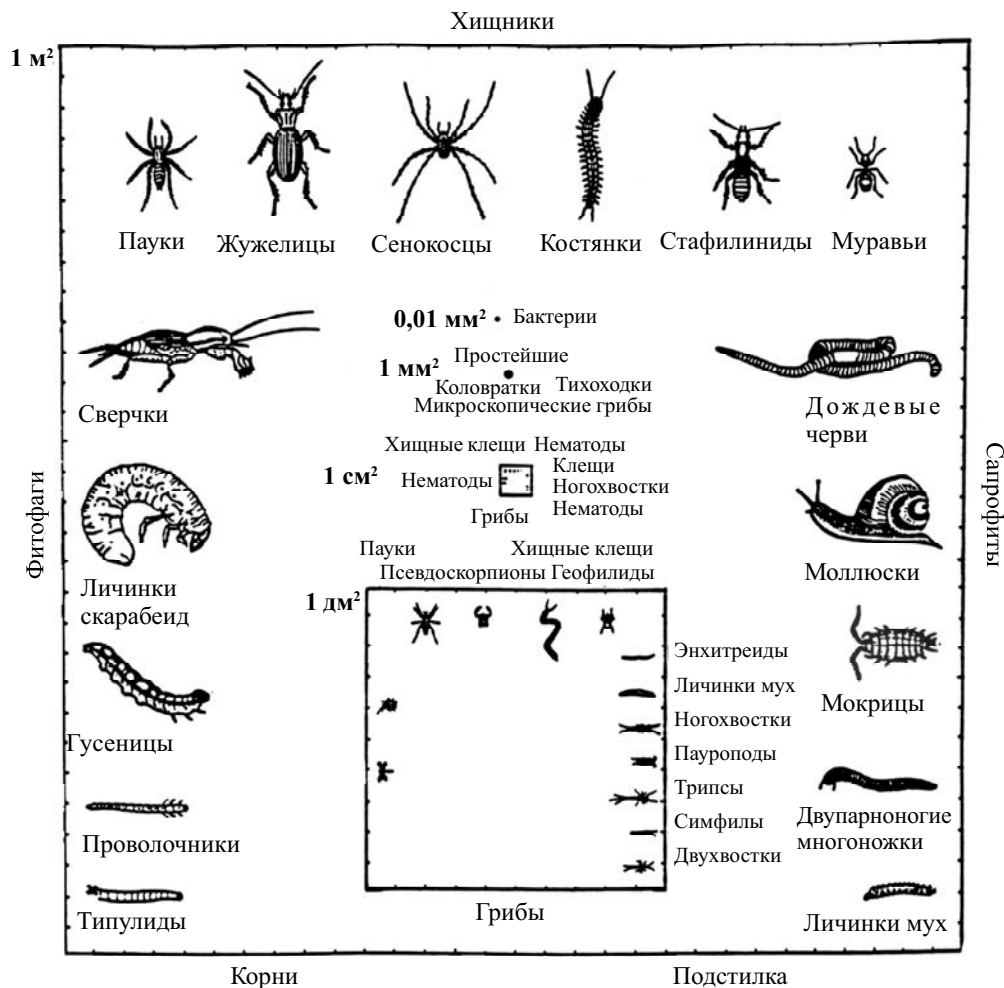


Рис. 1. Схема размерно-трофической системы почвообитающих животных (по: Eijssackers, 1994, с изменениями). К мезофауне относятся представители наибольшего квадрата.

почвенные зоологи учет и мезо- и микрофауны проводят с помощью эклекторов Туллгрена (Alef, Nannipieri, 1995; Römbke et al., 2006) в модификации Н.М. ван Страалена и П.С. Райнинкса (van Straalen, Rijninks, 1982). В такой конструкции по бокам контейнера для пробы проделаны отверстия диаметром 1–1,5 см, позволяющие крупным почвенным беспозвоночным покидать подсыхающую в эклекторе почву (подробнее см. Методы..., 2003) (рис. 2, вклейка).

Сравнение извлечения почвенной фауны вручную и с помощью эклекторов выявляет плюсы и минусы каждого из них. Численность, оцененная с помощью термоэклекторов, выше таковой по результатам ручной разборки в 2–10 раз (рис. 3). Помимо этого, использование термоэклекторов позволяет обнаруживать некоторые мелкие таксоны (трипсы, щитовки, ранние возраста личинок двукрылых и жесткокрылых, ювенильные пауки). С другой стороны, выгонка термоэклекторами занижает результаты учета дождевых червей, моллюсков и некоторых других крупных групп. Большинство

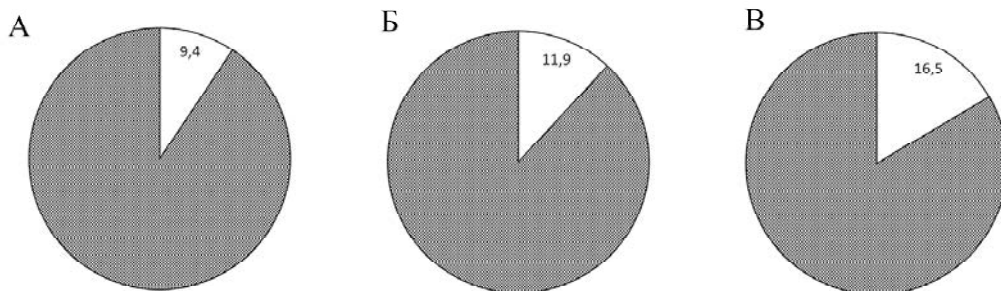


Рис. 3. Соотношение численности почвенной мезофауны, полученной методами ручной разборки (белая заливка) и экстракции (серая заливка). Величина, полученная методом экстракции, принята за 100% для каждого из трех типов почв: дерново-подзолистых (А), оторфованных подзолистых (Б) и бурых лесных (В). В подсчет не включены дождевые черви.

результатов, представленных в данной работе, получены с использованием эклекторов ван Страалена – Райнинкса.

Таксономическое наполнение этой размерной категории также не всегда однозначное: например, длина тела у многих коллембол (например, *Entomobryidae*) зачастую превышает 2 мм, но их не рассматривают как представителей мезофауны. С другой стороны, многие личинки младших возрастов двукрылых, жесткокрылых, а также взрослые трипсы, тли, жуки могут быть чрезвычайно мелкими (см., например, Полилов, 2008), что фактически переводит их в группу микрофауны. Таким образом, напрашивается вывод, что почвенные зоологи руководствуются не размерными, а таксономическими принципами отнесения той или иной группы к мезо- или к микрофауне. Использование эклекторов дает возможность учитывать мелких представителей мезофауны.

Отбор почвенных проб обычно проводят по слоям, при этом отделяют население подстилки, глубоких слоев почв от обитателей растительности. Однако послепожарные экосистемы, как будет показано ниже, фактически превращаются из трехмерных в двумерные, когда вся лесная растительность уничтожена, а послепожарная растительность на первых стадиях восстановления бывает представлена только моховым покровом (рис. 4, вклейка). В тонкой пленке жизни, оставшейся на гари, довольно сложно разделить настоящих почвенных животных и обитателей мохового покрова. Возможно, в этом и нет необходимости: любая почвенная экосистема является открытой (Стриганова, 1996), и даже в ненарушенном местообитании не всегда можно разделить топическую приуроченность беспозвоночных. Исходя из того, что в почвенные пищевые сети беспозвоночные вовлекаются независимо от того, питаются ли они мхом, или детритом, здесь будут рассмотрены в качестве почвообитающих все организмы, попадающие в пробу при взятии ее почвенным буром (рис. 4, вклейка).

ГЛАВА 1. РОЛЬ ПОЖАРОВ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

1.1. ЧАСТОТА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ

Пожары как естественный фактор изменения наземных сообществ встречаются с различной частотой в зависимости от биома. Хвойно-широколиственные леса выгорают с частотой от 50 до 200 лет, для таежных и горных лесов период между пожарами увеличивается до нескольких сотен лет (Громцев, 1988; Niklasson, Granström, 2000). Как правило, пожары малой интенсивности на небольшой площади довольно часты, в то время как сильные пожары на большой площади явление редкое, последние составляют менее 10% (Борисенков, Пасецкий, 1988).

Человеческая деятельность приводит к росту числа и площади пожаров (Lehtonen, Kolström, 2000; Wallenius et al., 2004), особенно сильно это проявляется в тропических регионах. Постоянно нарушая фрагментированные окраины лесов, пожары приводят к уменьшению общей площади лесов, снижая качество экологических функций экосистем и экономический потенциал лесных ресурсов. По подсчетам (Cochrane, 2003), суммарные выбросы углерода от пожаров могут достигать 41% выбросов от сжигаемого углеводородного топлива (для 1997–1998 г.). Было отмечено, что во время Эль-Ниньо пантропические пожары бывают значительно более интенсивными. Двайр с соавт. (Dwyer et al., 1999) представили анализ пожаров на Земном шаре с апреля 1992 по март 1993 г.: тропические леса за этот период горели чаще бореальных. Анализ восстановления лесов Аляски в течение 16 лет после пожаров на основе снимков LandSat представлен в работе (Epting, Verbyla, 2005). Авторы использовали индекс соотношения лиственных и хвойных пород для предсказания скорости восстановления гарей. С. Конард и Г.А. Иванова (Conard, Ivanova, 1997) считают, что большинство оценок ежегодно сгорающих в России лесов занижено. Судя по частоте пожаров и общей площади бореальных лесов, в России сгорает не менее 12 млн га ежегодно.

В исследованиях по восстановлению частоты пожаров на определенной территории используются дендрохронологические методы, дающие очень точные результаты (Санников и др., 1990; Wallenius et al., 2004). Примером определения истории пожаров может служить работа в заповеднике Эльдерфален, недалеко от Осло (Норвегия) (Groven, Niklasson, 2005). На западе заповедника между 1511 и 1759 гг. произошло 55 пожаров на площади в 200 га, со средней частотой 10,5 лет (рис. 5). Между 1759 и 1822 гг. произошло только три пожара. Авторы предполагают, что высокая частота пожаров в первый из рассмотренных периодов была связана с началом сельскохозяйственной активности населения, хотя подсечно-огневое земледелие не могло прийти даже в Норвегию так поздно. Практически полное прекращение пожаров в начале 19 в. авторы связывают с возросшей стоимостью древесины, что побуждало крестьян сохранять лес от пожаров. Не известно, так ли это, но в современной Скандинавии

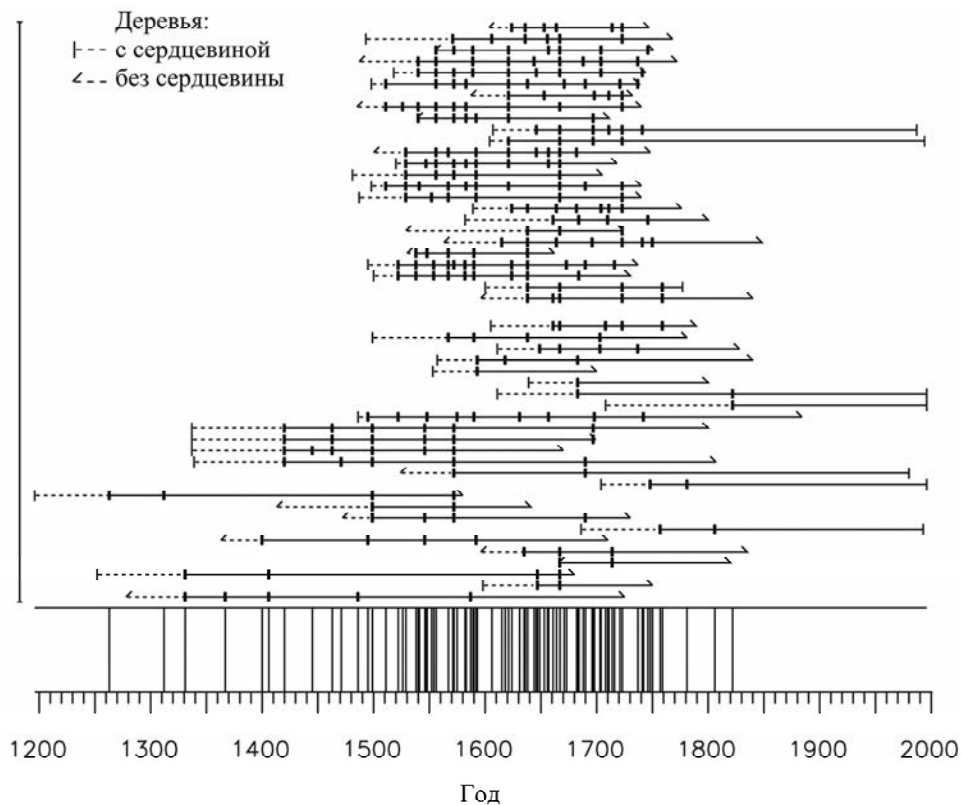


Рис. 5. Частота пожаров в окрестностях Осло (Норвегия) по данным дендрохронологического метода (по: Groven, Niklasson, 2005). Горизонтальные линии – жизнь отдельных деревьев, вертикальные штрихи – пожары.

динавии охраной лесов от пожаров так увлеклись, что поставили на грань исчезновения многие нуждающиеся в горелых биотопах виды растений и животных (см. главу 2.1.2).

Высокая частота пожаров практически во всех типах лесных экосистем свидетельствует о тотально пирогенном характере практически всех наблюдаемых на нынешний момент лесов. Даже наблюдаемые в настоящее время переспелые леса со значительной вероятностью претерпели стадию восстановления после пожара, поэтому фактически любую ненарушенную экосистему можно рассматривать как конечную стадию пирогенной сукцессии, что подтверждается и на анализе почв. М.В. Бобровским (2010) показано, что все лесные почвы содержат включения угля, свидетельствующего о бывших пожарах.

1.2. ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ И ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА

С изменением климата связывают возможное изменение режима лесных пожаров и его воздействие на видовое разнообразие экосистем и миграции видов (Flannigan et al., 2000). Взаимодействие естественных нарушений лесных экосистем – пожаров, ветровалов, вспышек численности насекомых – традиционно было в пределах есте-

ственной вариабельности, не приводя к дополнительным нарушениям структуры экосистем даже при их сочетании (Dale et al., 2001). Однако, например, пожар в Йеллоустонском парке в 1988 г. уничтожил 250 тыс. га из-за длительной жаркой погоды до пожара и сильного ветра во время пожара (Renkin, Despain, 1992). К середине нынешнего века предсказывают усиление континентальности климата, что может привести к более частым и/или разрушительным лесным пожарам. Таким образом, в будущем повышение температуры воздуха и увеличение связанных с ним числа катастрофических природных явлений (наводнений, засух), может привести к усилению интенсивности лесных пожаров и более тяжелым их последствиям для лесных экосистем.

С.А. Коллинз и М.Д. Смит (Collins, Smith, 2006) рассмотрели в разном масштабе (10, 50 и 200 м²) влияние выпаса и пожаров разной интенсивности (раз в 1, 4, 20 лет) и показали, что эффекты этих нарушений не зависели от масштаба. Пространственная и временная гетерогенность были минимальными на ежегодно выжигаемых участках и максимальны на выжигаемых раз в 20 лет. Выпас снижал пространственную гетерогенность и повышал временную гетерогенность на всех масштабах.

Почвы даже на сильно выгоревших участках могут быть важным источником поступления CO₂ в атмосферу при повышении температуры воздуха при глобальном потеплении, что было продемонстрировано в эксперименте с повышением температуры почвы на 0,4–0,9 °С на Аляске (Bergner et al., 2004). В Сибири при пожарах эмиссия углерода составляет 20–35 т/га, в зависимости от особенностей пожара (Брюханов, Верховец, 2005).

Согласно многочисленным работам, частота лесных пожаров возрастает и прогноз на будущее негативный. Изменения климата влекут за собой, среди прочих катастрофических событий, и возрастание крупных лесных пожаров.

1.3. ПИРОГЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Несмотря на катастрофический характер, для ряда экосистем пожары являются естественным циклическим фактором. В степных экосистемах они регулируют количество растительного опада, который не успевают перерабатывать фито- и сапрофаги (Гусев, 1988; Bond, Keeley, 2005). Средиземноморские экосистемы подвержены периодическим пожарам разной природы, и многие виды обитающих здесь животных и растений адаптированы к такому режиму. В частности, приморская сосна (*Pinus maritima*) обладает толстой корой и коротким жизненным циклом (Fernandes, Rigolot, 2007). Пирогенным характером экосистем объясняется, вероятно, и происхождение коры пробкового дуба (Keeley, 1986): частые и слабые пожары не повреждают древесной за счет устойчивой к огню и хорошо теплоизолирующей пробки. Разные виды растений и животных могут быть зависимы от пожаров на разных стадиях своего жизненного цикла. Некоторые древесные растения прорастают из семян только после термического шока, некоторые зацветают только на горяч. В частности, зависимость от стадии пирогенной сукцессии была отмечена у лиственницы Гмелина (Цветков, 2004). Для сосны обыкновенной отмечено существование циклов, определяемых пожарами (Санников, 1983).

Во Флориде (США) антропогенная нагрузка приводит к фрагментации пирогенных экосистем, и снижается естественная частота пожаров: при покрытии 10% терри-

тории антропогенным ландшафтом частота пожаров падает на 50% (Duncan, Schmalzer, 2004). Казалось бы, это позитивное изменение в сторону уменьшения количества пожаров в экосистемах, страдающих от огня, однако эти экосистемы теряют исходно высокий уровень биоразнообразия за счет видов, адаптированных к пирогенной стадии. Большинство пожаров, возникающих в России, – антропогенного происхождения, поэтому в бореальных лесах нашей страны фрагментация приводит к обратным последствиям: чем выше антропогенная фрагментация экосистем, тем выше вероятность возникновения лесного пожара (Mollicone et al., 2006).

С. Арчибалд с соавт. (Archibald et al., 2013) предложили классификацию экосистем по их пирогенности, предложив термин «пиром» для разных типов пирогенных экосистем. Авторы создали карту пиромов в мировом масштабе. Согласно их данным, пять типов выделенных пирогенных экосистем составляют около 24% поверхности суши.

1.4. РОЛЬ ПОЖАРОВ В РАСПРОСТРАНЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ

Важной экологической проблемой современной экологии и биогеографии является распространение видов, не характерных для тех или иных экосистем, на новых для них территориях (Дгебуадзе, 2000; Sax et al., 2007). Геоботаники уже довольно давно обозначили эту проблему, в том числе и в связи с естественными пожарами. В ряде случаев вновь образовавшиеся местообитания после пожаров начинают заселять не аборигенные виды, а виды-вселенцы, распространяясь впоследствии из этих анклавов в окружающие естественные экосистемы (D'Antonio, Vitousek, 1992). В частности, в средиземноморские редколесья по гарям проникает дерновинный злак *Ampelodesmos mauritanica*, который благодаря нехарактерной для средиземноморья жизненной форме меняет структуру экосистем (Grigulis et al., 2005). Повреждение живых деревьев пожарами дает почву для инвазии в сообщества грибов патогенных видов, что было продемонстрировано на ксилофильных видах грибов на Южном Урале (Сафонов, 2006). Несмотря на то, что почвенные биологи уже столкнулись с проблемой инвазий видов-беспозвоночных (Bohlen et al., 2004; Tiunov et al., 2005; Гонгальский и др., 2013), вопросу проникновения их через свежие гари, насколько нам известно, еще никто не уделял внимания. Вероятно, данное направление – одно из перспективных в исследованиях экологии почвенных животных.

Для вечнозеленых широколиственных (лавролистных) деревьев, распространившихся по склонам Альп в Швейцарии и Германии из садов и парков, пожары, наоборот, являются единственным сдерживающим фактором дальнейшей инвазии в отсутствие климатических экстремумов (Grund et al., 2005). Аналогично, использование выжиганий в степи способствует сохранению травяной растительности, не давая зарастать степи кустарниками и фруктовыми деревьями. В США таким образом пытаются бороться с инвазивным видом дождевых червей *Amyntas agrestis*: выжигания зараженных лесов в конце осени или зимой способствуют уничтожению зимующих коконов (Ikeda et al., 2012). Сохранение исходного состояния экосистемы с помощью выжиганий, в данном случае, препятствует инвазиям чужеродных видов. Таким образом, гари могут играть двойную роль в распространении инвазивных видов: с одной стороны они могут быть своеобразными воротами в экосистемы для видов-вселенцев, а с другой – использоваться для уничтожения локально распространенных чужеродных видов.

1.5. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЭКОСИСТЕМ ПОЖАРАМИ

В зависимости от характера возгорания и состава лесной растительности пожары подразделяются на низовые, верховые и подземные. По интенсивности горения лесные пожары подразделяются на слабые, средние и сильные. В свою очередь, низовые и верховые пожары по характеру горения делятся на беглые и устойчивые (Валендик и др., 1979).

Низовые пожары характеризуются горением лесной подстилки, лишайников, мхов, травы, опавших на землю веток и подлеска без захвата крон деревьев. Скорость движения фронта низового пожара составляет от 0,3–1 м/мин. (при слабом пожаре) до 16 м/мин. (1 км/ч) (при сильном пожаре), высота пламени – 1–2 м, максимальная температура на кромке пожара достигает 700–900 °С (Валендик и др., 1979). Низовые пожары делятся на беглые и устойчивые. При беглом низовом пожаре сгорает верхняя часть напочвенного покрова, подрост и подлесок. Такой пожар распространяется с большой скоростью, обходя места с повышенной влажностью, поэтому часть площади остается незатронутой огнем. Беглые пожары в основном происходят весной, когда просыхает лишь самый верхний слой легко горючих материалов. Устойчивые низовые пожары распространяются медленно, при этом полностью выгорает живой и мертвый напочвенный покров, сильно обгорают корни и кора деревьев, полностью сгорают подрост и подлесок. Устойчивые пожары возникают преимущественно с середины лета.

Верховые пожары развиваются, как правило, из низовых и характеризуются горением крон деревьев. Верховой лесной пожар охватывает листья, хвою, ветви и всю крону, может охватить (в случае повального пожара) травяно-моховой покров почвы и подрост. Верховые пожары, как и низовые, могут быть беглыми (ураганными) и устойчивыми (повальными). При беглом верховом пожаре пламя распространяется главным образом с кроны на крону с большой скоростью, достигающей 5–30 км/ч, оставляя иногда целые участки нетронутого огнем леса. При устойчивом верховом пожаре огнем охвачены не только кроны, но и стволы деревьев. Пламя распространяется со средней скоростью 5–8 км/ч, охватывая весь лес от почвенного покрова и до вершин деревьев. Температура горения при таком пожаре достигает от 900 до 1200 °С. Развиваются они обычно при засушливой ветреной погоде из низового пожара в насаждениях с низкоопущенными кронами, в разновозрастных насаждениях, а также при обильном хвойном подросте. Верховой пожар – это обычно завершающаяся стадия пожара. Такие пожары возникают при сильном ветре и опасны высокой скоростью распространения (от 10 до 30 км/ч). При повальном верховом пожаре огонь движется сплошной стеной от надпочвенного покрова до крон деревьев, благодаря чему лес выгорает полностью. При верховых пожарах образуется большая масса искр из горящих ветвей и хвои, летящих перед фронтом огня и создающих низовые пожары за несколько десятков, а в случае ураганного пожара иногда за несколько сотен метров от основного очага.

Подземные (почвенные) пожары в лесу чаще всего связаны с возгоранием торфа, которое становится возможным в результате осушения болот. Распространяются такие пожары со скоростью до 1 км в сутки, и могут быть малозаметны и прогорать на глубину до нескольких метров, вследствие чего представляют дополнительную опасность и крайне плохо поддаются тушению: торф может гореть без доступа воздуха и даже под водой. Для тушения таких пожаров необходима предварительная разведка.

Таблица 1. Скорость распространения, сила огня верховых, низовых и подземных пожаров разной силы (по: Валендик, 1979)

Параметр	Сила пожара	Низовые	Верховые	Подземные
Скорость распространения огня, м/мин.	Слабые	< 1	< 3	
	Средние	1-3	< 100	0,1-0,5
	Сильные	>3	>100	
Сила огня*, м	Слабые	0,5	-	< 0,25
	Средние	<1,5	-	0,25-0,50
	Сильные	>1,5	-	> 0,50

*Примечание: для низовых пожаров указана высота пламени, измеренная по нагару на стволах, для подземных – прогорание в глубину почвы.

Подземные пожары возникают как продолжение низовых или верховых лесных пожаров и распространяются по находящемуся в земле торфяному слою на глубину до 50 см и более. Горение идет медленно, почти без доступа воздуха, со скоростью 0,1–0,5 м/мин. с выделением большого количества дыма и образованием выгоревших пустот (прогаров). Поэтому подходить к очагу подземного пожара надо с большой осторожностью, постоянно прощупывая грунт шестом или щупом. Горение может продолжаться длительное время даже зимой под слоем снега.

Обобщая выше сказанное про типологию лесных пожаров, можно по скорости распространения, силе огня пожары разделить на слабые, средние и сильные (табл. 1).

По площади пожары подразделяются на несколько категорий:

- загорание — огнём охвачено 0,1–32 га;
- малый — 2–20 га;
- средний — 20–200 га;
- крупный — 200–2000 га;
- катастрофический — более 2000 га.

Средняя продолжительность лесных крупных пожаров в бореальной зоне составляет 10–15 суток при средней выгорающей площади 450–500 га (Валендик и др., 1979).

1.6. ИЗМЕНЕНИЕ СВОЙСТВ ПОЧВ ПОСЛЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ

Под действием пожара изменяются физические свойства почв. Высвобождение огромного количества энергии при горении иногда поднимает температуру почвы вплоть до 700–900 °С на поверхности, в то время как на глубине 15 см она достигает только 200 °С. Обычно при лесных пожарах малой интенсивности температура почвы на глубине 5 см не превышает 60 °С. Процессы потерь питательных веществ из почв во время и после пожаров можно разделить на пять групп (Fisher, Binkley, 2000):

- 1) окисление веществ почвы до газообразных форм;
- 2) испарение (возгонка) веществ почвы;
- 3) распыление частиц пепла с потоками горячего воздуха и ветром;
- 4) вымывание ионов из почвенных растворов после пожара;
- 5) эрозия почв.

Изменившиеся после пожара условия, в частности, обугливание поверхности почвы, и как следствие ее более сильное нагревание днем, приводят к увеличению амплитуды температур почвы: например, на гари в Канаде было отмечено повышение тем-

пературы на 6 °C на глубине 5 см (Neal et al., 1965). Пожары меняют краткосрочную доступность большинства питательных веществ (Guinto et al., 2001; Moretti et al., 2002). Благодаря пожарам pH почвенного раствора повышается, увеличивая подвижность некоторых соединений: большинства катионов, фосфора и азота. В связи с увеличением доступности некоторых питательных веществ, температуры и влажности почвы процессы микробного разложения на горячих ускоряются (Cleve et al., 1983), однако интенсивность процессов нитрификации снижается и восстанавливается через довольно долгое время (Chogomanska, DeLuca, 2002). При этом последствия пожаров на продуктивность почв в долгосрочной перспективе не всегда однозначны (Fisher, Binkley, 2000). Обобщение представлений о воздействии лесных пожаров на почвы приведены в таблице 2.

Горение неоднородно в пространстве. Неоднородность естественных экосистем показана многими сотнями работ, причем неоднородность носит различный масштаб как в пределах биоценоза, так и между природными зонами (Карпачевский, 1981; Стриганова, 2005, 2009; Покаржевский и др., 2007). Примеров неоднородности самих пожаров в литературе также довольно много. В Испании (Gimeno-Garcia et al., 2004) оценивали пространственную вариабельность температуры пламени при горении средиземноморского редколесья, учитывая при этом растительную биомассу (рис. 6). Диапазон температур в почве при горении составил от 150 до 600 °C в пределах участка 4×20 м. Аналогичные данные по гетерогенности горения показаны и в отечественной литературе (Тарасов и др., 2008).

Обзор Х. Гонсалес-Перес с соавт. (Gonzalez-Perez et al., 2004) свидетельствует о том, что органическое вещество почвы, которое не сгорело до минеральной компоненты, переходит в т.н. «пироморфный гумус» и уголь, которые чрезвычайно устойчивы как к окислению, так и к вовлечению в биологические процессы. Уголь, по их данным, имеет практически неограниченное время жизни в почве; достоверно датированные образцы оцениваются максимум в 360 млн лет. Присутствие различных количеств относительно инертного угля в почве влияет и на почвообитающие организмы. Уголь активизирует развитие и активность микоризы (Harvey et al., 1980), выступает как сильный сорбент фенольных соединений, которые подавляют всхожесть семян и рост проростков (Zackrisson et al., 1996; Wardle et al., 1998), а также, по некоторым наблюдениям, его присутствие усиливает почвенное дыхание на участках произрастания растений, богатых фенольными смолами (в частности, вересковых) (Wardle et al., 1998). Другие авторы отмечают снижение активности и численности микробных популяций в почвах тропических листопадных лесов, а также в негорелых почвах, удобренных золой (Garcia-Oliva et al., 1999). В долгосрочной перспективе присутствие угля в почве приводит к деградации гумуса (Wardle et al., 2008).

Дж. Харден с соавт. (Harden et al., 2006) исследовали изменение свойств почв на многолетней мерзлоте и вне ее при пожаре на Аляске. Несмотря на рабочую гипотезу, предсказывавшую различия на двух участках, глубина сгорания на этих участках была одинаковой. Тем не менее, авторы предполагают, что многолетняя мерзлота влияет на восстановление экосистем после пожаров, т.к. на участках на мерзлоте органический горизонт мощнее.

К. Брай (Brue, 2006) исследовал физико-химические свойства почв после 12 лет ежегодных выжиганий прерий в Арканзасе (США). Плотность, электропроводность почвы и содержание экстрагируемых P, Na, Fe и Mn статистически значимо снизи-

Таблица 2. Влияние пожаров на свойства лесных почв
(по: Certini, 2005; Перевозникова, Иванова, 2007 и др.)

Физические, физико-химические и минералогические свойства	
Водоотталкивающая способность	увеличивается из-за образования на глубине в несколько см водоотталкивающего слоя, что снижает водопроницаемость почвы и приводит к усиленному стоку и эрозии
Стабильность структуры	уменьшается комплексность как результат сгорания органических веществ
Плотность	увеличивается из-за разрушения агрегаций и заполнения пор частицами золы и распространившихся глинистых частиц: в результате падают порозность и водопроницаемость
Гранулометрический состав	напрямую не влияет, но усиливающаяся послепожарная эрозия может приводить к вымыванию тонких фракций
pH	в некальцинированных почвах возрастает, хотя и ненадолго: из-за выделяющихся щелочных катионов (Ca, Mg, K, Na), связанных до пожара с органикой
Минералогический состав	меняется, но только при температурах выше 500°C
Цвет	темнеет из-за образования угля или краснеет из-за образования оксидов железа
Температурный режим	меняется временно из-за отсутствия растительности и потемнения поверхности почвы (альbedo уменьшается). Контрастность среднесуточных и сезонных температур увеличивается, прогреваемость почвы в целом выше
Химические свойства	
Количество органического вещества	уменьшается после пожара, но в долгосрочной перспективе превышает исходные показатели
Качество органического вещества	меняется значительно, с относительным увеличением фракции, неподвергаемой биохимическим реакциям. Это происходит как из-за селективности сгорания (листьев, веток и т.п.) и новообразования ароматических и высоко полимеризованных (гумусо-подобных) соединений. Обугленный материал, образующийся при неполном сгорании, обладает высокой устойчивостью в течение веков и даже тысячелетий
Доступность питательных веществ	возрастает резко, но краткосрочно. <i>Органический азот</i> (недоступный, обычно равный по содержанию общему азоту почвы) частично волатилизуется, частично минерализуется в аммоний, – форму, доступную для биоты. Аммоний адсорбируется на отрицательно заряженных минеральных и органических соединениях и со временем биохимическим путем превращается в нитрат, который, не будучи вовлечен в биологические молекулы, легко вымывается из почвы. Доступность азота падает до предпожарных значений в течение нескольких лет. <i>Органический фосфор</i> минерализуется до ортофосфата, который нелетуч. Потери с вымыванием также минимальны, но если он не поглощен биотой, то постепенно трансформируется в менее биологически доступные минеральные формы. <i>Кальций, магний и натрий</i> становятся ненадолго значительно более доступными

Таблица 2 (окончание)

Химические свойства	
Обменная способность	уменьшается пропорционально потерям органического вещества
Способность связывать основания	возрастает как следствие выделения оснований из сгорающей органики

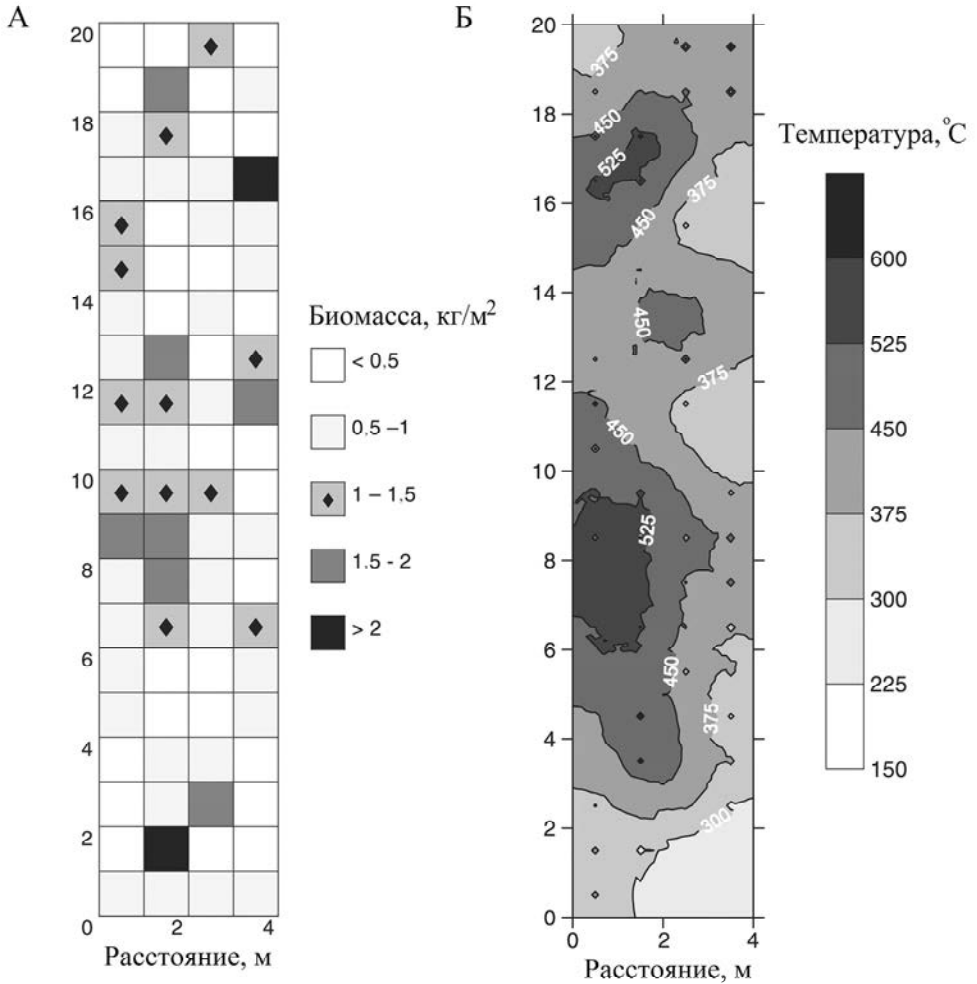


Рис. 6. Распределение (А) биомассы лесной подстилки ($\text{г}/\text{м}^2$) до пожара и (Б) температуры почвы во время пожара ($^{\circ}\text{C}$) в Испании (Gimeno-García et al., 2004).

лось, в то время как содержание органического вещества, азота, углерода и отношение C/N увеличилось. Автор по ряду других параметров полагает, что несмотря на естественный характер выжиганий прерий, проводить такие мероприятия лучше не ежегодно, а реже, что позволит увеличить продуктивность почв.

Содержание углерода и активность фосфатазы, α -глюкозидазы, фенолоксидазы, хитиназы и L-глутаминазы в дубовом лесу в Огайо (США) в целом не различались

между горелым и негорелым участками в течение вегетационного сезона (Voerner et al., 2005). Однако при более детальном рассмотрении оказалось, что к осени на горелых почвах падает содержание углерода и снижается L-глутаминовая активность.

Почвенные микроорганизмы. Одним из основных компонентов почвенных экосистем является почвенная микрофлора, которая выступает как ресурс питания почвенных животных (Криволицкий, Покаржевский, 1990; Звягинцев и др., 2005; Lavelle, Spain, 2001). Наиболее активно изучалось влияние пожаров на почвенные грибы. Анализ микроорганизмов почв в сосняках Лапландского заповедника, подвергшихся пожару 80, 200 и 300 лет назад (Никонов и др., 2006), показал, что минимальная биомасса наблюдалась в наиболее молодом лесу. В процессе пирогенной сукцессии почвенные микробсообщества сосновых лесов обогащаются актиномицетами, базидиомицетами и бактериями, тогда как численность и биомасса беспряжковых практически не меняется. Сходные тенденции обнаружены в сообществе ксилофильных грибов, а также показано, что роль грибов, заселяющих непосредственно обугленную древесину, остается в сообществе незначительной (Сафонов, 2006).

По результатам долгосрочного эксперимента (Bastias et al., 2006), проводившегося в склерофильном лесу в Квинслэнде (Австралия) на участках, выжигавшихся каждые два или четыре года с 1972 г., и контрольных участках, в верхнем 10-см горизонте почвы грибные сообщества статистически значимо различались между всеми тремя режимами. В отличие от верхнего, горизонт 10–20 см практически не отличался по составу сообществ почвенных грибов. В одном из недавних обзоров (Cairney, Bastias, 2007) рассматривается несколько десятков работ, посвященных воздействию пожаров на почвенные грибы (табл. 3). Меняются состав грибных сообществ и заселенность корней микоризными грибами после пожаров, но в основном эти изменения наблюдаются в верхних горизонтах почвы. В случае повторных пожаров изменения более интенсивны, чем при более сильных однократных пожарах.

В исследованиях О.Е. Марфениной (2005) из верхних горизонтов почв свежих таежных пожарниц в Юганском заповеднике в Западной Сибири выделялись в основном темноокрашенные грибы. Помимо собственных данных, автор провела обзор литературы по восстановлению грибов на горячих, в основном, в Северной Америке. Из обзора видно, что, несмотря на сложность и условность сопоставления влияния различных антропогенных факторов на почвенную микробиоту, тем не менее, прослеживаются некоторые общие закономерности изменения состава и структуры почвенных микроскопических грибов после пожаров.

Низовые пожары резко изменяют соотношение основных групп микроорганизмов микробных комплексов, особенно в верхнем слое почвы. В первый год после выжигания в микробном комплексе практически исчезает вегетативный мицелий грибов. Среди бактерий начинают преобладать виды, использующие минеральный азот. Возрастает олиготрофность почв. В последующие после пожара годы происходит возрастание численности микроорганизмов всех групп, за исключением микромицетов (причем в поверхностном слое почвы эти процессы идут быстрее). Это происходит из-за увеличения зольности почвы и уменьшения ее кислотности, что благоприятствует бактериям в конкуренции с грибами (Безкорвайная и др., 2005, Мордкович и др., 1997). Это подавляет численность почвенных микроартропод, которые в большинстве своем являются мицетофагами.

Изменения физических и химических свойств почв и в структуре населяющих их сообществ микроорганизмов настолько велики, что коренным образом отличают горе-

Таблица 3. Влияние пожаров на почвенные грибы (по: Cairney, Bastias, 2007, с изменениями и дополнениями)

Время после пожара	Грибы*	Тип пожара	Растительная ассоциация	Эффект			Источник
				2	3	4	
14 дней	Почвенные	Выжигание	Сухой склерофильный лес	Изменение структуры сообщества			Chen, Cairney, 2002
2 месяца	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Pinus banksiana</i>	Нет влияния на заселение корней			Nett et al., 1994
2-7 месяцев	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Tsuga heterophylla</i>	Уменьшение заселения корней			Schoenberger, Petru, 1982
2-12 месяцев	Микромитцы	Пожар	Лес из <i>Eucalyptus</i> spp.	Изменение структуры сообщества			Betucci, Alonso, 1995
2-25 месяцев	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Eucalyptus regnans</i>	Изменение структуры сообщества			Laanonen et al., 1999
3 месяца	АМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus ponderosa</i>	Усиление заселения корней			Korb et al., 2003
3 месяца	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus ponderosa</i>	Нет влияния на заселение корней			Korb et al., 2003
4 месяца	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus sylvestris</i>	Уменьшение заселения корней			Dahlberg et al., 2001
4-12 месяцев	АМ	Пожар	Лес из <i>Pinus pinaster</i> , <i>Ulex europaeus</i>	Уменьшение плотности и вариабельности пропагул			Vilarino, Afines, 1991
4-16 месяцев	ЭМ	Пожар	Лес из <i>Pinus rigida</i> , <i>Quercus</i> spp.	Уменьшение заселения корней			Buchholz, Gallagher, 1982
9 месяцев	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Pinus ponderosa</i>	Уменьшение видового разнообразия			Smith et al., 2005
11 месяцев	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus ponderosa</i>	Уменьшение заселения корней			Stendell et al., 1999

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
12 месяцев	ЭМ	Пожар	Лес из <i>Pinus turicata</i>	Изменение структуры сообщества. Пропаганды некоторых видов пережили пожар	Vaag et al., 1999
18 месяцев	ЭМ	Пожар	Лес из <i>Pinus turicata</i>	Изменение структуры сообщества	Grogan et al., 2000
20 месяцев	ЭМ	Пожар	Хвойно-широколиственный лес	Уменьшение заселения корней	Amaranthus, Trappe, 1993
1-2 года	ЭМ	Пожар	Лес из <i>Pinus halepensis</i>	Увеличение встречаемости ЭМ	Torges, Nonrubia, 1997
1-22 года	ЭМ	Выжигание	Сухой склерофильный лес	Уменьшение заселения корней	Parke et al., 1984
1-62 года	ЭМ	Пожар	Лес из <i>Pinus sylvestris</i>	Изменение относительной численности. Нет влияния на видовое разнообразие	Jonsson et al., 1999
2 года	АМ	Пожар	Тропический лес	Изменение структуры сообщества	Allen et al., 2003
2 года	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Picea spp. Abies lasiocarpa</i>	Изменение структуры сообщества (Нет влияния на видовое разнообразие)	Mah et al., 2001
2 года	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Abies lasiocarpa</i>	Уменьшение заселения корней	Harvey et al., 1980
2-137 лет	Микром инцеты	Пожар	Лес из <i>Picea mariana</i>	Изменение структуры сообщества	Lucarotti et al., 1978
3-80 лет	АМ	Пожар	Смешанный бореальный лес	Нет влияния на относительную численность	Treseder et al., 2004
3-80 лет	ЭМ	Пожар	Смешанный бореальный лес	Уменьшение заселения корней. Восстановление наблюдалось через 15 лет	Treseder et al., 2004

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5	6
5 лет	АМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus edulis</i> , <i>Juniperus osteosperma</i>	Нет влияния на пропагулы	Haskins, Gehring, 2004
6-122 года	ЭМ	Пожар	Лес из <i>Pinus banksiana</i>	Уменьшение видового разнообразия. Восстановление наблюдалось через 41 год	Visser, 1995
20-40 лет	ЭМ	Пожар	Вырубка леса из <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Tsuga heterophylla</i>	Изменение структуры сообщества	Schoenberger, Petry, 1982
45-85 лет	Микром ицеты	Пожар	Хвойно-широколиственный лес	Изменение структуры сообщества. Прогрессивное восстановление с течением времени	Wicklow, Whittingham, 1978

* ЭМ – эктомикориза, АМ – арбускулярная микориза.

лые почвы от соответствующих негорелых. Возвращаясь к вопросу о том, что все леса когда-либо горели, уместно привести упоминание о предложении итальянского почвоведом Дж. Чертини (Certini, 2014) считать пожары естественным фактором почвообразования наряду с традиционными докучаевскими.

1.7. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОСЛЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ

Послепожарное восстановление лесных сообществ, выражающееся во взаимообусловленном изменении растительности и среды ее обитания, проходит через последовательно сменяющиеся стадии – производные ассоциации (Ковалева, Иванова, 2013; Ryoma, Laaka-Lindberg, 2005; Resco et al., 2011). Каждому типу лесорастительных условий соответствует определенный ряд таких ассоциаций (Ильина, 1981). В бореальной зоне на начальном этапе восстановления растительности после пожара в сосняке на песчаной гриве оказалось возможным различить следующие стадии: 1) черной гари; 2) вейниково-кипрейную; 3) вейниковую; 4) вейниково-разнотравную.

По наблюдениям Л.В. Ильиной (1981) в Окском заповеднике, на гари 1972 г. стадия черной гари (1-й год) характеризуется практически полным отсутствием живого напочвенного покрова и сохранением на корню основной части древостоя. После верхового и низового пожаров в сосняке зеленомошном сохранилось лишь 15% травяно-мохового покрова. Ярус можжевельника и подрост сосны сгорели полностью. В первый послепожарный год все деревья на участке низового пожара вегетировали, поврежденный верховым пожаром сосновый молодняк превратился в сухостой. Отдельные куртины травостоя, появившиеся на гари, были образованы пионерными видами (вейник наземный, иван-чай) с участием борových и лесных элементов, отмеченных в сосняке зеленомошном на контрольной площади.

На вейниково-кипрейной стадии (2–3-й годы) происходит активное усыхание и выпадение древостоя по всей площади гари. В местах прохождения низового пожара ко второму послепожарному лету погибло 50% деревьев. Под пологом разрушающегося древостоя сформировался мозаичный травяной покров, проективное покрытие которого составляло 60–70%. Началось активное порослевое возобновление мелколиственных пород – березы и осины. Семенного возобновления осины и березы в вейниковых группировках не отмечалось ни разу; в мохово-кипрейных группировках их насчитывалось в среднем 1–2 экз./м². С третьего послепожарного года в пятнах мха и кипрейно-моховых группировках с низким проективным покрытием (30%) фиксировались проростки сосны (менее 1 экз./м²).

На вейниковой стадии (5-й год) продолжались усыхание и вывал древостоя. Среди сохранившихся ко второму году деревьев 78% было сухих. Покрытие поверхности почвы растительностью достигло 95%, незаросшими оставались прикорневые участки вокруг обгоревших стволов и места свежих вывалов. Динамика горизонтальной структуры приземного яруса растительности характеризовалась увеличением площади отдельных микрогруппировок за счет их слияния. Отмечалось сокращение площади, занятой микрогруппировками иван-чая, и распространение вейниковых микроассоциаций. Вследствие возрастающего задернения поверхности почвы опадом вейника происходило снижение проективного покрытия травостоя (до 35%). Подрост осины и березы на этой стадии уже образовывал отдельные куртины с обилием 4–5 экз./м². Он концентрировался, как правило, вокруг обожженных стволов материнских деревьев и

на пониженных участках рельефа. Высота подроста составляла в среднем 1,5 м. На пятый год проростки сосны группировались в полосы шириной около 2 м, приуроченные к границе с торфяной гарью. Почва здесь покрыта мхами, а травяной покров практически не развит. Высота проростков сосны составляла на пятый год 40 см.

Вейниково-разнотравная стадия (6–7-й годы) установилась в результате изменений в микрогруппировках вейника наземного. Количество чисто вейниковых микрогруппировок снизилось вследствие естественного изреживания и проникновения под полог вейника видов разнотравья. Прослежен рост обилия мхов. Сформировались разнотравно-моховые группировки с проективным покрытием мха в них от 50 до 80%. На этой стадии развития гари уже можно говорить о кустарниковом ярусе растительности. Его составили виды, способные размножаться вегетативно: ракитник русский, дрок красильный, дрок германский, малина обыкновенная. Средняя высота кустарникового яруса к седьмому году составляла 40–60 см, из кустарничков успешное возобновление отмечено у брусники и вереска. Происходило дальнейшее усыхание и вывал древостоя: на этой стадии в нем сохранилось лишь 27% первоначального количества деревьев. Изменений в расположении куртин возобновляющихся березы и осины по сравнению с предыдущей стадией не отмечено. Средняя высота подроста составила 1,5–2 м. Всходы сосны к седьмому году достигли высоты 50–60 см.

В динамике растительного покрова гари, образовавшейся в сосняке зеленомошном, отмечено два переломных года – четвертый и шестой. Эти годы характеризуются наиболее интенсивными изменениями в состоянии древесного яруса: на них приходятся максимумы вывала сухостоя на всей площади гари; с этими годами совпадают перестройки горизонтальной структуры травяно-мохового покрова.

По данным Т.П. Яновицкой (1981), на восьмой год различия между низовой и верховой гарью в Окском заповеднике нивелируются.

После торфяного пожара, развивавшегося в сосново-березовом лесу, динамика растительности была иной (Ильина, 1981): здесь не удается различить четких стадий. Ко второму году на корню оставалось лишь 3% первоначального древостоя. Выпавшие деревья образовали слой валежника мощностью 1,5–2 м, который оседал в среднем на 30 см в год. Со второго года на торфяной гари развивался процесс заболачивания: в понижении микрорельефа, под выворотнями скапливалась вода. В напочвенном покрове гари преобладали мхи (80–100%): *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Marchantia polymorpha*. Сомкнутого травяного яруса не было, встречались единичные экземпляры иван-чая, а также сорных и лесо-луговых видов, приуроченных к повышенным участкам рельефа. Доминировал иван-чай, местами его обилие достигало 60%. Травяной покров в понижениях рельефа пополнился многочисленными болотными видами. Характерной особенностью гари на месте торфяного пожара являлось активное семенное возобновление мелколиственных пород.

Этапы возобновления на гарях в сосняках мшисто-ягодных в Алтайском крае совпадают с таковыми в бореальных лесах Европейской России (Ильичев, Бушков, 2002): начальный от 1 до 5 лет, этап стабилизации от 6 до 14, этап затухания с 15 лет. В сосняках разнотравных соответственно: 1–2-й годы, 3–15-й и с 16-го. По геоботаническим данным хорошо выделяются стадии возобновления экосистем, которые могут быть удобным маркером общего процесса восстановления (Bond, Keeley, 2005; Pausas et al., 2008). Без привязки к таким стадиям изучение восстановления сообществ почвенной фауны не связано с одним из главных действующих факторов.

ГЛАВА 2. ПОСЛЕДСТВИЯ ПОЖАРОВ ДЛЯ ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ

Оценка последствий того или иного явления зависит от объекта исследования, и какие последствия считать краткосрочными, а какие – долгосрочными, вещь достаточно условная. Временные рамки диктуются продолжительностью жизненного цикла изучаемого организма (Walker et al., 2010). В частности, при изучении сменяющих друг друга стадий состояния экосистемы (chronosequence) временные рамки составляют 1–10 раз продолжительности жизненного цикла доминантных видов (Walker, del Moral, 2003). Например, сукцессии микробных сообществ в почве могут быть оценены всего за несколько дней или недель, тогда как сукцессии сообществ гетеротрофных организмов (разложение пней или трупов животных) занимают от нескольких недель до нескольких лет (Bardgett et al., 2005). Вторичные растительные сукцессии (например, зарастание брошенных сельскохозяйственных полей) обычно исследуются в пределах десятилетия (Meiners et al., 2007), в то время как первичные растительные сукцессии (развитие растительности на лавовых полях или дюнах) могут длиться столетия и тысячелетия (Walker et al., 1981, 2010). Таким образом, параметры сукцессий, изменяющиеся в коротких временных интервалах (например, доступность питательных веществ, взаимодействия между видами), становятся менее важными при долгосрочных сукцессиях (гумусонакопление, окклюзия). Однако многие процессы, такие как первичная продуктивность, разложение подстилки могут рассматриваться с разным временным интервалом. Принимая во внимание длительность жизненного цикла большинства крупных почвенных беспозвоночных от нескольких месяцев до 2–3 лет (Гиляров, 1965; Маталин, 2007; Филиппов, 2006), острыми последствиями для почвенной мезофауны можно считать первые недели и месяцы после пожара, краткосрочными – срок от 1 до 5 лет, а после 5–6 лет – последствия можно называть долгосрочными. Безусловно, на эти сроки накладывают отпечаток условия местообитания (восстановление видов-эдификаторов) и географические условия среды, но для дальнейшего повествования будет принята эта классификация.

2.1. ОСТРЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПОЖАРОВ

2.1.1. ВЫЖИВАНИЕ

Смертность беспозвоночных-обитателей почвенного и подстилочного горизонтов при пожаре может достигать 100%. Хотя большинство работ и проводилось в ближайшие недели или даже дни после пожара, выяснить, кто пережил пожар, а кто иммигрировал на гарь, не всегда просто. Авторы, проводившие искусственные выжигания и потому имевшие возможность наблюдать моментальные последствия, подтверждают гибель всех (рассматривавшихся авторами) животных на глубине 2–3 см ниже зоны горения. В то же время доля выживших животных может снижаться в первое время после пожара, т.к. процессы разложения некоторых веществ приводят к интоксикации

тех животных, которые не погибли непосредственно от высокой температуры (Wikars, Schimmel, 2001).

Членистоногие переживают пожары благодаря разным стратегиям выживания (McCullough et al., 1998): закапываясь в почву, улетая или убегая от стены пламени, или скрываясь в незатронутых пожаром участках или микроубежищах, благодаря гетерогенности пожара. Менее мобильная фауна, живущая в более глубоких слоях почвы (некоторые ногохвостки, клещи, личинки жесткокрылых), выживает благодаря хорошим теплоизолирующим свойствам почвы (Leonard, 1977). Членистоногие с более прочными покровами имеют больше шансов к выживанию. В связи с этим именно группы, пережившие пожар, являются пионерами пирогенных сообществ.

В лесных экосистемах пожары уничтожают многолетние запасы мертвой органической массы в виде валежника и бурелома. Для почвенных животных важной чертой действия пожара является упрощение структуры биоценозов: из-за отсутствия растительности и подстилки гарь представляет собой относительно плоскую поверхность без укрытий, и по сути дела среда из «трехмерной» превращается в «двухмерную» (особенно для эпигеобионтов – животных, обитающих на поверхности почвы).

Пример 1. Экспериментальная оценка вклада выживших групп в пирогенные сообщества почвенной мезофауны

Потенциальными источниками восстановления почвенной фауны после пожаров могут быть три компонента. Основным из них являются окружающие ненарушенные биотопы, которые в подавляющем большинстве работ рассмат-

риваются и единственными источниками. Помимо них существуют внутренние источники в пределах нарушенных экосистем; это микроубежища, возникающие за счет естественной гетерогенности: пятна слабо нарушенных участков почвы, богатой органикой и лесной подстилкой, которые позволяют пережить пожар почвенным животным. Третий компонент восстановления почвенной фауны после пожаров – яйца, отложенные животными до пожара. Существует мнение, что яйца некоторых почвенных животных более устойчивы к высоким температурам, чем сами животные (Frost, 1984). Таким образом, животные, вылупившиеся из яиц после пожара, должны потенциально иметь преимущество в заселении гарей. До сих пор остается неизвестным, имеется ли у животных механизм запуска вылупления высокими температурами, отмеченный у растений. Теоретически, если такой механизм и присутствует у почвенных животных, он должен в первую очередь наблюдаться у групп, обитающих в периодически нарушаемых пожаром экосистемах (средиземноморские леса, саванны и др.). Однако найти такие группы среди почвенных животных в бореальных лесах представляется маловероятным, т.к. естественная частота пожаров в таких экосистемах составляет примерно 50–200 лет (Niklasson, Granström, 2000, Wallenius et al., 2004).

Для проверки гипотезы о роли гетерогенности почвенного покрова и отложенных до пожара яиц в восстановлении почвенной фауны нами был проведен лабораторный эксперимент (Gongalsky et al., 2012). Для эксперимента был выбран лес на оторфованных почвах в 10 км южнее Упсалы в центральной Швеции (59°40' с.ш., 17°40' в.д.). Растительность состояла из елово – соснового (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*) леса с черникой и брусникой (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и мхами *Pleurozium schreberi*. Среднегодовое количество осадков в этом районе 554 мм, среднегодовая тем-

пература $+5.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($-3.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в феврале, $+17.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ в июле). Количество дней с положительной среднесуточной температурой достигает 230. Участок не подвергался пожарам в течение последних нескольких десятков лет. Для выявления различий в роли микроландшафта в восстановлении сообществ почвенных животных после пожара были отобраны три участка в катене длиной около 30 м. Хорошо дренируемый участок расположен на возвышении и представлен лишайниковыми сосняками; промежуточный участок – типичный сосняк с перистыми мхами, и наиболее слабо дренированный участок – сфагновые сообщества в понижениях. Было заложено две трансекты на расстоянии около 120 м друг от друга (рис. 7).

На каждом участке было отобрано случайным образом по 10 проб с помощью рамки размером 10×10 см. Пробы отбирали до минерального слоя, или до глубины 10 см. Почвенные монолиты были упакованы в полиэтиленовые пакеты и перенесены в лабораторию в пластиковых контейнерах в максимально нетронутом виде. Отбор проб проводили осенью (24 октября 2007 г.), в дождливый сезон с дневными температурами воздуха около $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, что не благоприятствовало симуляции лесного пожара. Для подготовки к эксперименту пробы выдерживали в лаборатории в течение суток при комнатной температуре ($20\text{--}23\text{ }^{\circ}\text{C}$) для испарения избытков влаги. Пробы в это время находились в исходных полиэтиленовых пакетах с краями, поднятыми на 5–7 см для предотвращения разбегаания крупных насекомых. Затем пробы подвергались искусственной летней жаре, когда наиболее вероятно возникновение пожара. Для этого пробы устанавливали в экстакторы Туллгрена на двое суток, чтобы испарить излишнюю влагу и сделать подстилку и верхний горизонт почвы сухими. Температура на поверхности почвы достигала $30\text{--}32\text{ }^{\circ}\text{C}$, что не должно было привести к гибели животных: по данным А. Мальмстрем (Malmström, 2008), они достаточно легко выдерживают нагревание до $40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Недостатком искусственного нагревания могло быть то, что проба прогревалась полностью, не образуя четкого гидротермического градиента, который обычно присутствует в почве в естественных условиях. Однако последующее сравнение численности и разнообразия почвенных животных в нагретых, но не подвергшихся выжиганию пробах, показало, что эти параметры не отличались статистически значимо от таковых в сходных лесных почвах (см. Приложение 1). Влажность почвы оценивали путем прямого взвешивания после каждой процедуры, которая могла изменить этот показатель (акклимация к высокой температуре, экстракция в экстракторах).

Для проведения эксперимента каждую пробу почвы помещали в отдельный контейнер размером $10\times 10\times 10$ см, сделанный из плотной алюминиевой фольги. Края контейнера плотно облегли пробу во избежание воздействия огня с краев почвенного монолита. Предварительно на внутренних стенках контейнера была отмечена высота, которой достигал уровень подстилки, для последующего определения глубины выгорания. После помещения в контейнеры пробы были покрыты полиэтиленовой пленкой во избежание потерь животных до выжигания.

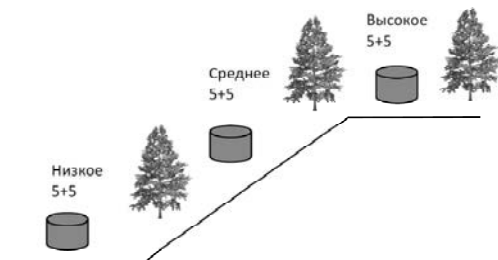


Рис. 7. Расположение участков на трансекте.

Для выжигания почвы использовали газовую горелку с пламенем длиной око-

ло 3 см (рис. 8А, вклейка). Воздействовали огнем в течение 1 мин по всей поверхности пробы с расстояния около 5 см. Каждая проба была сожжена отдельно. После воздействия огнем горелки никакого специального тушения предпринято не было, однако большинство образцов сразу же прекращали гореть (рис. 8Б, вклейка). Температуру почвы во время выжигания не измеряли. Для определения интенсивности огня измеряли глубину прогорания подстилки и почвы (в мм) (по: DeBano et al., 1998) в трех местах по предварительно нанесенным пометкам на стенках контейнера. Потери массы пробы измеряли взвешиванием. Пробы экстрагировали в экстракторах Тулгрена в течение 3 дней до воздушно-сухого веса.

В связи с тем, что мы предполагали учесть роль яиц насекомых в восстановлении сообществ после пожаров, было необходимо дать беспозвоночным вылупиться. Для этой цели после выгонки пробы складывали в полиэтиленовые пакеты и доводили влажность почвы до 200%. Это обычный уровень влажности почвы в месте отбора проб весной и осенью (Persson et al., 1980; Gongalsky et al., 2008b). Пакеты с пробами завязывали и оставляли инкубироваться в течение 3 недель при температуре 15 °С. Затем пробы помещали на 1 неделю в камеру с 0 °С для симуляции зимних условий, и затем – на 1 неделю для симуляции мороза в камеру при –21 °С. Известно, что зимнее промораживание стимулирует вылупление яиц многих беспозвоночных (Carrick, 1942; Росс и др., 1984). После этого пробы выдерживали в течение 8 недель при температуре 15 °С. По окончании этих процедур пробы экстрагировали во второй раз по вышеописанной схеме.

По результатам эксперимента выявлено, что положение участка в катене влияло на массу пробы (рис. 9): на участках, расположенных выше, почвы были менее глубокими. Высокие участки были расположены непосредственно на каменистых выходах, лишь слегка прикрытых тонким слоем почвы и мохово-лишайниковым покровом. Здесь исходная масса пробы (236 г) была ниже, чем на промежуточных и нижних участках, но разницы в массе пробы между последними не было. Испарение излишков влаги привело к пропорциональному уменьшению массы пробы во всех положениях катены. Однако пробы с нижних участков стали относительно легче, чем промежуточные, в основном из-за высокой влагоудерживающей способности сфагновых мхов и большего испарения ими воды.

Выжигание не уменьшило статистически значимо массу пробы, однако оно привело к снижению уровня подстилки в среднем на 16 мм и статистически значимым отличиям в потере массы между участками (рис. 10а). Большая глубина выгорания, 24 мм, была на повышенных участках. Две другие группы участков статистически значимо не отличались между собой по глубине прогорания (рис. 10б).

Численность мезофауны в ненарушенной лесной почве значительно варьировала между участками (2900–6520 экз./м²)

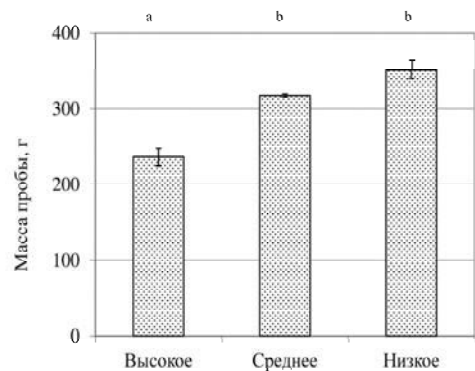


Рис. 9. Масса пробы (г) в трех положениях катены. Одинаковыми буквами обозначены достоверно не отличающиеся (ANOVA, $p < 0,05$) друг от друга участки.

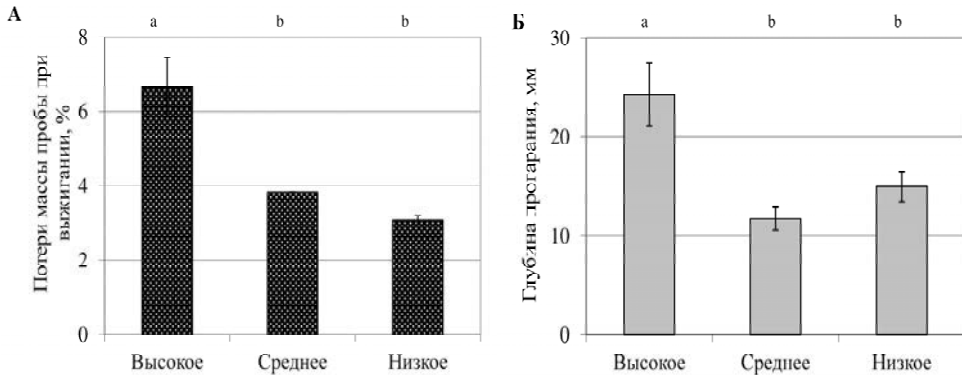


Рис. 10. Изменение параметров проб после выжигания на участках в трех положениях катены: А) потери массы пробы (%), Б) глубина прогорания (мм). Одинаковыми буквами обозначены достоверно не отличающиеся (ANOVA, $p < 0,05$) друг от друга участки.

(табл. 4). Минимальная численность была отмечена на высоком положении в катене. Несмотря на меньшее количество обнаруженных здесь таксономических групп (21) по сравнению с другими участками (24-28), различий в составе сообществ практически не было: наиболее обильными группами на всех участках катены были трипсы, личинки галлиц и пауки. Напротив, кивсяки увеличивали численность от верхних участков (50 экз./м²) до нижних (1710), являясь наиболее многочисленной группой на нижних участках. Среди субдоминантов были отмечены тли, щитовки и личинки щелкунов и мягкотелок.

Выжигание привело к снижению численности мезофауны в среднем по трем участкам на 46% (рис. 11). Отношение численности после пожара к исходной варьировало от 0,38 до 0,83, но статистически значимых трендов в катене обнаружено не было. Воздействие выжигания было гетерогенно в пределах каждого участка, что выражалось в высоких значениях стандартной ошибки. Также снизилось количество таксономических групп. Минимальные значения были на повышенных участках, но различия между другими участками были статистически незначимы.

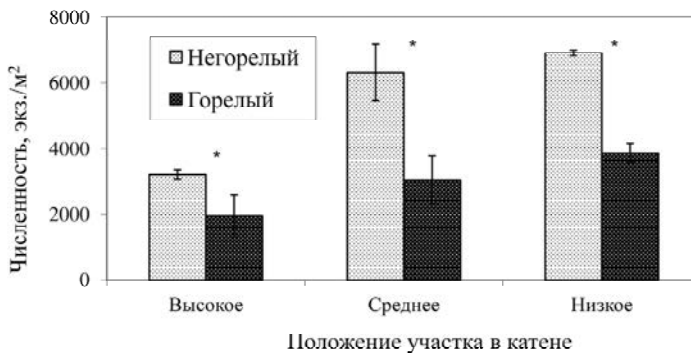


Рис. 11. Численность почвенной мезофауны (экз./м²) на горелых и негорелых участках в трех положениях катены. Звездочкой обозначены достоверные (ANOVA, $p < 0,05$) различия.

Таблица 4. Численность (экз./м²) почвенной мезофауны (m±S.E, n=2) в горелых и негорелых пробах с разного положения в катене (высокого, среднего, низкого) в исходных пробах (А) и после стимулирования вылупления яиц (Б). L, I – личинки и имаго насекомых. Величина стандартной ошибки приведена только для групп, обнаруженных в числе не менее 5 экземпляров на пробу

Таксономические группы	Стратификация обитания		Пищевая группа		Негорелые		Горелые		Низкое	
	1	2	3	4	Высокое	Среднее	Низкое	Высокое	Среднее	Низкое
A					5	6	7	8	9	10
Oligochaeta	Lumbricidae	Below		DSMa	-	-	-	-	-	10
Arachnida	Araneae	Above		MaP	640	840	790	410	360	360
	Pseudoscorpiones	Above		MaP	-	60	40	-	10	-
Myriapoda	Geophilidae	Below		MaP	10	10	-	10	10	-
	Julidae	Above		DSMa	50	220	1710	10	220	660
	Lithobiidae	Above		MaP	-	20	10	40	-	10
Thysanoptera	Aphidinea	Above		FA	470	1430	990	400	770	680
Homoptera	Cicadellidae	Below		FB	250	230	130	100	630	290
	Ortheziiidae	Above		FA	-	100	100	-	-	40
Hemiptera	Miridae I	Above		FA	20	350	290	10	10	-
	Tingidae L	Above		FA	-	10	-	-	-	-
	Asilidae L	Below		MaP	20	70	160	-	40	80
Diptera	Cecidomyiidae L	Below		DSMa	570	1060	40	200	350	240
	Ceratopogonidae L	Above		DSMa	30	20	60	-	-	30
	Chironomidae L	Above		DSMa	180	250	170	140	20	570
	Empididae L	Below		MaP	-	20	100	-	-	60
	Muscidae L	Below		FSMa	-	60	20	-	-	-
	Rhagionidae L	Below		MaP	-	10	10	-	-	50
	Sciaridae L	Below		FSMa	30	20	10	10	-	20
	Stratiomyidae L	Below		MaP	-	-	-	-	-	30

Таблица 4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10						
Coleoptera	Therevidae L Cantharidae L Carabidae I Carabidae L Chrysomelidae L Curculionidae L Elateridae L Lampyridae L Staphylinidae I Staphylinidae L Coleoptera I, прочие	Below Below Above Above Above Below Below Above Above Above	Map Map Map Map FA FB Map Map Map Map Map	60 160 20 10 - 20 190 - 120 20	60 20 140 30 40 - - 10 80 - -	60 20 140 30 40 - - 10 80 -	330 90 30 30 - - 170 - 110 100	90 90 - - 30 100 30 40 10 -	180 60 30 60 - - 70 10 30 10 10 -	140 60 - 70 10 - 150 - 10 30 10 -					
Lepidoptera	Noctuidae L Pyralidae L Arionidae	Above Above Above	Map FA FA FA	10 - 20 -	- 10 10 10	10 - - 20	- - - -	- - - -	10 - - -						
Gastropoda															
Среднее число таксономических групп				16,0	3,0	21,0	2,0	19,5	2,5	11,5	1,5	12,5	0,5	17,5	1,5
Всего				2900	80	5900	900	6520	140	1730	610	2810	730	3520	280
B															
Psooptera				30	30	30	30	20	20	10	10	10	10	20	
Hemiptera L				10	-	-	-	-	-	10	10	-	-	-	
Diptera	Cecidomyiidae L			-	-	-	-	10	10	-	-	-	-	-	
Coleoptera	Elateridae L			-	-	-	-	-	-	10	10	-	-	-	
Среднее число таксономических групп				1,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	1,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
Всего				40	0	30	10	30	10	30	30	10	10	20	20

Стратификация обитания: Above – надземные, Below – почвенные.

Пищевая специализация: DSMa – детритофаги, FSMa – надземные фитофаги, FA – надземные фитофаги, FB – подземные фитофаги, Map – хищники

Структура сообщества в целом сохранилась: трипсы, личинки галлиц и диплопеды (на нижних участках) были наиболее обильными таксономическими группами. Пауки доминировали на повышенных участках.

Наибольшее воздействие выжигание оказало на подстилочные формы беспозвоночных. В частности, минимальная выживаемость была отмечена у жуков-стафилинид (27%). Средняя выживаемость (49%) была отмечена у пауков. У групп, встречающихся в районе исследования в более глубоких горизонтах почвы, эти показатели были выше: личинки мягкотелок (58%), щелкунов (65%) и хирономид (62%) входили в число групп, наиболее хорошо переживших выжигание. Некоторые группы были полностью уничтожены огнем: цикадки, гусеницы (Noctuidae и Pyralidae) и моллюски. Однако некоторые из этих групп присутствовали в исходных пробах только в виде единичных особей и могли не быть найдены после выжигания из-за низкой численности.

Мезофауна в почвенных пробах после стимуляции вылупления яиц. Практически не было обнаружено почвенной фауны после стимуляции вылупления яиц (табл. 4). На всех участках численность составила 30–40 экз./м² вне зависимости от положения участка в катене. На выжженных участках численность варьировала от 10 до 30 экз./м². Таким образом, статистически значимых различий ни по положению в катене, ни по воздействию огня выявлено не было. Если соотнести численность выплывшихся беспозвоночных с общей численностью на негорелых участках, то потенциальный вклад животных, выплывшихся из яиц, в послепожарное сообщество составил от силы 1–3%. Этот вклад несколько варьировал в зависимости от расположения участка в катене: на высоких участках он был выше из-за более низкой исходной численности. Одним из наиболее неожиданных наблюдений стало присутствие практически во всех пробах неполовозрелых сеноедов (табл. 4). При экстракции исходных проб эта группа не была обнаружена вовсе, что может говорить о запуске высокими температурами механизмов вылупления у этой группы. Трактовка результатов данного эксперимента относительно роли яиц в послепожарных сообществах, тем не менее, должна быть осторожной. Имеется ряд факторов, который не позволяет говорить о том, что эта роль будет настолько же низка в других условиях. В частности, пробы нами были отобраны поздней осенью, то есть в почве могли быть обнаружены яйца только тех беспозвоночных, которые на стадии яйца зимуют. Однако среди насекомых это не самая предпочитаемая стадия онтогенеза для проведения зимовок: большинство видов зимует в виде куколок, личинок или имаго. Второе ограничение – это экспериментальные процедуры, проводимые с почвой, которые не всегда были благоприятны для выживаемости яиц. В частности, высушивание проб почвы в эклекторе в первый раз довело почву до воздушно-сухого веса, как того требует методика (Гиляров, 1975). Однако такие условия нехарактерны для лесных почв, в которых всегда сохраняется остаточная влажность, которая поддерживает водный баланс яиц, отложенных в почве. Таким образом, низкая численность выплывшихся из яиц беспозвоночных могла быть следствием высокой смертности яиц после высушивания. Эти факторы нуждаются в дополнительной проверке в сериях экспериментов в будущем.

Принимая во внимание ограничения эксперимента, можно оценить относительный вклад слабо сгоревших участков, возникающих за счет почвенной гетерогеннос-

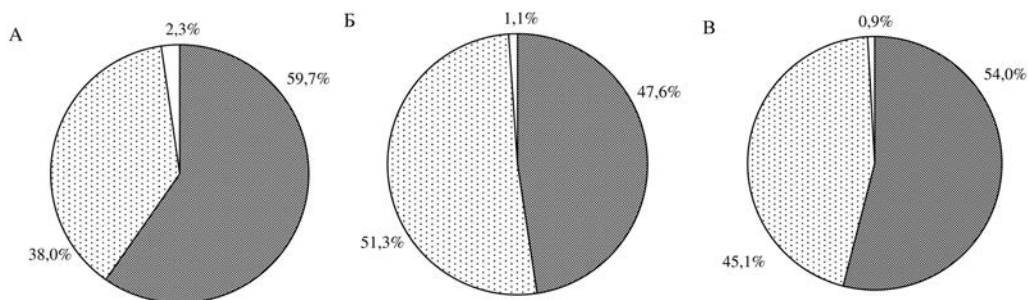


Рис. 12. Доля выживших (темно-серый), погибших (светло-серый) и вылупившихся из яиц (белый) почвенных животных в эксперименте в трех положениях катены: высоком (А), среднем (Б) и низком (В).

ти, в восстановление послепожарных сообществ почвенных животных почти как половину (45%) всего разнообразия (рис. 12). Вероятно, роль слабо сгоревших участков в зависимости от условий местообитания и типа гари может быть даже больше, чем иммиграция на участки гарей животных из окружающих нетронутых биотопов. При этом вклад животных, вылупившихся из яиц, при отборе проб осенью, и использовании перечисленных выше манипуляций с пробами, достаточно низок, не более 3%. Однако эта последняя цифра должна быть критически оценена дополнительными экспериментами.

2.1.2. ИММИГРАЦИЯ. ПИРОФИЛЬНЫЕ ВИДЫ

Существует небольшой круг видов, для развития и поддержания в долгосрочной перспективе которых необходимы горелые леса. Л.-У. Викарш (Wikars, 1997) делит всех живых существ, которым благоприятствуют пожары, на три категории:

- 1) *привлекаемые* на гари – виды, численность популяций которых на гаях больше, чем в естественных биотопах;
- 2) *адаптированные* к гаям – виды, у которых имеются специальные приспособления для переживания пожара и/или для обитания на гаях;
- 3) *зависящие* от пожаров – виды, существование которых в долгосрочной перспективе невозможно без пожаров.

Пирофильными Л.-У. Викарш называет группы, обладающие всеми тремя вышеперечисленными характеристиками. Однако далеко не все группы, привлекаемые на гари, обладают приспособлениями к обитанию на них или, тем более, к переживанию пожара. Поэтому в дальнейшем мы будем называть *пирофильными* виды, морфологически приспособленные к обитанию на гаях, переживанию пожара или зависящие в долгосрочной перспективе от пожаров. В связи с этим предложено разделить все пирофильные группы на *облигатно пирофильные*, встреченные исключительно на гаях, и *факультативно пирофильные*, которые обнаружены и в негорелых биотопах (Гонгальский, 2006).

Некоторые виды насекомых способны прилетать на гари в течение нескольких часов после пожара, пока еще не остыли угли (Wikars, 1997). Нами были отмечены пирофильные жулики *Sericoda quadripunctata* в первые же недели после пожара в

Национальном парке Тюреста в Швеции (Gongalsky et al., 2003, 2008c) (см. Пример 3). При разборе почвенных проб на той же гари были также выявлены некоторые группы, для которых ранее была отмечена пирophilность (по: Wikars, 1997; Swengel, 2001): личинки плосконожек (Platypezidae), собранных на наиболее интенсивно сожженном участке, а также личинки толкунчиков (Empididae), собранных на всей территории гари. На наиболее сильно выгоревших участках обнаружены жуки из семейства Microreplidae. Помимо того, златка пожариц (*Melanophila acuminata*) – вид, уникальный по своей чувствительности к дыму (Wikars, 1997; Schmitz, Blekmann, 1998), развивающийся исключительно на горелой древесине, обнаружен нами даже в почвенных пробах и в ловушках Барбера, что свидетельствует о его высокой численности на свежей гари.

Многие виды жужелиц также привлекаются свежими гарями. Так, в Канаде на гарях в бореальных лесах обитают несколько пирофильных видов из рода *Sericoda*: *S. quadripunctata*, *S. bembidioides* и *Agonum obsoletum* (Holliday, 1984; Koivula et al., 2006). Н.Дж. Холлидей (Holliday, 1984) также классифицировал еще один вид, *Harpalus latipes*, как пирофильный, так как он был встречен исключительно на гарях. Л.-У. Викарш (Wikars, 1997) рассматривает еще один вид рода *Sericoda bogemanni* и *Pterostichus quadrifoveolatus* как пирофильные. В Скандинавии последний вид, а также *S. quadripunctata* встречались на гарях только в течение 5 лет после пожара. Это подтверждает важность пожаров для сохранения разнообразия некоторых редких видов насекомых.

Биология пирофильного вида жужелиц Sericoda quadripunctata (DeGeer, 1774). Род *Sericoda* Kirby, 1837 включает в себя семь видов, из которых два обитают в Старом Свете, два – голаркты и остальные три обитают в Западном полушарии, причем один из них встречается только на Кубе (Liebherr, 1991). Американские виды были отмечены на гарях бегающими по еще горячим углям (Arnett, Thomas, 2001). В России обитают два вида этого рода: *S. quadripunctata* и *S. bembidioides*, ограниченные в своем распространении бореальной зоной (Kryzhanovskij et al., 1995).

S. quadripunctata – вид, широко распространенный в северной Голарктике. В Европе он встречается от Северного Полярного круга до Пиренеев, северной Италии и Сербии. На территории России вид распространен во всей Сибири вплоть до Камчатки. В Северной Америке он достигает Аляски и Ньюфаундленда. Несмотря на широкий ареал и описание более 200 лет назад, экология этого вида довольно плохо изучена. Он предпочитает равнинные леса, хотя были находки и в горных районах. В Татрах он был найден на пепелищах после костров, разводимых пастухами (Karpiński, Makylski, 1954). В Тибете был обнаружен на высоте 4600 м (Andrewes, 1930). В целом вид предпочитает прохладные и влажные биотопы. По литературным данным, *S. quadripunctata* (рис. 13, вклейка) – типично лесной вид, встречающийся на участках выжженного леса или торфяников. Этот спорадически встречающийся и редкий в пределах всего ареала вид, тем не менее, обнаруживается в сотнях экземпляров на гарях. В частности, в окрестностях Лейпцига на гари было поймано около 600 экз. (Horion, 1941). *S. quadripunctata* наблюдали на пнях, но только с обгоревшей стороны (Wagner, 1949). В начале XX века вид часто встречался в городах, на стенах домов и на улицах, что объясняется его хорошей способностью к полету и тем, что он привлекался дымом из печных труб. По мнению А. Шуецкого (Szujecki, 1980), вид мог быть связан в прошлом с участками естественных пожаров, а сейчас является реликтовым элементом первичных лесов. Этот вид был обнаружен и в импактной зоне Среднеуральского ме-

таллургического завода (Ермаков, 2004), где нарушения структуры экосистем довольно сильно похожи на таковые после пожаров, однако какие химические стимулы привлекали на эту территорию *S. quadripunctata*, остается неясным.

Ганди с коллегами (Gandhi et al., 2004) обнаружили *S. quadripunctata* на вырубках, однако авторы предполагают, что жуки привлекались туда дымом сжигаемых веток и коры. Авторы показали, что оставленные нетронутыми участки леса на вырубке менее эффективны для сохранения разнообразия жужелиц и стафилинид, чем такие же участки негорелого леса среди сторевого ландшафта.

Исследования М. Койвулы с соавт. (Koivula et al., 2006) экологии *S. quadripunctata* показали, что этот вид встречается в Канаде только на гарях не старше 3-летнего возраста. Обилие жужелиц этого вида было положительно связано с силой пожара; другим положительно влиявшим фактором была заготовка горелой древесины на гари. Но привлечение *S. quadripunctata* на выжженные вырубки в Альберте, где работали авторы, не отличалось от естественных гарей, хотя для Швеции Л.-У. Викарш (Wikarz, 1995) показал, что отсутствие необходимого объема горелой древесины не привлекало на гать *S. quadripunctata*. В Канаде сходную реакцию проявлял близкий *S. bogemani*, который, вероятно, чувствительнее к качеству горелого материала. Последний вид, предположительно, исчез в Швеции (Wikars, 1997).

В уже упоминавшейся работе (Koivula et al., 2006) авторы изучали воздействие на *S. quadripunctata* нескольких экологических факторов. Жужелицы положительно реагировали только на присутствие угля, в то время как реакции на дым, высокую температуру, яркий свет и сухой воздух отмечено не было.

В Канаде *Pterostichus adstrictus* был найден на гарях и только в нескольких экземплярах в негорелом лесу (Richardson, Holliday, 1982). Большинство особей было обнаружено в горелом ельнике, чуть меньше – в горелом осиннике. Частота поимки этого вида коррелировала с количеством поваленных стволов деревьев. А. Гуле (Goulet, 1974) отмечает, что личинки этого вида встречаются и в негорелом лесу в перегнивающих пнях и поваленных деревьях. Тем не менее, К. Линдрот (Lindroth, 1986) относит этот вид к типично лесным. Он может быть примером факультативного пирофила.

Пирофильные группы жужелиц на начальных стадиях заселения гарей могут составлять до 80% общей численности, однако они очень быстро замещаются другими экологическими группами (Пример 3). Одной из наиболее вероятных причин являются их слабая конкурентоспособность и короткий жизненный цикл по сравнению с другими жужелицами (Burakowski, 1986; Deyrup, Mosley, 2004), позволяющий развиваться новому поколению до колонизации гари конкурирующими группами. Это явление широко распространено среди разных групп насекомых: к настоящему времени обнаружен довольно большой список видов, склонных к пирофильности (табл. 5).

Остается неясным, есть ли пирофильные группы среди собственно почвенных животных и как могла вырабатываться такая адаптация, если она есть. Большинство групп, для которых отмечена высокая численность на гарях, привлекается лишь вторичными факторами таких биотопов (см. ниже), а не собственно горелой органикой. Однако пирофильные группы обнаруживаются даже среди орибатид (Т. Перссон, личное сообщение).

Возникает вопрос, где переживают неблагоприятное время (т.е. в отсутствие пожаров) эти виды? Довольно интересную, но, вероятно, несостоятельную гипотезу высказал более полувека тому назад Ф. Бурмайстер (Burmeister, 1955): он пред-

Таблица 5. Пирофильные виды насекомых (привлекаемые горящими или свежевыгоревшими лесами, или обитающие на гарях возрастом не более 3 лет)#

Отряд, семейство	Вид	Объекты питания	Распространение
1	2	3	4
Embioptera	<i>Haploembia solieri</i> (Rambur)	Почвенные грибы	E‡
Hemiptera			
Anthocoridae	<i>Scoloposcelis obscurella</i> (Zett.)	Мелкие подкорные членистоногие	E\$
Aradidae			
	* <i>Aradus lugubris</i> Fallen	Ксилофильные аскомицеты	E, NA
	* <i>A. crenaticollis</i> F. Sahlb.	-"	E
	* <i>A. laeviusculus</i> Reuter	-"	E
	* <i>A. signaticornis</i> F. Sahlb.	-"	E, NA
	<i>A. aterrimus</i> Fieber	-"	E
	<i>A. angularis</i> J. Sahlb.	-"	E
	* <i>A. anisotomus</i> Puton	-"	E
Coleoptera			
Carabidae			
	* <i>Pterostichus quadrifoveolatus</i> Letz.	Полифаги	E
	<i>Pterostichus adstrictus</i> Eschsch.	Полифаги	E, NA
	* <i>Sericoda obsoleta</i> Say	Мелкие членистоногие	NA
	* <i>S. bogemanni</i> (Gyll.)	-"	E, NA
	* <i>S. quadripunctata</i> (DeG.)	-"	E, NA
	* <i>S. bembidioides</i> Kirby	-"	E, NA
	<i>Harpalus egregius</i> (Casey)	Миксофаги	NA
Micropeplidae	<i>Arrhenopeplus tesserula</i> Curtis	Почвенные грибы	E, NA
Staphylinidae	<i>Paranopleta inhabilis</i> (Kraatz)	Ксилофильные аскомицеты	E
Scarabaeidae			
	<i>Coptomia</i> sp.	?	Af
	<i>Euchroea</i> sp.		Af
Elateridae	<i>Denticoilis borealis</i> (Payk.)	Камбий и древесина	E
Buprestidae			
	* <i>Melanophila acuminata</i> (DeG.)	-"	E, NA
	* <i>M. consputa</i> LeC.	-"	NA
	* <i>M. coriacea</i> Kerr.	-"	E
	* <i>M. ignicola</i> Champion	-"	E
	* <i>M. nigrita</i> F.	-"	Af
	* <i>M. notata</i> (Laporte et Gory)	-"	NA
	* <i>M. occidentalis</i> Obenb.	-"	NA
	* <i>M. picta indica</i> Thery	-"	E

Таблица 5 (продолжение)

1	2	3	4
	<i>*Merimna atrata</i> Hope	-"	Au
Bostrychidae	<i>Stephanopachys linearis</i> (Kugel.)	Камбий и кора	E, NA
	<i>S. substriatus</i> (Payk.)	-"	E, NA
Acanthocnemidae	<i>*Acanthocnemis nigricans</i> Hope	Грибы	Au, E
Cleridae	<i>Trogodendron fasciculatum</i> Scribers	?	Au
Cucujidae	<i>Laemophloeus muticus</i> (Fabr.)	Ксилофильные аскомицеты	E
Cryptophagidae	<i>Atomaria strandi</i> Johnson	-"	
	<i>Atomaria pulchra</i> Erichson	-"	
	<i>Henoticus serratus</i> (Gyll.)	-"	E
	<i>Cryptophagus corticinus</i> Thomson	-"	E
Latridiidae	<i>Corticaria planula</i> Fallen	-"	E
Biphyllidae	<i>Biphyllus lunatus</i> (Fabr.)	-"	E
Salpingidae	<i>Sphaeriestes stockmanni</i> (Bistrom)	-"	E
Cephaloidea	<i>Stenotrachelus aeneus</i> Payk.	Камбий и древесина	E
Cerambycidae	<i>Acmaeops septentrionis</i> (Thomson)	Камбий	E
	<i>A. marginata</i> (Fabr.)	-"	E
	<i>A. proteus</i> (Kirby)	-"	NA
Anthribidae	<i>Platyrhinus resinosus</i> (Scop.)	Ксилофильные аскомицеты	E
<hr/>			
Diptera			
Empididae	<i>*Hormopeza obliterated</i> Zett.	?	E, NA
	<i>*H. copulifera</i> Mel.	-"	E, NA
Asteiidae	<i>Astiosoma rufifrons</i> Duda	Ксилофильные	E
Platyepezidae	<i>*Microsanias pectipennis</i> (Meig.)	Грибы (?)	E
	<i>*M. pallipes</i> (Meig.)	-"	E
	<i>*M. collarti</i> Chandler	-"	E
	<i>*M. occidentalis</i> Malloch	-"	NA
	<i>*M. imperfecta</i> (Loew)	-"	NA
	<i>*M. austratis</i> Collart	-"	Au
Drosophilidae	<i>Amiota alboguttata</i> (Wahlb.)	Ксилофильные аскомицеты	E
<hr/>			
Lepidoptera			
Noctuidae	<i>Actebia fennica</i> Taucher	Фитофаг	E, NA

Таблица 5 (окончание)

1	2	3	4
Pyralidae	<i>Apomyelois bistriatella</i> Hulst	Ксилофильные аскомицеты	Е

Примечания. Отнесение вида к пирофильным является заключением соответствующего автора цитируемой работы.

по: Krogerus, 1946; Palm, 1951; Lindroth, 1961–1969; Evans, 1971; Hingley, 1971; Chandler, 1978; Campbell, 1984; Lundberg, 1984; Ehnström, Walden, 1986; Paulian, 1988; Ehnström, 1991; CSIRO, 1991; Holliday, 1991; Wikars, 1997; Muona, Rutanen, 1994; Wikars et al., 2004; Buddle et al., 2006; Suda et al., 2009; Гонгальский, 2011; Jalošzyński et al., 2011; Kovalenko, 2011.

* – виды, для которых отмечено привлечение к действующим пожарам (пламени, горячим углям или дыму). ‡ – Распространение: Af – Африка, Au – Австралия, Е – Евразия, NA – Северная Америка, SA – Южная Америка

положил, что *S. quadripunctata* живет глубоко в почве, и когда его ресурсы разрушаются пожаром, он выходит из своих скрытых убежищ и ищет новые подходящие источники пищи и местообитания. Однако даже на первый взгляд такая гипотеза кажется несостоятельной. В таком случае, почему он их ищет на гари, где все разрушено? Да и жизненная форма этого вида явно свидетельствует о его наземном, а не подземном образе жизни (Шарова, 1981).

Еще одна гипотеза, кажущаяся тоже маловероятной, что численность пирофильных видов в лесах настолько низка, что обычными методами учета они не обнаруживаются. Если относительно факультативных пирофилов (как, например, *P. adstrictus*) это предположение можно принять, то для облигатных эта гипотеза также оказывается нежизнеспособной. Возможным объяснением может служить разработанная в последние десятилетия теория метапопуляций, основоположником которой является финский эколог И. Хански (Hanski, 1994, 1998, 2005; последняя из этих публикаций недавно вышла в русском переводе: Хански, 2010). У пирофильных видов имеется чрезвычайно высокая чувствительность к дыму (они могут прилетать на гари за 20 км и более (Schmitz et al., 2002), что было недавно подтверждено и лабораторными исследованиями (Koivula et al., 2006) – см. выше). Это позволяет поддерживать связь между метапопуляциями на больших расстояниях друг от друга. Локальные популяции этих видов, дающие вспышки численности то на одном участке гари, то на другом, и обеспечивают этот процесс. С другой стороны, выжигание вырубок, используемое для стимуляции естественного возобновления лесов и поддержания пирофильных видов в Скандинавии (Granström, 2001), не всегда приводит к желаемым результатам. В частности, выжженные вырубки по сравнению с естественными горящими менее притягательны для пирофильной жужелицы *S. quadripunctata* (Wikars, 1995; Gongalsky et al., 2006). Одной из возможных причин может быть недостаток насекомых-жертв, которые при выжигании вырубок могли бы выжить, спрятавшись под лежащими стволами деревьев. Данная гипотеза частично подтверждается тем, что удаление обломков деревьев перед пожаром значительно изменяет последствия его воздействия на почву (Tinker, Knight, 2000).

Аналогичным вопросом задались испанские орнитологи (Brotos et al., 2005), пытавшиеся выяснить, откуда прилетают птицы на гари. В своей работе они проверяли две гипотезы: заселение нарушенной территории не зависит от способности к расселению

на новые открытые учатки, и, в качестве альтернативы, что оно зависит от расселительной способности. Тогда в первом случае на региональном уровне должны быть сходные сообщества птиц на гаях, а во втором они должны различаться по составу. Результаты работы показали правомочность второй гипотезы, подтверждая, что для птиц восстановление сообществ после пожара зависит от расселительной способности.

2.2. КРАТКОСРОЧНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПОЖАРОВ

Краткосрочные последствия достаточно узко зажаты временными рамками между острыми и долгосрочным, и в ряде случаев проследить, какой этап восстановления идет на конкретной изучаемой гари, довольно сложно. Поэтому в данном разделе будут приведены данные только о некоторых работах, касающихся краткосрочных последствий, а большинство работ и собственные примеры, затрагивающие как краткосрочные, так и долгосрочные последствия, будут рассмотрены в следующем разделе.

Возвращение численности почвенных беспозвоночных после пожаров к исходным значениям происходит за разное время: от 2–6 лет в сухих лесах Австралии (Leonard, 1977) до 13 лет в бореальных лесах Фенноскандии (Huhta, 1971). В неморальных лесах восстановление почвенной фауны происходило через 6–14 лет после однократного пожара, и через 17–24 года после повторных пожаров (Moretti et al., 2006).

Интересное явление наблюдается на склонах Альп – зимние пожары (Moretti et al., 2004). При этом на ряд видов такое явление оказывает положительное влияние, происходит увеличение видового разнообразия жужелиц, журчалок, пчел, ос и пауков. Ряд групп выявил близкие к статистически значимым тренды увеличения разнообразия – клопы, сапроксильные жуки (усачи, златки, рогаи), сетчатокрылые. Единственными, кто снижал видовое разнообразие и/или численность, были мокрицы и жуки-долгоносики.

Как показано выше, в сообществе почвенных животных, обитающих на гаях, основными группами являются те, кто пережил пожар, и те, кто иммигрировал позже. Непосредственно после пожара сообщества почвенных беспозвоночных в лесах умеренной зоны состояли из групп, в норме обитающих в глубоких слоях, например личинок Elateridae (по: Гиляров, 1965) и ногохвосток Nypogastruridae (Henig-Sever et al., 2001). Сходные наблюдения были сделаны и другими исследователями (Ухова и др., 1999; Wikars, Schimmel, 2001). С другой стороны, присутствовали группы, которые быстро заселяли гари. На гари в Национальном парке Тюреста в Швеции быстрая колонизация происходила в основном за счет хорошо расселяющихся групп, таких, как мухи или цикадки, личинки которых были в массе найдены в почве и которые, вероятно, не испытывали пресса хищников на первых стадиях послепожарной сукцессии (см. Пример 2). Численность этих групп на гаях высока обычно в течение первых 2 лет, как, например, для личинок хирономид (Delettre, 1994, 1995). Для детритофагов гари – это источник практически неограниченного количества пищевых ресурсов (горелой древесины, детрита почвы и развивающихся на них грибов и других микроорганизмов). На первых этапах колонизации они могли бы соответствовать моделям, описывающим рост популяции при полном отсутствии конкуренции (Бигон и др., 1989). Многие авторы предполагали, что основной фактор, позволяющий быстро колонизировать гари и развиваться на них пиротфильным группам, это отсутствие хищников (Holliday, 1991).

Тем не менее, экспоненциального роста наблюдать не приходится, и не только отсутствие пресса хищников тому причиной (ведь множество пиротфильных видов, например, жукелиц, именно хищники): следовательно, имеются и другие сдерживающие факторы. С одной стороны, численность пищевых ресурсов для сапрофагов на горях достаточно высока, но отсутствуют подходящие биотопы в измененных пожарами экосистемах (Lamotte, 1975). Здесь отсутствует подстилка, необходимая растительность, а для некоторых групп, возможно, важны и изменившиеся физико-химические условия самих почв (Harper et al., 2005). Таким образом, следуя правилу Либиха, применимому и к процессам, происходящим в сообществах (Hiddink, Kaiser, 2005), вероятно, для хищников на горях лимитирующим фактором является отсутствие биотопов, а не пищевых ресурсов. До тех пор пока биотоп не вернется к предпозарному состоянию, для большинства почвенных животных он не является подходящим. По нашим данным, 4–5-летний период был недостаточен для восстановления биоразнообразия почвенной фауны до исходного уровня (особенно хищников: см. Пример 2). Сообщества почвенных беспозвоночных постепенно возвращаются к предпозарному состоянию только при восстановлении исходной структуры экосистем. Так как восстановление зависит от особенностей группы, представляется целесообразным рассмотреть воздействие пожара на различных почвенных животных. Однако, по данным В.Г. Мородковича с соавт. (2007), некоторые группы беспозвоночных могут восстанавливаться опережающими или, напротив, запаздывающими темпами, по сравнению с восстановлением структуры экосистем. В частности, население пауков восстанавливается быстрее, чем другие характеристики биотопа – растительность и абиотические условия. Примерно через 30 лет сообщества пауков горелых и негорелых участков уже практически неотличимы.

2.3. ДОЛГОСРОЧНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПОЖАРОВ

Многолетние наблюдения за сообществами почвенной фауны на горях довольно редки. В бореальной зоне Канады, на несторевавших участках, окруженных лесами, восстановившимися на горях, изучали жуков, обитающих в подстилке (Gandhi et al., 2001). Возраст пожаров был 15 и 37 лет. Выяснилось, что *Pterostichus empetricola*, короткокрылый партеногенетический вид, был связан исключительно с биотопами, не пострадавшими от пожара. *Nebria crassicornis* также был найден в больших количествах на этих участках. Однако прямой зависимости между видовым богатством и историей экосистем найдено не было, что авторы объясняют хорошей миграционной активностью жуков и временем, прошедшим со времени пожаров. Н.Дж. Холлидей (Holliday, 1991) обнаружил различий в видовом разнообразии и обилии жукелиц между сгоревшим в результате сильного пожара и естественным еловым лесом, где проводились исследования в течение 11-летнего периода. Автор предполагает, что отсутствие различий связано с быстрыми изменениями разнообразия растительности. Он отметил, что доля короткокрылых видов росла с возрастом гари, также как и линейные размеры видов. Это подтверждает гипотезу, что первичные вселенцы – *r*-стратеги, в то время как виды, заселяющие пожарища на более поздних стадиях демутиации, *K*-стратеги. В.М. Емец (1987) оценивал влияние пожаров на микроэволюционные процессы в популяции жукелиц *Pterostichus oblongopunctatus*. Им были рассмотрены морфологические парамет-

ры (количество ямок на левом надкрылье) на гаях и в окружающем лесу в Воронежском заповеднике. В течение первых трех лет популяция на гари деградировала, затем в течение четырех лет данный вид на гари отсутствовал полностью и, наконец, на третьем этапе происходила реколонизация участка жуужелицами данного вида. Новая субпопуляция характеризовалась иными морфологическими параметрами и была относительно стабильной. Автор заключает, что лесные пожары – важный фактор микроэволюции лесных жуужелиц.

Двадцатилетние наблюдения Н.А. Потаповой (2002) на гаях в Окском заповеднике свидетельствуют, что восстановление почвенной фауны не произошло даже за столь долгий срок по причине того, что подстилочный ярус не вернулся к предпоярному состоянию. З.И. Рубцова (1981) отмечает, что со временем увеличивается видовое многообразие сообществ почвенной фауны и снижается процент доминирования одного вида или группы. В более ранней работе Н.А. Потапова (1999) рассматривала восстановительные сукцессии в двух рядах хвойных лесов в Костомукшском заповеднике через 24, 73, 115, 143 и 220 лет после пожаров. В работе использованы данные как по численности беспозвоночных, оцененных с помощью ручной разборки, так и по динамической плотности, оцененные с помощью ловушек Барбера. В отличие от плотности населения почвенной фауны, активность поверхностно обитающих беспозвоночных была статистически значимо выше на молодой гари и снижалась по мере смыкания крон и уменьшения освещенности и прогрева поверхности почвы. Среди почвенных животных в процессе восстановления отмечена тенденция перехода от преобладания подстилочного комплекса (пауки, косянки, жуужелицы и др.) в сосняке 24-летнего возраста к доминированию почвенных форм (дождевые черви, геофилиды, проволочники) в сосняках 73- и 143-летнего возраста. Прямой корреляции между численностью мезофауны и давностью пожара автором прослежено не было. В неморальных лесах в Швейцарии наиболее устойчивыми к пожарам среди почвенной мезофауны были летающие зоофаги, а также фитофаги. Зоофаги эпигейные и полинофаги проявляли промежуточную устойчивость, а зоофаги почвенно-подстилочные и сапроксилофаги – наименьшую (Moretti et al., 2006).

Нерешенными проблемами изучения долгосрочной динамики мезофауны на гаях остаются закономерности смены экологических (трофических, топических и др.) групп и оценка постоянства таких смен в различных географических условиях. Решению этих проблем и было посвящено несколько работ автора с коллегами, которые и приводятся здесь в качестве примеров.

Пример 2. Динамика восстановления мезофауны после пожаров в бореальных лесах

В качестве примера долгосрочной динамики восстановления почвенной фауны на гаях были изучены четыре гари в бореальной зоне, из них для трех проанализирована межгодовая динамика: два в центральной Швеции (Национальный парк Тюреста) и одно в окрестностях Петрозаводска (около деревни Царевичи). Данная глава посвящена сравнению гарей сходного размера в Швеции и Карелии. Третий участок, в Архангельской области, использован для сравнения географических аспектов восстановления, данные по нему приведены в главе 2.4 (рис. 14, вклейка).

Участок в центральной Швеции. В августе 1999 г. в центральной части Национального парка Тюреста, занимающегося охраной около 4700 га сосновых лесов, про-

изошел пожар площадью 450 га. Горелый участок располагается в 20 км к югу от Стокгольма (59°10' с.ш., 18°20' в.д.). Климатическая характеристика района приведена в табл. 6. Ландшафт гетерогенный, состоящий из многочисленных понижений и повышений. Повышения представляют собой в основном выходы гранитов, зачастую лишённые растительности, а понижения – участки с повышенной влажностью из-за слабой дренированности. На повышениях произрастает редкостойный сосновый (*Pinus sylvestris*) лес с березой (*Betula pendula*), в то время как в понижениях в основном наряду с сосной произрастает другой вид березы (*Betula pubescens*) из-за частой заболоченности. На склонах встечаются участки с елью (*Picea abies*) и осиной (*Populus tremula*). Основу древостоя составляют 150–300-летние деревья, а сам участок леса в Тюресте никогда не подвергался масштабной лесозаготовительной деятельности.

Длительная засуха, предшествовавшая пожару 1999 г., а также жаркая и ветреная погода во время пожара, привели к тому, что пожар был интенсивным и зачастую выжигал органический горизонт почвы полностью. В основном такое наблюдалось на повышениях, тогда как в заболоченных низинах полного выгорания не происходило. Кроновый пожар затронул около 5% территории (Gongalsky et al., 2008c). Несмотря на это, при пожаре погибло около 90% деревьев, в основном за счет поражения огнем корней и последующего вывала стволов. В декабре 1999 г. около 80% оставшихся стоять деревьев было вывалено в результате штормового ветра, а в последующую зиму этот процент увеличился (L.-O. Wikars, личное сообщение).

Участок в центральной Карелии. Гарь около деревни Царевичи, в 28 км к северу от Петрозаводска (61°59' с.ш., 34°11' в.д.) располагается в более суровых климатических условиях: здесь холоднее, чем в центральной Швеции, зима дольше, а лето короче и прохладнее (табл. 6). Значительная облачность, высокая влажность и изменчивая погода – особенности всех сезонов в Карелии.

В Карелии хвойные леса – доминирующий тип растительности. В районе исследования на возвышениях, отделенных озерами, произрастает редкий сосновый лес (*Pinus sylvestris*) с участием березы повислой (*Betula pendula*) и рябины (*Sorbus aucuparia*). Понижения также покрыты березой пушистой (*B. pubescens*). Пожар площадью 24 га случился в начале сентября 2001. На дренированных участках до пожара доминировали *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea*, а также лишайники *Cladina* spp. Влажные участки были покрыты сообществами из *B. pubescens*. Первые годы после пожара вместе с подростом брусники (*V. vitis-idaea*) и черники (*V. myrtillus*) доминировали *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus* и *Senecio* spp. Начальное значение рН составило 4,40 в лесу и увеличилось до 4,68–4,77 на краевых и центральных участках соответственно (Gongalsky, Persson, 2013).

Таблица 6. Климатические характеристики районов изучения мезофауны на гарях

	Тюреста	Царевичи	Архангельск
Среднегодовая t °С воздуха	5,8	2,4	2,2
Средняя t °С воздуха в феврале	-3,5	-9,9	-14
Средняя t °С воздуха в июле	+17,2	+16,6	15
Количество осадков, мм	554	600	500
Число дней с t выше 0°С	230	125	110

Участок на юге Архангельской области. Район расположен недалеко от Устьянской учебно-научной станции Московского государственного университета (УНС МГУ). Пробы отбирали в беломошно-зеленомошном сосняке на подзолистых текстурно-дифференцированных с вложенным б-гумусовым подзолом почвах 13.07.2007 г. в ненарушенном лесу и на гари 2005 г. В негорелом лесу сомкнутость крон составляла 0,5, в подросте доминировала сосна, подлесок отсутствовал. Травяно-кустарничковый покров состоял из черники, брусники, вереска обыкновенного. Проективное покрытие составило 75%. В моховом покрове присутствовал *Polytrichum sp.* На гари степень сомкнутости крон была около 0,1. Подлесок отсутствовал; травяно-кустарничковый покров состоял из брусники, черники, щучки извилистой (*Deschampsia flexuosa*). Проективное покрытие 5–10%. Мохово-лишайниковый покров (проективное покрытие 3%) состоял из *Pleurozium sp.*, *Dicranum sp.*, *Cladonia sylvatica*.

На каждом из изучаемых участков было заложено по 2 трансекты (рис. 15). Участки располагались следующим образом: контроль (негорелый лес) на расстоянии не менее 50 м от края гари, крайние участки на расстоянии 30–50 м от края леса, и центральные участки на расстоянии около 100 м от края леса.

В данном примере приведены результаты для двух участков, Карелии и Швеции, данные по Архангельской области значительно менее детальны и приводятся лишь для сравнения в главе 2.4.

Всего в НП Тюреста было обнаружено 54 таксономических группы почвенных беспозвоночных (Приложение 1). Численность почвенных беспозвоночных варьировала в широких пределах в течение срока наблюдений (3700–8200 экз./м²) (рис. 16). Наибольшей численности достигали личинки жуков – мягкотелок и шелкоунов, а также двукрылых – звонцов, галлиц и толкунчиков. Одной из наиболее обильных групп были трипсы, иногда достигая максимальной численности среди почвообитающих животных. В негорелом лесу также были обильны пауки, кивсяки, косянки и геофилы (Приложение 1)

В пробах 2001 г., собранных на гари в НП Тюреста, общая численность почвенных беспозвоночных (1040 экз./м²) была намного меньше, чем в контроле.

Общая численность и в лесу и на гари возрастала год от года, при этом крайний участок практически не отличался от центрального по численности. После пожара впервые (в 2003 г.) обнаружены дождевые черви и псевдоскорпионы в количестве нескольких экземпляров.

Почвенные беспозвоночные на гари в Петрозаводске достигали численности от 800 до 1500 экз./м² (рис. 17). Количество таксономических групп варьировало от 12 до 18, будучи всегда минимальным на горелых участках. Общая численность на крайнем и центральном участках статистически значительно различались ($p < 0,05$) в 2004 г, на третий год после пожара, но в

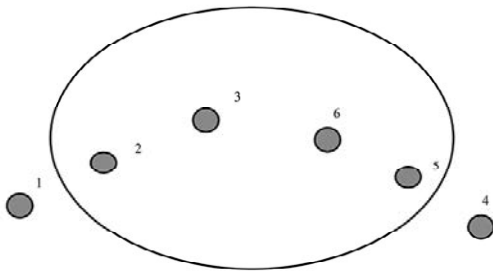


Рис. 15. Схема взятия почвенных проб в лесу и на гари в Швеции, Карелии и Архангельской обл.: участки 1 и 4 – лес, участки 2 и 5 – края гари, участки 3 и 6 – центр гари. Расстояние между точками в трансекте – около 100 м.

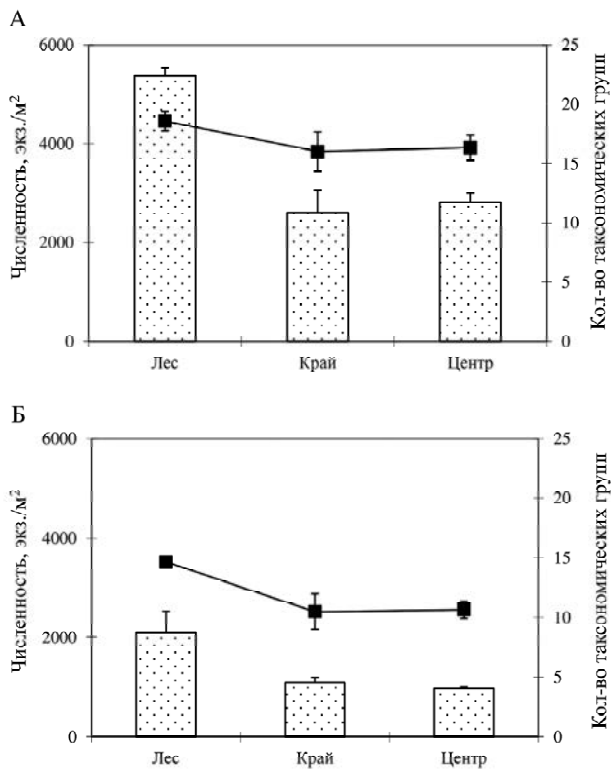


Рис. 16. Численность ($m \pm S.E.$, $n=2$, столбцы) и количество таксономических групп (точки) на участках в Тюресте (А) и Петрозаводске (Б). Численность в лесу была достоверно выше ($p < 0,05$), чем на краевом и центральном участках на обоих участках гарей.

2005–2007 гг. различий не было. Различия были вызваны наличием большого числа трипсов в 2004 г. Данные состава почвенной фауны контрольного участка в Петрозаводске не сильно отличаются от сходных местообитаний в Костомукшском заповеднике (Потапова, 1989; Рыбалов, Камаев, 2011а, 2011б), хотя отличия по численности существенны за счет применения авторами ручной разборки проб.

Численность на двух выгоревших участках в НП Тюреста в первые годы наблюдений начала восстанавливаться, приближаясь к исходной численности в негорелом лесу. Однако после трех лет эта тенденция перестала быть устойчивой (рис. 17В)

В Петрозаводске относительная численность, нормированная к таковой в лесу, варьировала от 38 до 73%, не выявляя тенденции к восстановлению (рис. 17Г)

Диаграмма, построенная методом главных компонент для всех 64 таксономических групп, обнаруженных в НП Тюреста и в Петрозаводске, выявила видимые кластеры (рис. 18). Сообщества в Тюресте и Петрозаводске отличались друг от друга, расположившись вдоль 2-й оси диаграммы. Однако эта ось описывает лишь 4% вариальности.

Динамика численности отдельных групп. Среди всех таксономических групп, обнаруженных во время исследования, 17 имели статистически значимое изменение численности на гари (табл. 7). Среди них у 13 численность была ниже, чем в контроле.

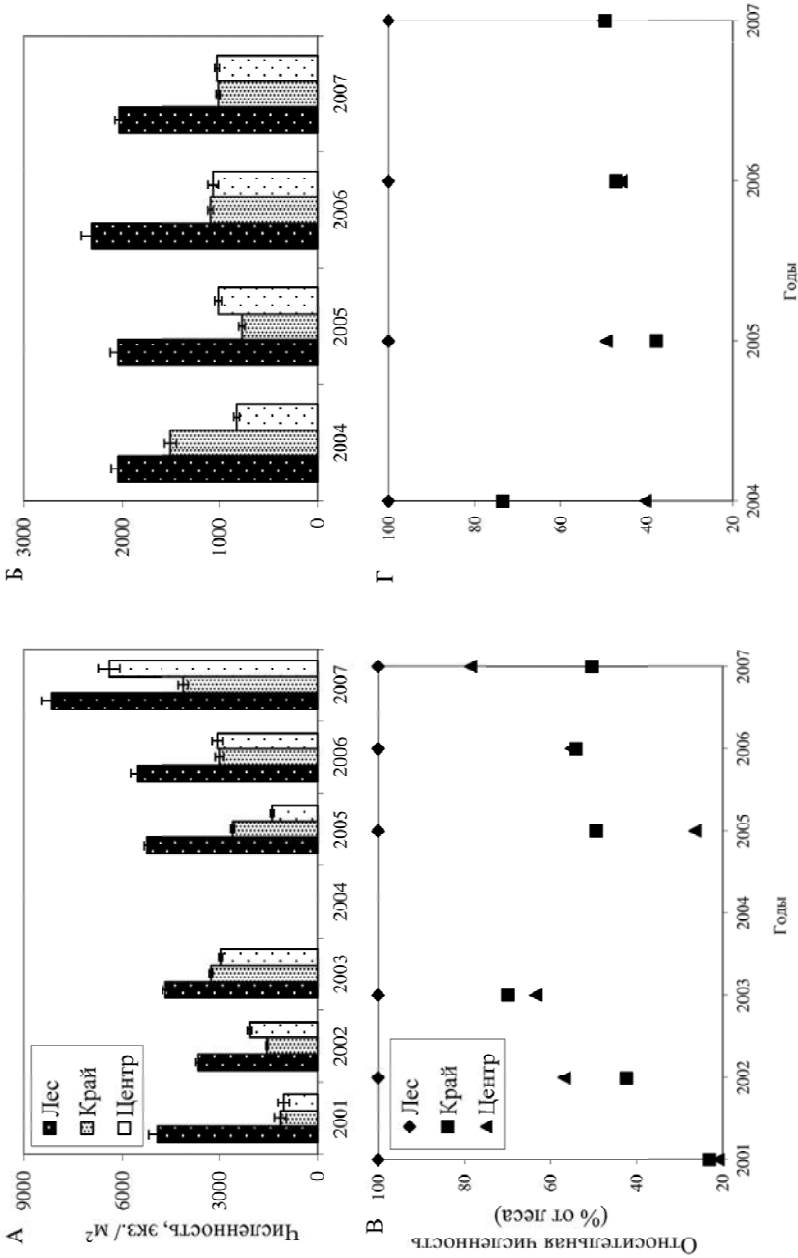


Рис. 17. Численность ($m \pm S.E.$, $n=2$) (А, Б) и относительная численность, нормированная к таковой на участке в лесу (в %) (В, Г) на участках в Тюресте (А, В) и Петрозаводске (Б, Г).

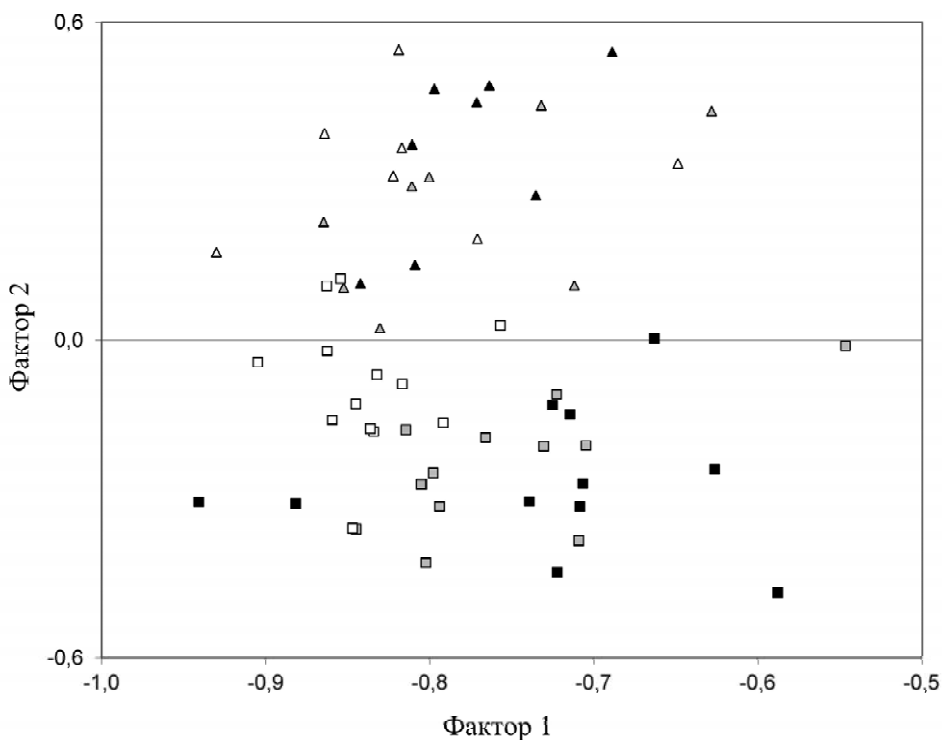


Рис. 18. Ординационная диаграмма (PCA), построенная на $\log(n+1)$ -трансформированных данных численности мезофауны в Тюресте (квадраты) и Петрозаводске (треугольники). Незаштрихованные значки обозначают лесные участки, серые – краевые, а белые – центральные участки на гари. Фактор 1 объясняет 32,5% вариальности, фактор 2 – 4,1%.

Обитатели глубоких горизонтов почвы, личинки мягкотелок и щелкунов, наиболее сильно снизили численность на гари. Некоторые поверхностно обитающие группы, такие как пауки, не восстановили своей численности в течение всего периода наблюдений (рис. 19А). Диплоподы также снижали свою численность на гари, но некоторые из них проникли на краевой участок в 2003 и 2005 гг. Позднее различий между двумя горелыми участками практически не осталось. Группы, питающиеся соками растений, такие как трипсы, наоборот, увеличивали свою численность на гари (рис. 19Е). Сходным образом вели себя и цикадки, представленные в подавляющем большинстве нимфами (рис. 19Д). Сходный характер восстановления был у этих групп и в Петрозаводске (рис. 19).

Для анализа расселительной способности все группы беспозвоночных были разделены на немобильных и мобильных. К первым отнесены все многоножки, дождевые черви и все отряды паукообразных, кроме пауков, моллюски. Ко второй группе отнесены все прочие беспозвоночные, обнаруженные нами в почве. Разделения на постоянно и временно присутствующих в пределах биотопа беспозвоночных, как это было предложено А.В. Маталиным и К.В. Макаровым (Matalin, Makarov, 2011) для жуужелиц, не проводили.

В Тюресте доля мобильных групп в сообществе почвенных животных резко возросла на гари (рис. 20А), в то время как резидентные группы лишь через несколько лет

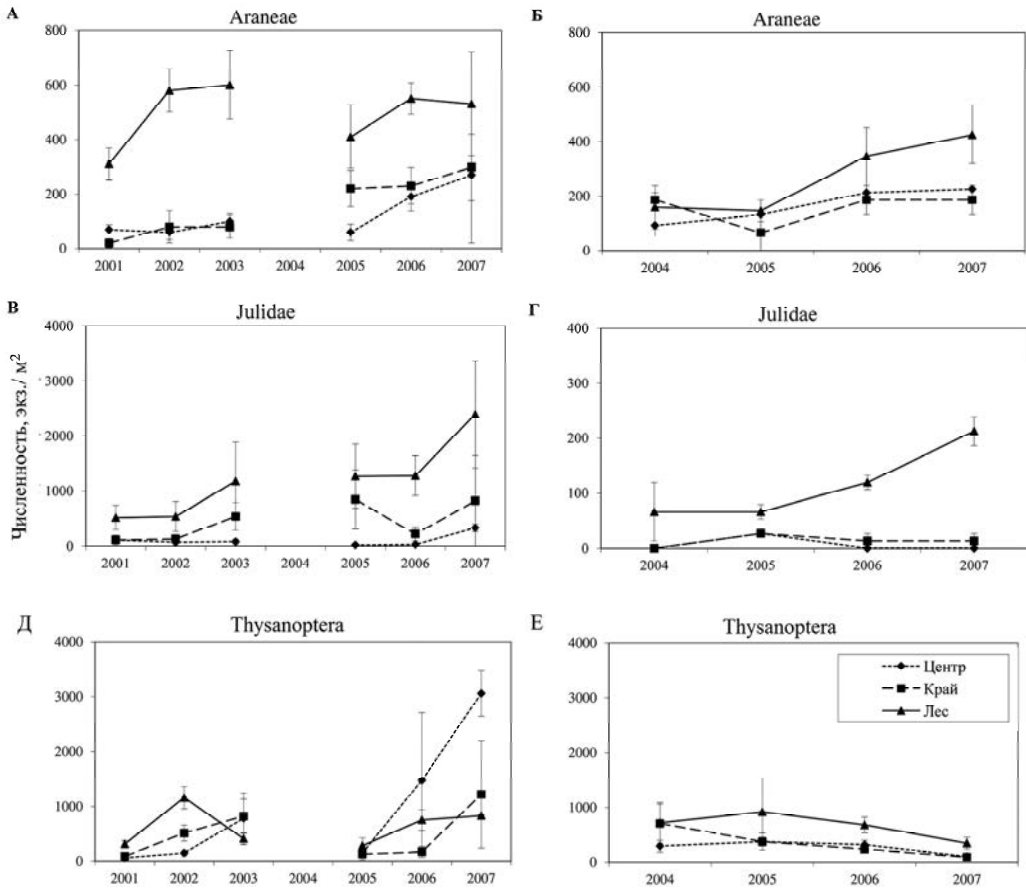


Рис. 19. Динамика численности ($m \pm S.E.$, $n = 2$.) основных таксономических групп в центре, на краю гари и в лесу на гарях в Тюресте (А, В, Д) и Петрозаводске (Б, Г, Е). Результаты статистических тестов приведены в табл. 7.

ненамного увеличили свою численность на этих участках (рис. 20Б). С течением времени резидентные группы, такие как двупарноногие и губоногие многоножки, а также дождевые черви (Приложение 1), начали проникать на гарь. В то же время возрастание численности беспозвоночных в лесу выглядит необъяснимым.

В Петрозаводске и мобильные и резидентные группы имели более низкую численность на гарь по сравнению с лесом, но в течение семи лет после пожара не наблюдалось тенденции к увеличению (рис 20В, Г).

Модельные группы, иммигрирующие на гарь, должны быть хорошо заметны среди резидентных групп (слабо способных к полету). В частности, наблюдалась постепенная иммиграция геофилид, лжескорпионов, кивсяков (рис. 21, 22).

Трофическая структура сообществ. Относительная численность различных трофических групп (фито-, сапрофагов и хищников) значительно различалась между горелыми и негорелыми участками в НП Тюреста (рис. 23, 24).

Таблица 7. Достоверное влияние ($p < 0,05$) района (Тюреста/Петрозаводск), участка (лес, край, центр), года отбора проб (2005–2007 гг.) и взаимодействия участок*год на число таксономических групп, численность и биомассу почвенной мезофауны и основных трофических групп по данным обобщенной линейной модели (GLM).#

	Фактор	Эффект	<i>F</i>	<i>P</i>
1	2	3	4	5
Число таксономических групп	Район	T>P	50,4	0,00
	Год	n.s.	0,3	0,75
	Участок	n.s.	2,5	0,11
<i>Численность</i>				
Всего	Район	T>P	74,0	0,00
	Год	+	5,9	0,01
	Участок	M>E,C	10,4	0,00
Надземные фитофаги	Район	T>P	12,0	0,00
	Год	n.s.	1,9	0,17
	Участок	n.s.	0,7	0,49
Микробо-детритофаги	Район	T>P	34,9	0,00
	Год	+	5,4	0,01
	Участок	M>E,C	12,2	0,00
Хищники	Район	T>P	78,7	0,00
	Год	n.s.	1,1	0,35
	Участок	M>E,C	20,8	0,00
Araneae	Район	T>P	10,7	0,00
	Год	n.s.	3,1	0,07
	Участок	M>E,C	8,6	0,00
Asilidae L	Район	n.s.	3,4	0,08
	Год	n.s.	0,9	0,43
	Участок	M>E,C	4,2	0,03
Cantharidae L	Район	T>P	43,2	0,00
	Год	+	13,6	0,00
	Участок	M>E,C	24,3	0,00
Carabidae I	Район	T>P	27,4	0,00
	Год	-	4,2	0,03
	Участок	n.s.	2,9	0,08
Cecidomyiidae L	Район	T>P	38,3	0,00
	Год	n.s.	0,7	0,53
	Участок	n.s.	14,0	0,00
Cicadellidae	Район	T>P	4,6	0,05
	Год	n.s.	0,2	0,79
	Участок	n.s.	1,1	0,35

Таблица 7 (продолжение)

1	2	3	4	5
Curculionidae I	Район	T>P	5,1	0,04
	Год	n.s.	1,5	0,25
	Участок	n.s.	1,3	0,30
Elateridae I	Район	T>P	9,0	0,01
	Год	n.s.	3,0	0,08
	Участок	n.s.	3,0	0,08
	Год* Участок		6,0	0,00
Elateridae L	Район	T>P	24,4	0,00
	Год	n.s.	3,3	0,06
	Участок	M>E,C	5,5	0,01
Empididae L	Район	T>P	6,4	0,02
	Год	n.s.	1,0	0,40
	Участок	M>E,C	5,5	0,01
Geophilidae	Район	T>P	8,6	0,01
	Год	n.s.	2,7	0,10
	Участок	n.s.	0,1	0,89
Hemiptera	Район	T>P	7,3	0,01
	Год	n.s.	0,1	0,95
	Участок	n.s.	0,3	0,72
Julidae	Район	T>P	13,2	0,00
	Год	+	5,6	0,01
	Участок	M>E,C	6,2	0,01
Lithobiidae	Район	T>P	7,0	0,02
	Год	n.s.	0,5	0,61
	Участок	n.s.	0,1	0,90
Lumbricidae	Район	T<P	14,7	0,00
	Год	+	0,7	0,50
	Участок	M>E,C	6,0	0,01
Muscidae L	Район	T>P	5,2	0,04
	Год	n.s.	1,8	0,19
	Участок	n.s.	0,2	0,86
Noctuidae L	Район	T>P	10,7	0,00
	Год	n.s.	0,7	0,51
	Участок	n.s.	0,2	0,79
Ortheziidae	Район	n.s.	0,2	0,65
	Год	n.s.	0,2	0,85
	Участок	M<E,C	5,4	0,01

Таблица 7 (окончание)

1	2	3	4	5
Pseudoscorpiones	Район	T>P	6,2	0,02
	Год	+	5,7	0,01
	Участок	n.s.	1,5	0,24
Sciaridae L	Район	T>P	8,0	0,01
	Год	n.s.	0,5	0,61
	Участок	n.s.	0,1	0,88
Thysanoptera	Район	T>P	8,7	0,01
	Год	n.s.	3,0	0,07
	Участок	n.s.	2,3	0,13
<i>Биомасса</i>				
Общая	Район	T>P	33,3	0,00
	Год	+	7,4	0,00
	Участок	M>E,C	22,0	0,00
Наземные фитофаги	Район	T>P	11,2	0,00
	Год	n.s.	0,4	0,71
	Участок	n.s.	0,3	0,74
Микробо- детритофаги	Район	n.s.	0,1	0,80
	Год	+	3,5	0,05
	Участок	M>E,C	10,6	0,00
Хищники	Район	T>P	114,1	0,00
	Год	+	8,9	0,00
	Участок	M>E,C	23,9	0,00

Примечание. Указано снижение (–) или увеличение (+) параметра после пожара (Участок) или со временем (Год). F – критерий Фишера, p – уровень достоверности, M – лес, E – край, C – центр, T – Тюреста, P – Петрозаводск, n.s. – не достоверно. L – личинки и I – имаго насекомых. Эффекты для биомассы для отдельных групп не показаны, т.к. они повторяют эффекты численности. Взаимодействия Год*Участок недостоверны, если не указаны в соответствующей строке.

На выгоревших участках после пожара в 2001 г. численность всех трофических групп была минимальной. Однако уже на следующий после пожара год численность фитофагов возросла значительно. Цикадки, заполонившие гарь на первый год, были замещены трипсами и тлями. С другой стороны, не было отмечено восстановления численности сапрофагов и хищников. Даже спустя 6 лет после пожара сарофаги-детритофаги были в 5–6 раз менее обильны по сравнению с лесом.

Восстановление почвенной мезофауны на гари в Петрозаводске протекало по аналогичной схеме, хотя фитофаги не были столь многочисленны на гари (рис. 25, 26). Численность сапрофагов-детритофагов была снижена на гари в несколько раз.

Сходные эффекты обнаружены в сосняках Окского заповедника (Потапова, 1981б). Суммарная численность почвенных беспозвоночных на 5-й год послепожар-

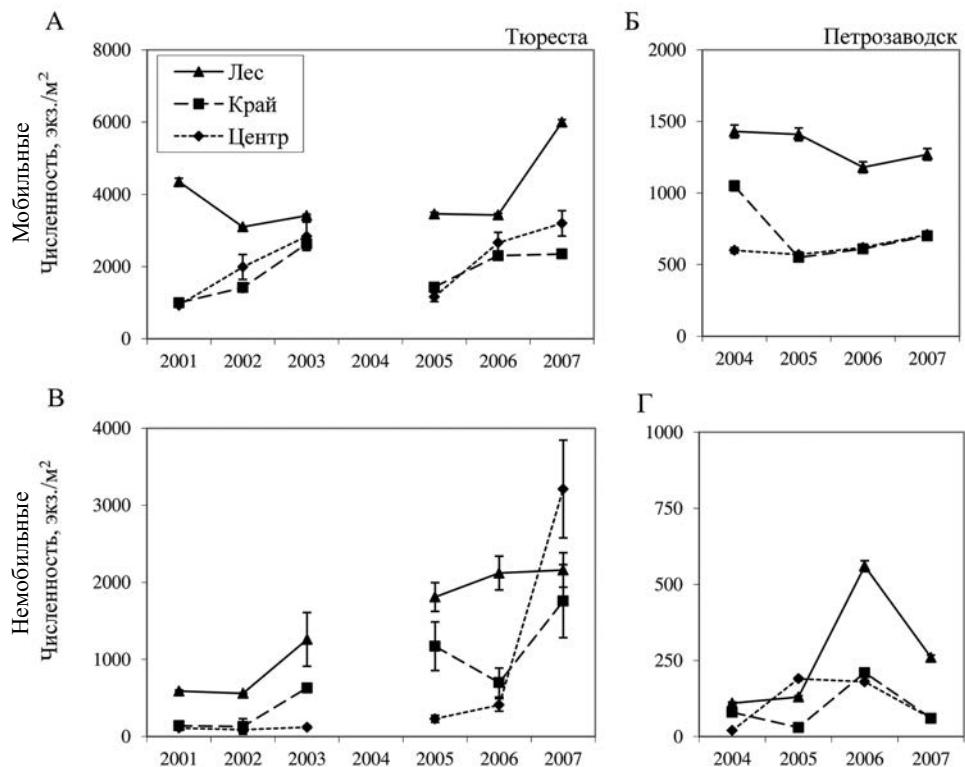


Рис. 20. Динамика численности ($m \pm S.E.$, $n = 2$) мобильных (А, В) и немобильных (Б, Г) почвенных беспозвоночных в центре и на краю гари и в лесу на гарях в Тюресте и Петрозаводске.

ной сукцессии была одного порядка как на контрольных, так и на нарушенных участках. Однако состав и обилие представителей разных групп были весьма различны. На нарушенных участках было заметно резкое обеднение подстилочного комплекса. В несколько раз сократилась численность дождевых червей (в сосняках обнаружены типично подстилочные виды *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi*), кивсячков (*Schisophyllum sabulosum*), косянок и пауков. Это было связано, видимо, не только с уменьшением запасов подстилки на гарях и количества пищи для сапрофогов, но и со снижением уровня влажности местообитания, к которому кивсячки, косянки, черви, многие пауки весьма чувствительны. Последним можно объяснить и тенденцию к уменьшению численности почвенно-подстилочных личинок щелкунов. С другой стороны, на гарях Окского заповедника высокой численности достигал листоед *Adoxus obscurus*, трофически связанный с типичным растением послепожарных сукцессий – иван-чаем. Столь же велика в почвах нарушенных участков была численность личинок и имаго пилюльчиков (Curculionidae). Листоед *A. obscurus* и пилюльчики практически отсутствовали на контрольных участках (Потапова, 1981б).

Особенностью восстановления послепожарных сообществ является непредсказуемая динамика доминантов и субдоминантов среди мезофауны, которая приводит к увеличению числа потенциальных доминантов на гарях по сравнению с негорелым

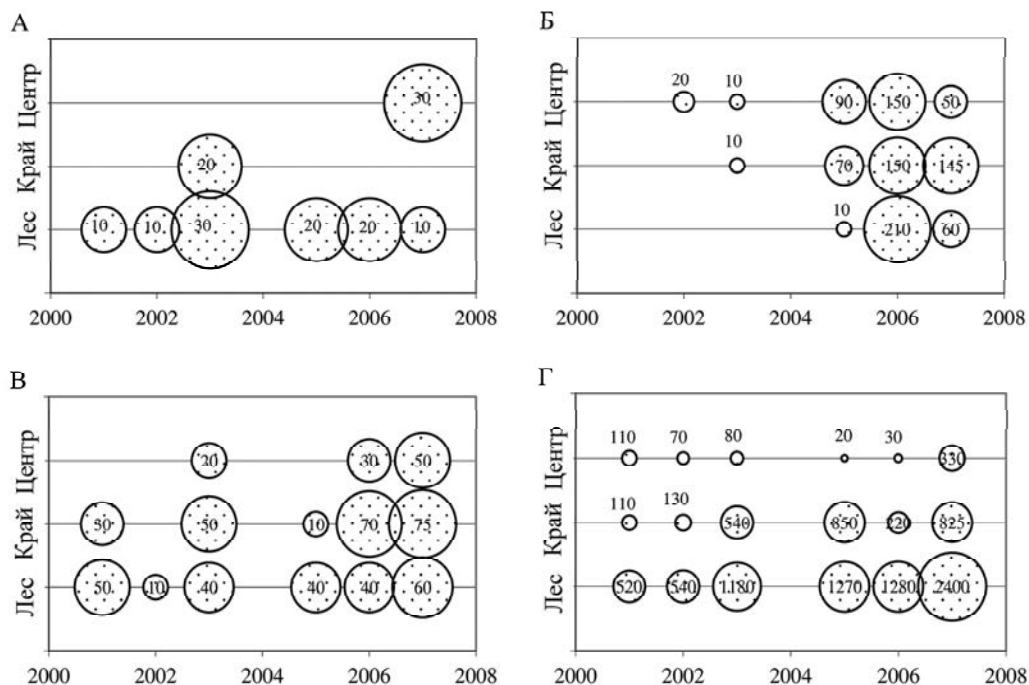


Рис. 21. Динамика численности (экз./м²) немобильных таксономических групп: (А) Pseudoscorpiones, (Б) Geophilidae, (В) Lithobiidae, (Г) Julidae в лесу и на гари (на краю и в центре) в НП Тюреста.

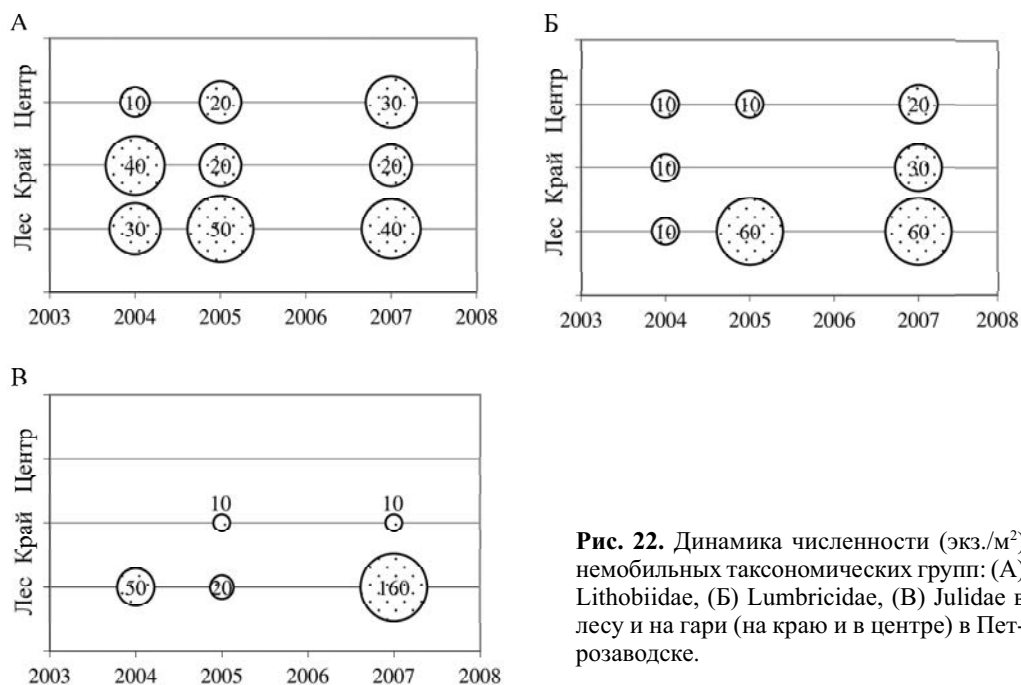


Рис. 22. Динамика численности (экз./м²) немобильных таксономических групп: (А) Lithobiidae, (Б) Lumbricidae, (В) Julidae в лесу и на гари (на краю и в центре) в Петрозаводске.

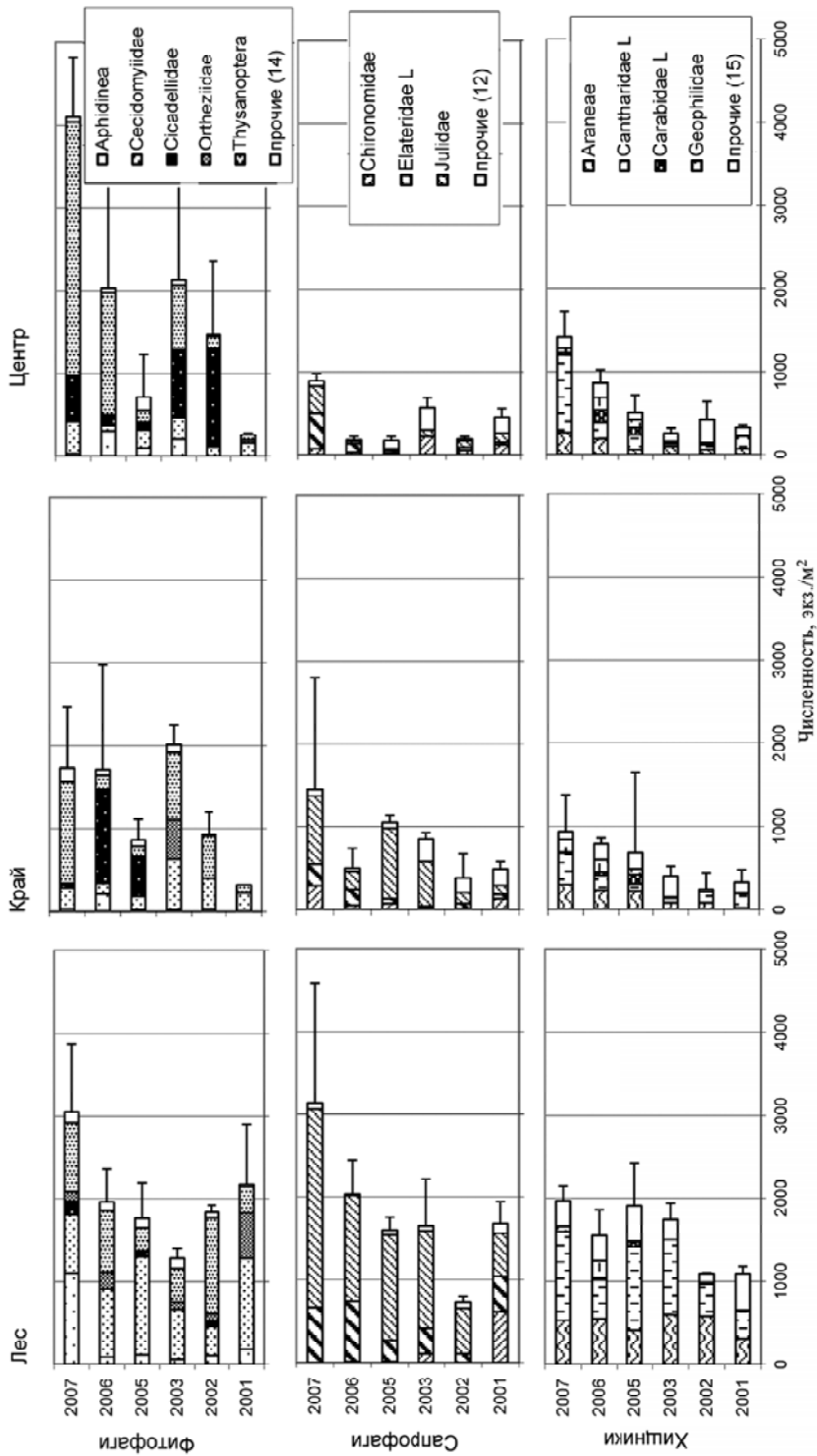


Рис. 23. Численность (экз./м²) основных трофических групп почвенной мезофауны на гари в Торесте в центре, на краю и в негорелом лесу.

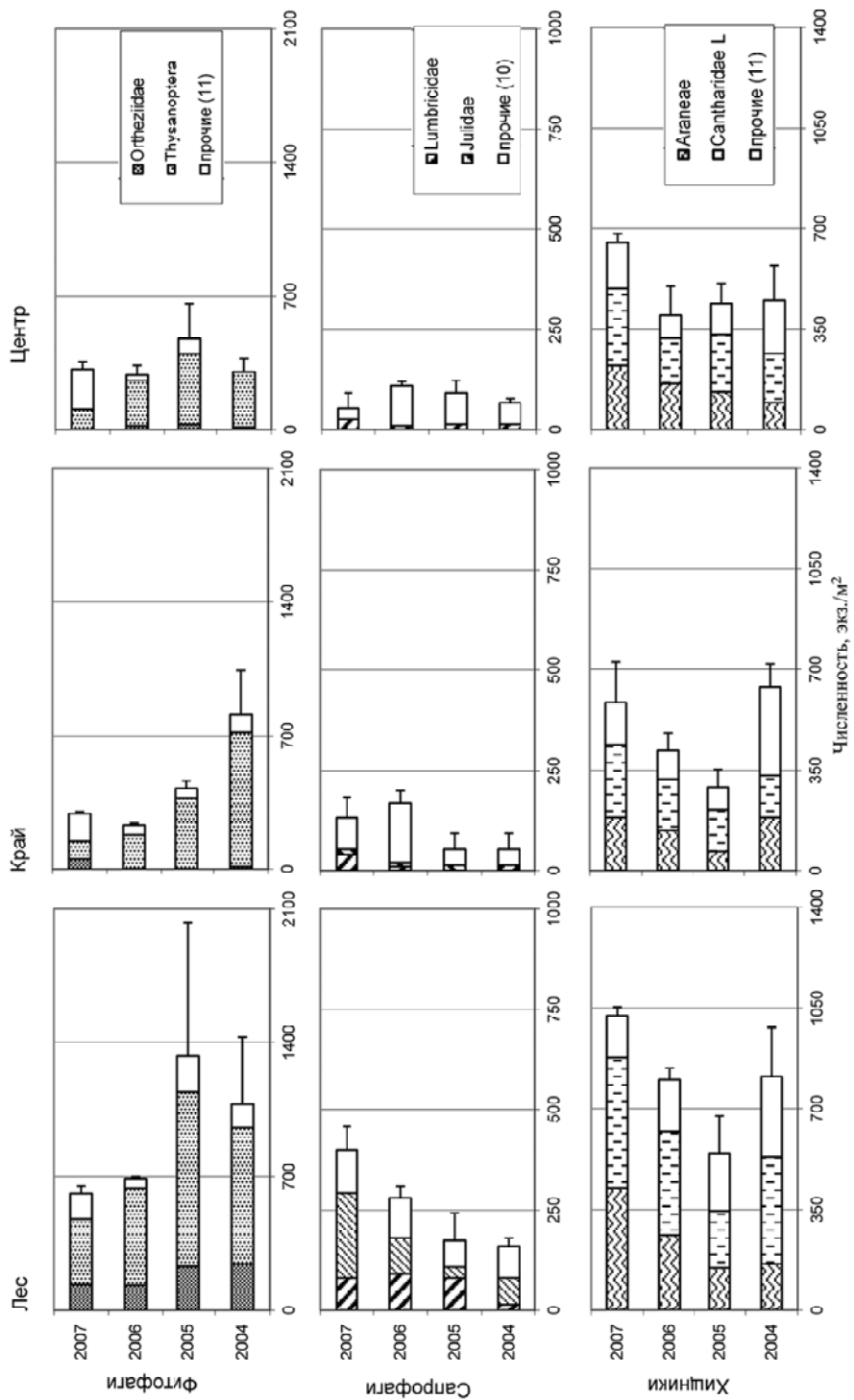


Рис. 24. Биомасса (экз./м²) основных трофических групп почвенной мезофауны на гари в Тюресте в центре, на краю и в негорелом лесу.

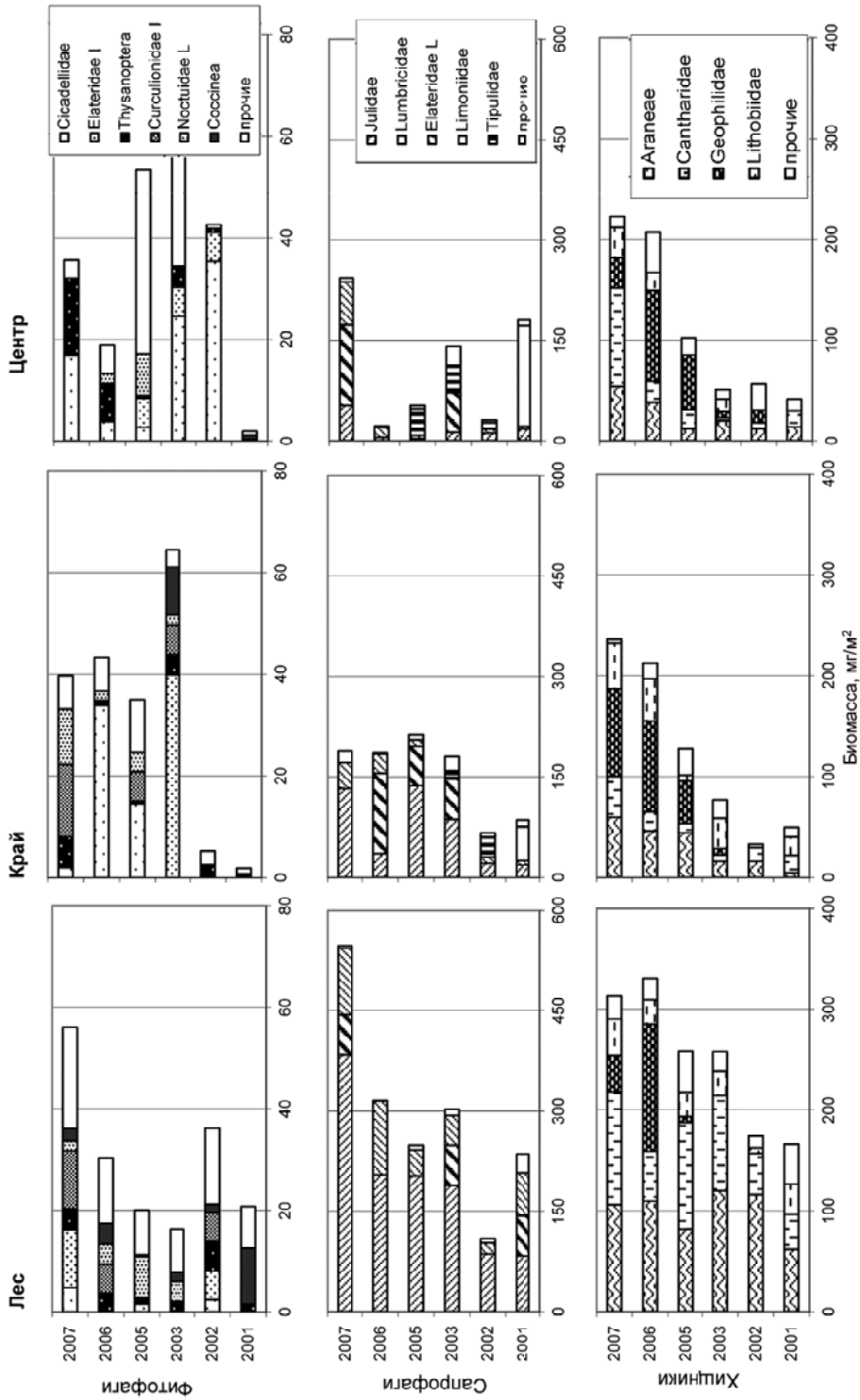


Рис. 25. Численность (экз./м²) основных трофических групп почвенной мезофауны на гари в Петрозаводске в центре, на краю и в негорелом лесу.

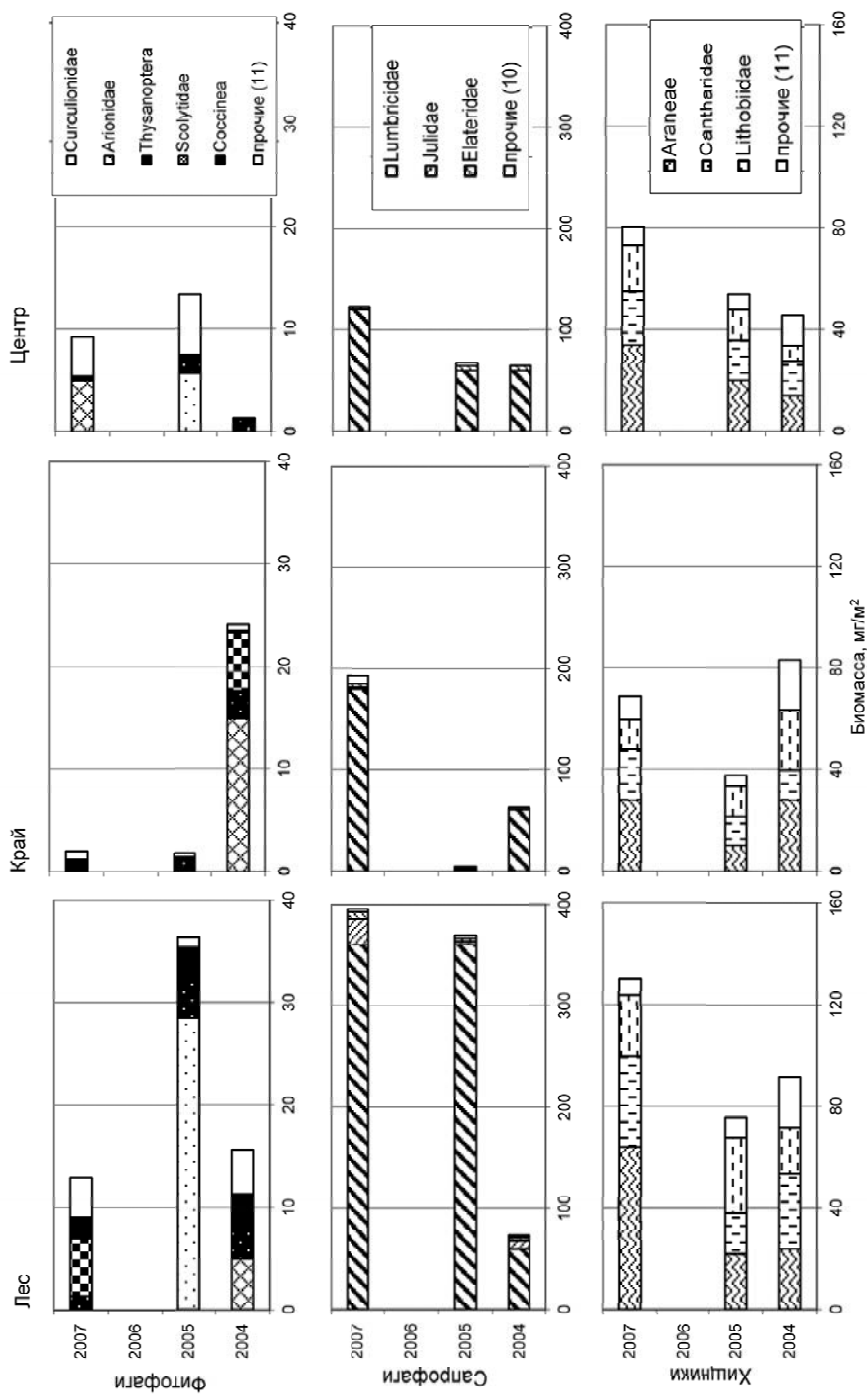


Рис. 26. Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^2$) основных трофических групп почвенной мезофауны на гари в Петрозаводске в центре, на краю и в негорелом лесу.

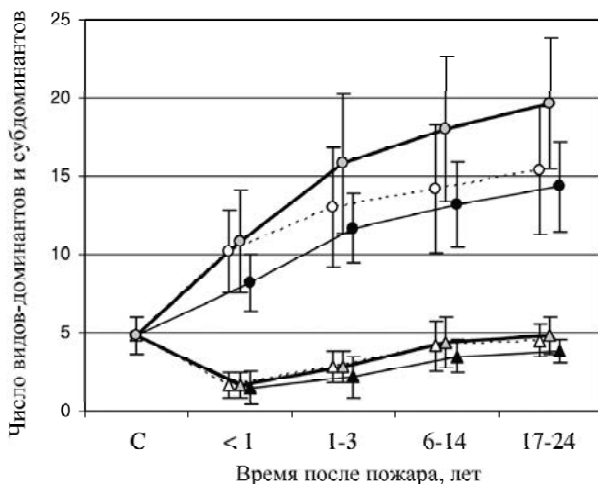


Рис. 27. Изменение числа доминантов и субдоминантов в сообществе почвенных беспозвоночных после пожара (по: Moretti et al., 2006). Кружками отмечены виды на гари, треугольниками – в ненарушенном лесу. Черная заливка – однократный пожар, белая – многократный. Жирная линия и серые символы отражают показатели для обоих типов пожара.

лесом в несколько раз (рис. 23, 25). Такая особенность была отмечена для таксоценов коллембол Н.А. Кузнецовой (2003, и последующие работы) в экосистемах с разными типами нарушений и экстремальных воздействий. Она предложила использовать число потенциальных доминантов на участке как один из показателей его нарушенности. Независимо сходные данные были получены М. Моретти с соавт. (Moretti et al., 2006), показавшими аналогичное явление в сообществах почвенной мезофауны на гари в Швейцарии (рис. 27).

2.4. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ ПОСЛЕ ПОЖАРА В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Географические особенности расположения участка гари могут быть одним из факторов, оказывающих влияние на скорость и пути восстановления сообществ. Для проверки этой гипотезы были сравнены три гари в центральной Швеции, Карелии и в южной части Архангельской области (рис. 14). На каждом участке были исследованы таксономический состав, численность, структура доминирования почвенной мезофауны на гари и в незатронутом пожаром местообитании. Описание участков и данные по Швеции и Карелии приведены в примере 2.

Сообщества мезопедобионтов на юге Архангельской области. Численность почвенных беспозвоночных в лесу составила в среднем 1605 экз./м² (табл. 8, рис. 28), что несколько больше, чем на краю гари (1065 экз./м²). В центре участка гари этот показатель был значительно ниже, только 487 экз./м².

Доминирующей группой среди почвенных животных в лесу являлись трипсы – более 800 экз./м², субдоминантами личинки комаров-звонцов (237), третьей по обилию группой были галлицы (158) (табл. 8). Структура сообщества на краю гари была предельно проста: среди 8 групп доминантом были трипсы с еще более высокой

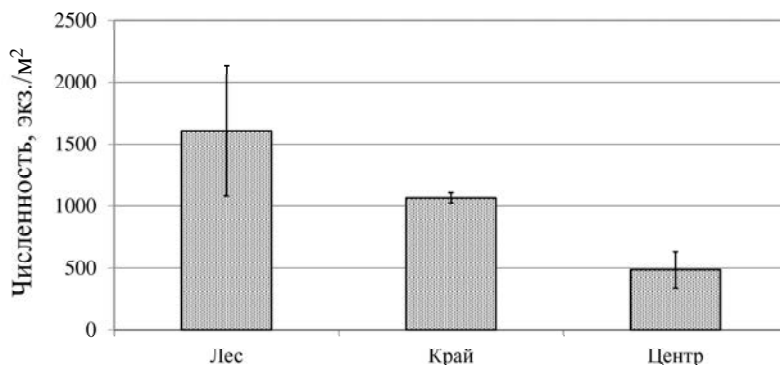


Рис. 28. Численность почвенной мезофауны ($m \pm S.E.$, $n = 2$) в негорелом лесу, на краю гари и в ее центре на участке на юге Архангельской области в 2008 г.

Таблица 8. Численность почвенной мезофауны экз./м² на юге Архангельской области.

Таксономические группы		Лес	Край	Центр
Пауки	Araneae	92 ± 39	39	39
Трипсы	Thysanoptera	868 ± 13	935 ± 447	263 ± 158
Сеноеды	Psocoptera		13	26
Клопы	Hemiptera	26		26
Кружевницы	Tingidae	13		
Жесткокрылые	Cantharidae L	13		
Жужелицы, имаго	Carabidae I			26
Жужелицы, личинки	Carabidae L	13	13	39
Щелкуны	Elateridae L	13		
Стафилиниды, имаго	Staphylinidae L	13	13	13
Стафилиниды, личинки	Staphylinidae I	39		26
Пилюльщики	Byrrhidae L		13	13
Лейодиды	Leiodidae I	13	13	
Комары-звонцы	Chironomidae L	237 ± 0		
Галлицы	Cecidomyiidae L	158 ± 13	26	13
Кол-во таксономических групп		10,0 ± 1,5	8 ± 1	7 ± 1
Средняя численность, экз./м ²		1605 ± 526	1065 ± 40	487 ± 145

численностью, чем в лесу (935 экз./м²). Ни одна другая группа на этом участке не достигала таких же значений численности. В центре гари разнообразие в пересчете на пробу было меньше (7), 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 юга Архангельской области по сравнению с участками в Швеции и Карелии (Пример 2), следует обратить внимание на тот факт, что она наиболее простая из всех исследованных участков (табл. 8). Единственная ярко выраженная группа в наиболее восточном районе из этой трансекты – трип-

сы. Абсолютное доминирование этой группы, питающейся мхами, а также отсутствие других фитофагов, может говорить, что растительность на гари восстанавливается достаточно медленно. Другие группы на данном этапе восстановления не были способны закрепиться на таком малопригодном для обитания участке. Сложные условия для восстановления подтверждает и численность почвенной мезофауны. На горелом участке (500 экз./м²) и на участке первичного леса (1600 экз./м²) эти показатели были ниже, чем в лесу.

Таким образом, восстановление почвенной мезофауны после пожаров в различных точках европейской тайги носит сходный характер. На восстановление влиял состав окружающих сообществ и климатические факторы. Суровость климата служит дополнительным фактором, замедляющим восстановление сообществ почвенной фауны после лесного пожара за счет меньшей суммы активных температур, сокращающая время на восстановление в течение летнего сезона. Но 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.

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА РАЗЛИЧНЫЕ ГРУППЫ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

По сравнению с обитателями подстилки, мигрирующими по поверхности почвы, собственно почвенные обитатели (или геобионты) занимают значительно меньшие по площади индивидуальные участки (ср.: Wallin, Ekbohm, 1988; Mather, Christensen, 1992; Nuutinen, Butt, 2005) и более тесно связаны с процессами, протекающими на локальном уровне. Поэтому они достаточно точно отражают изменения, протекающие на гари, и по сменам сообществ разных групп почвенных животных можно судить о ходе восстановления всей нарушенной экосистемы. В предлагаемом ниже обзоре рассмотрены реакции различных групп почвенной фауны на лесной пожар, причем для многих из них реакции оказываются сходными, в том числе и из разных размерных категорий почвенных животных.

3.1. ПОЧВЕННАЯ НАНО- И МИКРОФАУНА

Несмотря на то, что нано- и микрофауна не являются целью данного обзора, ниже приводятся данные о восстановлении некоторых групп на гарях. Почвенная микрофауна в значительной степени оказывается защищенной от высоких температур слоем почвы, что в целом отражается на характере ее выживания при пожарах. Это может служить ориентиром при анализе других, более крупных групп глубокопочвенных животных.

Раковинные амёбы. Обитатели почвенной влаги, раковинные амёбы – чрезвычайно разнообразная и многочисленная группа почвенных животных. М. Вэнне и В.Е.Р. Ксиландер (Wanner, Xylander, 2003) обнаружили, что общая биомасса и видовой состав тестацид в сосновом лесу значительно уменьшились после пожара, однако уже через год вернулись к исходным значениям.

Нематоды. Почвообитающие нематоды представляют собой один из скрытых ресурсов разнообразия: по оценкам, число описанных видов, превышающих сотню тысяч, лишь вершина айсберга. В почвенных сообществах нематоды выполняют множество функций, от фитофагов и паразитов до свободноживущих бактерио- и микрофагов. Поэтому спектр жизненных форм нематод на гари может свидетельствовать о состоянии их пищевых ресурсов. Сообщество нематод лесной почвы состояло на 26–39% из фитофагов, на 28–40% из грибоядных нематод, на 29% из бактериофагов, на 3–4% из всеядных и на 1% из хищных видов (McSorley, 1993). Автор отметил, что через 6 недель после пожара в такой почве возросла доля всеядных и хищных групп, а доля фитофагов осталась на том же уровне. Численность грибоядной нематоды *Aphelenchoides sp.* уменьшилась, а наиболее обычной бактериоядной *Acrobeloides sp.* –

увеличилась. Исследовав 99 участков, как затронутых пожаром, так и не пострадавших, Дж.Р. Мэтлэк (Matlack, 2001) заключил, что в долгосрочной перспективе пожары не имели негативного влияния ни на численность, ни на разнообразие сообществ нематод лесных почв.

Микроартроподы. К микроартроподам относят таксономически довольно разобщенные группы мелких членистоногих из подтипов хелицеровых и трахейнодышащих. К первым относятся многочисленные в наших широтах клещи (панцирные, гамазовые и проч.), ко вторым – несколько классов, которых раньше относили к первичнообескрылым насекомым: ногохвостки (*Collembola*), бессяжковые (*Protura*) и мелкие многоножки — пауроподы (*Pauropoda*) и симфилы (*Symphyla*). Численность микроартропод в лесных почвах умеренной зоны достигает сотен тысяч на квадратный метр. Средой их обитания являются полости и поры между почвенными частицами, и дышат они почвенным воздухом. Показано, что микроартроподы могут выступать индикаторами степени пирогенной трансформации почв (Краснощекова, Безкоровайная, 2006), что также привело к созданию методики оценки состояния почв после пожаров по составу микрофауны (Hening-Sever et al., 2001). Результаты работ в Южной Каролине (США) показывают, что нерегулярное выжигание сосновых лесов менее губительно для микрофауны, чем ежегодное (Metz, Farrier, 1973). Однако даже при нерегулярном выжигании численность микрофауны восстанавливалась за 38–46 мес. С другой стороны, в Финляндии в течение 5 лет после пожара численность орибатид не восстановилась совершенно (Karppinen, 1957). Вероятно, для орибатид важным фактором было отсутствие грибов, которые не могли развиваться на сторевшей подстилке, а также длительность теплого сезона.

Пожары кардинально меняют структуру сообществ коллембол (Metz, Dindal, 1980). Для некоторых групп коллембол (*Lepidocyrtus*, *Tullbergia*) пожары являются благоприятным фактором, увеличивающим их видовое разнообразие.

Пожар существенно (в 4–4,5 раза) снизил численность почвенной микрофауны по сравнению с контролем в таежном лесу в Сибири (Безкоровайная, Краснощеков, 2004).

Снижение численности микроартропод непосредственно после пожара показано в фригане в Средиземноморье (Sgardelis, Magaris, 1993). В дубово-гикориевом лесу в Огайо (США) численность микроартропод была статистически значимо ниже в ежегодно (в 1996–1999 гг.) выжигаемом лесу на водоразделе по сравнению с контролем, тогда как их численность в периодически выжигаемом лесу (два раза, 1996 и 1999 гг.) не отличалась от контроля. Оба леса были выжжены в апреле 1999 г., за 2,5 месяца до сбора микроартропод, т.е. снижение численности объясняется не только прямым воздействием пожара (Dress, Voerner, 2004). Главным фактором авторы считают мощность подстилки, оставшейся после пожара, в связи с тем, что пожары в таких лесах достаточно слабые (150–300 °С на высоте 10 см, около 28 °С на глубине 2 см) (Voerner et al., 2000).

Длительность пожарного эффекта и нормализация численности почвенной фауны после пожара, однако, плохо выявлена. В. Хухта с соавт. (Huhta et al., 1967, 1969) показали, что в хвойных лесах почв Финляндии численность коллембол восстанавливается уже на второй год после пожара. После относительно слабых пожаров время, требующееся на восстановление численности ногохвосток и мезостигматических клещей, составляет один год (Malmström, 2008). Поверхностно-живущие виды микроартропод более подвержены влиянию пожаров, чем виды, живущие глубоко в почве. Только у нескольких видов численность возросла в течение 3–5 лет после сильного пожара,

большинство же видов так и не восстановились через 5 лет после легкого пожара. Следовательно, сила пожара является решающим фактором, объясняющим выживание и восстановление почвенной микрофауны, и этот фактор должен рассматриваться, когда влияние пожаров на почвенных животных оценивается на разных этапах послепожарного восстановления (Malmström, 2008).

Энхитреиды и орибатидные клещи не восстанавливают свою численность в течение шести лет, в то время как другие клещи, кроме орибатид, увеличивают свою численность в течение трех лет после пожара (Malmström, 2008).

3.2. ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА

Моллюскам, одной из наименее мобильных групп почвенной мезофауны, посвящено довольно много работ. В Окском заповеднике восстановление численности моллюсков происходило чрезвычайно медленно (Кулешова, 2002). Однако во Франции для данной группы последствия пожара не являлись губительными, несмотря на исходное уменьшение численности (Kiss, Magnin, 2003): уже через год после пожара в сообществах моллюсков присутствовали все экологические группы. При минимальной среди эпигеобионтов способности к расселению сохранение их разнообразия на горях, по предположению авторов, связано с тем, что почти все группы моллюсков переживают пожары в локально ненарушенных микроместообитаниях.

Дождевые черви – группа, которая первой приходит на ум при упоминании почвенных животных, и которой уделялось много внимания еще до зарождения почвенной зоологии как науки. Дождевые черви используют почву как однородную среду обитания, не разделяя водную и воздушную фазы, как это свойственно более мелким представителям почвенной фауны. Это является одной из причин широкого использования дождевых червей как индикаторов происходящих в почве процессов. Изучались сообщества дождевых червей и на горях. М. Кэллехэм с соавт. (Callaham et al., 2003) рассматривали влияние пожара и некоторых других факторов на дождевых червей в прериях. На естественный для Северной Америки вид (*Diplocardia* sp.) ежегодные пожары влияли положительно, тогда как для европейского интродуцента (*Aporrectodea* sp.) – наоборот. Выжигания малой интенсивности вызывали существенное снижение численности дождевых червей в эвкалиптовом лесу (Collett, 1998), и возвращение к исходным значениям заняло несколько лет. Однако, по мнению Дж. Чертини (Certini, 2005), время восстановления непредсказуемо, т.к. зависит в значительной мере от влажности почвы в послепожарный период. Возможно, это применимо только к склерофильным лесам, например, в Австралии (Neumann, Tolhurst 1991). В качестве примера Дж. Чертини приводит работу (Bhadauria et al., 2000), в которой было показано, что в смешанном дубово-сосновом лесу в Индии дождевые черви *Eutyphoeus nanianus* и *Octolasion tyrtaeum* значительно снизили свою численность после пожара, но восстановились через несколько месяцев, вероятно, за счет благоприятной влажности почвы и доступности питательных веществ, мигрируя из окружающих биотопов. С последним ни согласиться, ни опровергнуть нельзя, т.к. авторы не метили червей, чтобы наблюдать их миграции.

Мокрицы – самая широко распространенная в наземных экосистемах группа ракообразных. Выработанные ими приспособления к дыханию вне воды сделали их

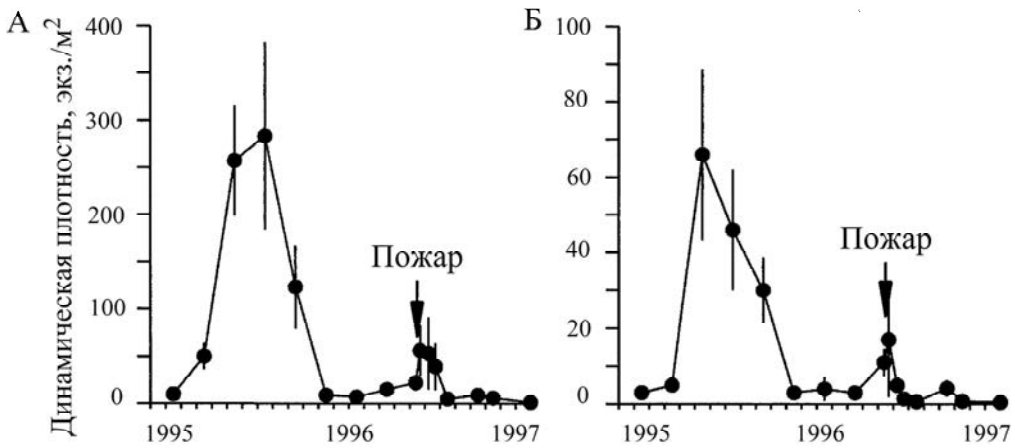


Рис. 29. Динамическая плотность (экз./лов.-сут.) мокриц (А) *Armadillidium vulgare* и (Б) *Porcellio laevis* (по: Bess et al., 2002).

типично почвенными животными. По своей трофической специализации мокрицы типичные сапрофаги, потребляющие временами и живую растительную пищу. Влиянию пожаров на мокриц посвящено относительно немного работ. Исследование восстановления сообществ подстилочных членистоногих после пожара в приречном лесу долины реки Рио-Гранде в Нью-Мексико (США) было проведено Е. Бесс с соавторами (Bess et al., 2002). Ими показана реакция двух видов мокриц на пожар, причем оба вида (рис. 29) незначительно увеличивали свою динамическую плотность непосредственно после пожара. Но потом они вновь исчезли, вероятно в силу наступления осени.

Пауки – одна из наиболее заметных групп наземных хищников и хорошо изученных в отношении реакции на пожары групп беспозвоночных. Посвященных паукам работ едва ли не больше, чем таковых по одной из наиболее хорошо изученных групп, жуужелицам (Huhta, 1971; Buddle et al., 2000; Brennan et al. 2006; Larrivée et al., 2005, 2008; Langlands et al., 2006). Для пауков отмечены две тенденции формирования сообществ на гари: проникновение тепло- и сухолюбивых видов и выпадение из сообщества обитателей древесного яруса (Hauge, Kvamme, 1983; Куприянов и др., 2003). Влияние окраин леса на сообщества пауков на гари и на вырубке сравнивали в еловых лесах восточной Канады (Larrivée et al., 2008). Восемь видов были статистически значимо связаны с открытыми (нарушенными) местообитаниями, один – с окраинами пожаров и вырубок, и четыре – с ненарушенным лесом. В качестве практической рекомендации авторы предлагают оставлять минимум 100-метровую полосу ненарушенного леса для поддержания сообществ типично лесных пауков, как буферной зоны вдоль дорог, а также между вырубками. Другая группа канадских арахнологов исследовала влияние краевого эффекта вырубке и ненарушенного леса (Pearce et al., 2005). Они не обнаружили значимого влияния окраин вырубке весной, когда проводилось исследование, на сообщества пауков и жуужелиц. Лишь три вида пауков были более обильны на окраине вырубке (*Agyneta olivacea*, *Diplocentria bidentata* и *Microneta viaria*). Авторы не отметили проникновения видов открытых пространств в лесные биотопы.

В Австралии была предпринята попытка предсказать состав сообществ пауков на гнях разного возраста, используя особенности экологии разных видов (Langlands et al., 2011). Это так называемый *trait* подход, который стал чрезвычайно популярен в последние годы в западной литературе. Вслед за Б.Дж. МакГиллом (McGill et al., 2006), под «экологической особенностью» авторами подразумевается «хорошо обозначенное, измеряемое свойство организма, обычно оцениваемое на индивидуальном уровне и используемое на всех особях данного вида». Идеальным было бы собирать животных из разных локалитетов и разных экологических условий, а далее, исходя из

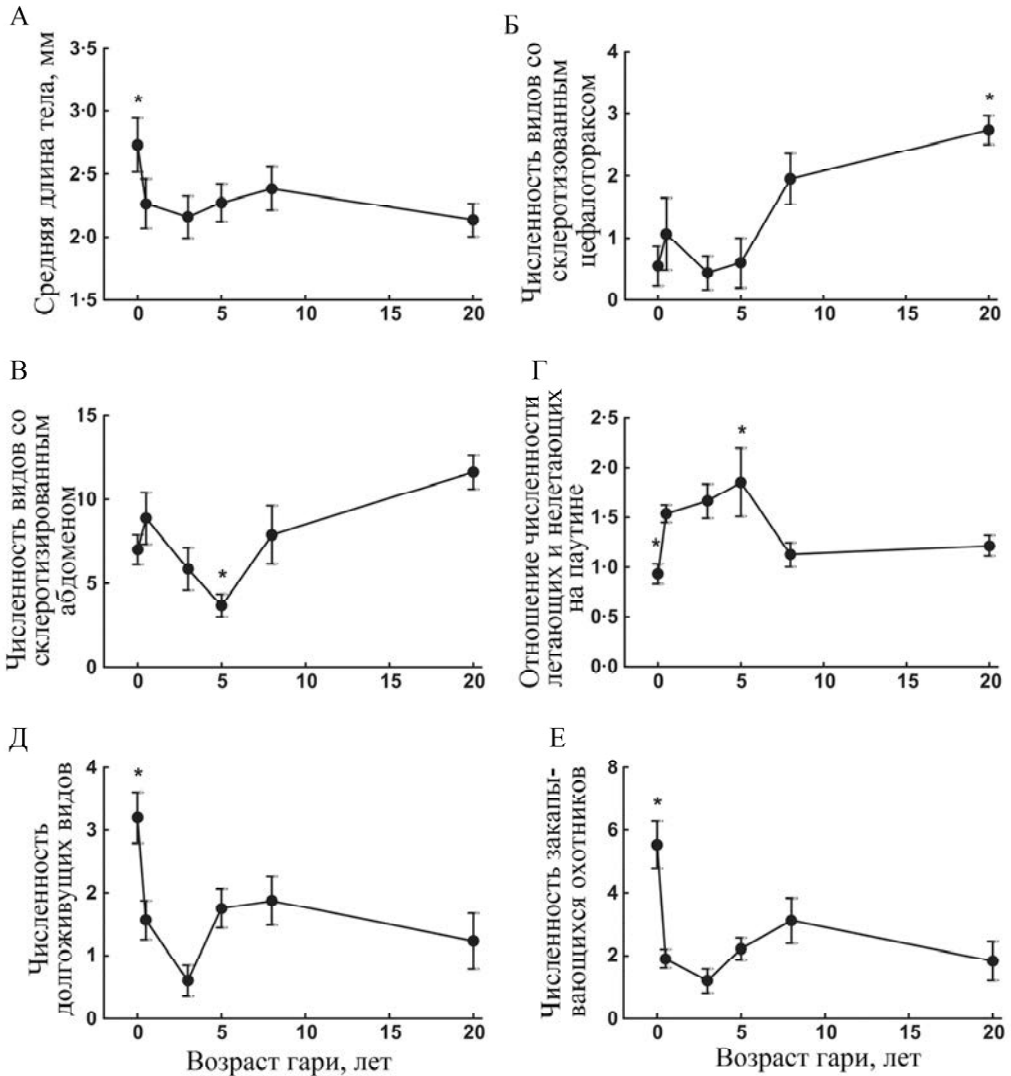


Рис. 30. Изменение экологических особенностей пауков в сообществах на гнях разного возраста в Австралии; звездочкой отмечены достоверные отличия; численность показана в виде корня 4-й степени (по: Langlands et al., 2011).

наборов их экологических особенностей, предсказывать численность и разнообразие видов после нарушения среды. Для групп, хорошо изученных в экологическом отношении, этот подход представляется весьма перспективным. Одной из работ, выясняющих реакции почвенных беспозвоночных на пожар, в зависимости от набора свойств составляющих сообщество видов, была статья А. Мальмстрем по коллемболам (Malmström, 2012). Для мезофауны была предпринята попытка провести сходную работу на пауках. Возвращаясь к уже упоминавшейся работе П.Р. Лэнглэндса с соавт. (Langlands et al., 2011): они выбрали 27 участков разного возраста, от 0 до 20 лет после пожара. Было выделено четыре группы экологических характеристик пауков: выживаемость, расселение, размножение, использование ресурсов. Некоторые экологические особенности пауков статистически значимо менялись с возрастом гарей. На свежих гарях было больше крупных пауков со слабой расселительной способностью, возможностью зарываться и охотиться из норок. Несмотря на предположение авторов, доля пауков со склеротизованными покровами возрастала с возрастанием времени после пожара (рис. 30).

Несмотря на серьезные усилия, потраченные для построения модели, авторы (Langlands et al., 2011) пришли к выводу, что использование экологических характеристик пауков не позволяет усилить достоверность прогноза состава их сообществ. Однако есть и более удачные примеры построения прогноза развития сообществ животных после пожара: прогнозирование послепожарных изменений населения птиц в заповедниках на примере сосняков Крыма (Кулешова, Савченко, 1985) на основе корреляционных зависимостей между населением птиц и свойствами окружающей среды (послепожарные изменения сосны крымской, толщина стволов). На основании построенных номограмм для Ялтинского заповедника было возможным построить прогноз состояния птиц на 10-летний период после пожара. Насколько точными оказались прогнозы, авторы не проверяли.

Насекомые, связанные с почвой

Из всего многообразия насекомых здесь будут упомянуты только группы, большую часть своего жизненного цикла проводящие в почве или на почве.

Прямокрылообразные. Несмотря на то, что большая часть прямокрылых насекомых – это обитатели травяного яруса или крон деревьев, есть довольно четко отграниченная группа связанных с почвой семейств, это в первую очередь медведки и сверчки, а также тетриксы и некоторые другие. Помимо собственно прямокрылых ряд родственных им отрядов – типично почвенные жители (термиты, тараканы, тараканосверчки). К сожалению, отдельного внимания реакциям этих групп на лесные пожары в литературе не уделялось, поэтому здесь приведены некоторые наблюдения в более широком диапазоне экосистем. На юго-западе Западной Австралии И. Аббот и др. (Abbott et al., 2003) проводили наблюдения над прямокрылообразными на посадках эвкалипта, которые вырубали, а часть вырубков после сжигали. Большинство видов тараканов, сверчков и кузнечиков, а также пауков оказались устойчивы к вырубке и выжиганию: после острого снижения видовое разнообразие и общая численность быстро восстанавливались. Изменения в структуре сообществ были минимальны или краткосрочны и отражали, скорее, климатические изменения, нежели эффекты вырубков или выжигания.

Хоботные насекомые. К этой группе относят в первую очередь клопов и равнокрылых (тлей, цикад, белокрылок и т.д.). Эти животные также не играют заметной роли в структуре почвенной мезофауны лесов, поэтому некоторые их реакции на пожар приводятся по работам, проведенным в травяных экосистемах. М.Кэллехэм с соавт. (Callaham et al., 2002) рассматривали влияние пожара и некоторых других факторов на два обычных в прериях вида цикад, *Tibicen aurifera* и *Cicadetta calliope* с помощью ловушек Малезе. Первый вид был собран только с негорелых участков, а второй, наоборот, с горелых. Вероятно, для *C. calliope* было важно появление большого количества мест для откладки яиц. Это согласуется с данными Йетса и Ли (Yeates, Lee, 1997), которые предположили, что увеличивающееся после пожара количество доступных мест для откладки яиц было связано с увеличивающейся численностью цикад на лугах в Новой Зеландии. А для *T. aurifera* основным фактором, по мнению авторов, были доступность подземных ресурсов и структура растительности: цикады привлекаются сухими стеблями растений.

Изменение численности насекомых, питающихся соками растений, имеет разнонаправленные тенденции на гаях при разных условиях. Так, М.Дж. Моррис (Morris, 1975) указывает на снижение численности клопов и цикадок на гари 5-месячного возраста в прерии. В лесах при восстановлении мохового покрова численность трипсов, щитовок и других фитофагов, по нашим данным, резко возрастает (см. Пример 2). А.Б. Свенгел (Swengel, 2001), рассмотрев соответствующую литературу, также пришла к заключению, что коротко- и среднесрочные изменения на гаях благоприятствуют увеличению численности этих насекомых.

Перепончатокрылые – один из наиболее высоко развитых в эволюционном отношении отрядов насекомых, в том числе характеризующийся наличием социальности у некоторых видов (пчелы, муравьи). Показана прямая смертность этих насекомых при выжигании прерий в Оклахоме и Небраске (США). Особенно вероятно полная гибель форм, обитающих внутри зеленых частей растений (Fay, 2003), и паразитических перепончатокрылых (Fay, Samenus, 1993). Среди перепончатокрылых наибольшей связью с почвой известны муравьи, поэтому им посвящен ниже отдельный раздел.

Муравьи. Устойчивость сообществ муравьев к пожарам зависит от состава растительного сообщества. К. Арнан и др. (Arnan et al., 2006) изучили сообщества муравьев на 22 гаях через 8 лет после пожара в градиенте влажности в Каталонии (северо-восточная Испания). Сообщества муравьев в устойчивых к пожару лесах были также более устойчивы и значительно быстрее восстанавливали свою численность. Устойчивость же растительных сообществ, в свою очередь, зависит от климатических факторов. В связи с этим, различия между сообществами муравьев в районах с большим дефицитом влаги значительно меньше, чем в более влажных районах.

Численность муравьев после пожара в Австралии в полупустынных экосистемах уменьшалась, однако видовое разнообразие возросло вдвое (Andersen, Yen, 1985), что авторы связывают с упрощением структуры биотопа и высвобождением от пресса конкуренции с доминирующими видами. Сходные наблюдения были сделаны в Окском заповеднике (Аверина, 2002): видовое разнообразие на гари было выше, чем в исходном лесу. Вспышку численности двух видов (*Lasius pallitarsis* и *Formica nitidiventris*) на гари отмечали Бесс с соавт. (Bess et al., 2002) (рис. 31).

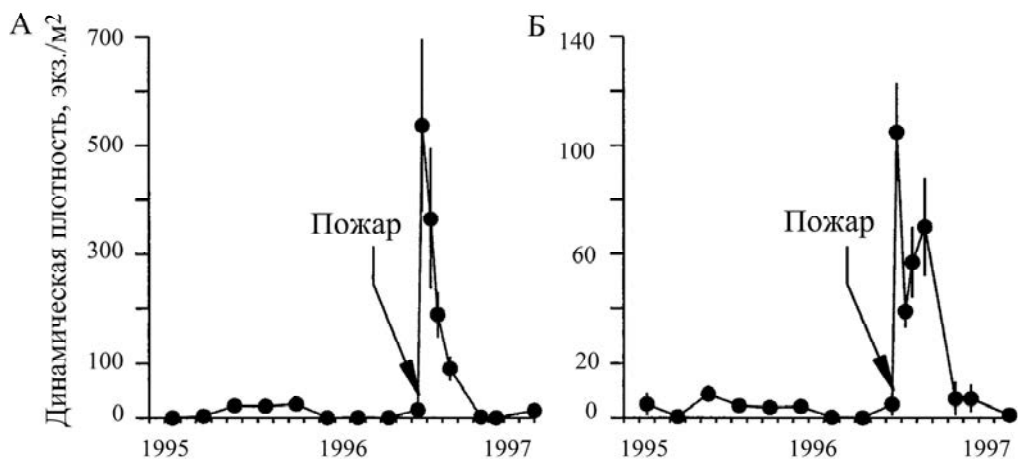


Рис. 31. Динамическая плотность (экз./лов.-сут.) муравьев (А) *Lasius pallitarsis* и (Б) *Formica nitidiventris* (по: Bess et al., 2002).

Анализ фауны муравьев в эвкалиптовом лесу на Севере Австралии (Andersen et al., 2006) показал, что на гарях встречается 72 вида, а в негорелом лесу – 45. Из трех групп – подстилочных, почвенных и арбореальных – при исключении пожаров последние значительно увеличивали свою долю в сообществах: 51% против 19%, однако только 5 видов были отмечены только на гарях.

Сообщества муравьев в горелом сосновом лесу (*Pinus nigra*) в субсредиземноморской полосе Испании постоянно сменялись, следуя за изменениями растительности (Rodrigo, Retana, 2006). Наблюдения были проведены через 1, 5, 13 и 19 лет после пожара. Отмечено, что кроновые и беглые наземные пожары оказывали лишь слабое влияние на сообщества муравьев, т.к. они фактически не изменяли сомкнутости крон в лесу. Тем не менее, даже кроновые пожары влияли на некоторые виды муравьев: *Cataglyphis iberica*, *Formica subrufa*, *Messor caoitatus*, *M. structor*, *Myrmica specioides*, *Tetramorium hispanicum*, *T. semilaeve*, *Temnothorax specularis*. При этом лишь три вида негативно реагировали на кроновый пожар: *Lasius affinis*, *L. myops*, *Dolichoderus quadripunctatus*. Работа того же коллектива авторов (Arnan et al., 2006) показывает, что структура и состав сообществ муравьев зависят от смертности при пожаре. Как и для многих других групп, свойства микроценозов определяют скорость восстановления сообществ. Однако для муравьев предпочтительными оказываются ксерофильные условия, где восстановление идет быстрее: эти условия сходны с таковыми до пожара, тогда как восстановление гигрофильных местообитаний идет медленнее. Сходные эффекты обнаружены в сообществах муравьев на Алтае: наблюдалась тенденция к увеличению общей плотности поселения муравьев-термофилов, изменению распределения гнезд по элементам рельефа и суточного ритма фуражировочной активности ряда групп (Кудряшова, Кругова, 2010). Был зафиксирован всплеск численности отдельных видов (*Formica fusca*, *Lasius platythorax*), что автор связывает с наличием большого количества древесных остатков на гарях (Кругова, 2010). Мирмекоценозы сосняков Алтайского края (оцениваемые по количеству гнезд на гектар, а не по динамической плотности фуражиров) после пожаров имеют еще большую инерцию – ощутимо

меняются лишь на второй (ленточные боры, степная зона) или даже на четвертый год (лесостепная зона) (Куприянов и др., 2003; Мордкович и др., 2007). Разнообразие пожарных режимов в бразильском серрадо на ландшафтном уровне способствует поддержанию видового разнообразия муравьев, и, следовательно, подтверждает справедливость гипотезы о связи биоразнообразия с разнообразием пиромов (pyrodiversity–biodiversity hypothesis) для биома серрадо.

Двукрылые в большинстве своем связаны с почвой на стадии личинки и/или куколки, занимая там довольно разнообразные экологические ниши, от сапрофагов и микробофагов до хищников, и составляя зачастую значительную долю мезофауны. Сообщества хирономид на выгоревших вересчатниках в Бретани (Франция) наблюдал в течение четырех лет И. Делетр (Delettre, 1994). Видовое разнообразие возрастало в течение двух сезонов, а потом снижалось. Новая ситуация в основном привлекала генералистов и некоторых узких специалистов. *Bryophaenocladus vernalis* и *Gymnometriocnemus brumalis* были наиболее обычными видами на рассмотренных участках. На гари в Национальном парке Тюреста в Швеции, по оценкам коллектива диетологов (Bonnet et al., 2011), разнообразие видов в роде *Megaselia* (семейство Phoridae) было не менее 330 видов, из которых 58 были впервые зарегистрированы для Швеции (Weber et al., 2007). Это одна из наиболее богатых локальных фаун Европы для данного рода, и авторы считают, что именно послепожарные условия привлекли такое большое количество видов форид. Д. Бикел (Bickel, 1996) обнаружил на горях в Австралии большое количество видов плосконожек, которые даже имеют характерное английское название «*smoke flies*».

В США одним из методов борьбы с рудеральным красноягодным можжевельником (*Juniperus pinchotti*) является подсекание зарослей цепью, протянутой между двумя тракторами. Такой несколько необычный способ борьбы с кустами дает слабые результаты, поэтому для полноты картины образовавшиеся завалы можжевельника сжигают. Американские энтомологи (Wiedemann et al., 2005) изучали влияние такого лесоустроительного приема на слепней *Tabanus abactor*. Авторы отмечают, что численность как взрослых слепней, так и их личинок в почве сильно варьировала по годам, однако подсекание можжевельника и последующее выжигание привели к снижению численности слепней.

Жесткокрылые – самый большой отряд насекомых, и присутствие характерных сообществ жуков известно для разнообразных местообитаний. Не являются исключением и гари, где обнаруживается довольно большое число пиротфильных видов и сочетаний разнообразных экологических групп жуков. Особенности распределения жуков на горях достаточно хорошо описаны во множестве работ. Например, по данным Л.Ю. Савельевой и М.М. Долгина (2008, 2009), на разновозрастных горях Печоро-Ильчского заповедника (Республика Коми) на начальных стадиях сукцессии многочисленны жужелицы *Cicindela sylvatica* и долгоносики *Hylobius abietis*, привлекаемые ослабленными сосновыми деревьями. По мере сокращения кормовых ресурсов на горях многочисленными становятся долгоносики *Strophosoma capitatum*. Начальные стадии восстановления гарей характеризуются большим видовым разнообразием жуков, но крайне низкой выровненностью по обилию. С. Перлинский (Perlinski, 2001) рассмотрел сообщества жуков-щелкунов в лесах, подвергавшихся влиянию человека. Автор делает вывод, что одним из важных факторов,

вливающих на формирование фауны таких лесов в Польше, были пожары. В Новой Шотландии (Канада) в качестве одной из мер повышения продуктивности черники используют палы раз в 2–3 года. Дж. Вуд (Wood, 1970) изучал, влияют ли такие палы на выживаемость черничного листоеда *Chlamisus cribripennis*. Автор заключил, что большого урона листоедам такие палы не наносят, т.к. пережившие его самки откладывают яйца не только на живые, но и на обугленные веточки черники, а личинки уже находят себе подходящие неповрежденные растения. Устойчивость беспозвоночных к пожарам в Западной Австралии чрезвычайно высока, что также было продемонстрировано в зарослях низкорослого австралийского эвкалипта: численность пауков вернулась к исходным значениям через 2 года; жуки также восстанавливали свою численность после весенних/осенних выжиганий в течение 1–2 лет (Friend, Williams, 1996). В упоминавшейся уже работе по прериям (Callaham et al., 2002), влияние пожара не сказывалось на почвообитающих личинках шелкоунов, но снижало численность личинок долгоносиков, которые в основном обитали на надземных частях растений. Среди общих работ по жукам специально не были приведены работы по жужелицам: им, как одной из наиболее важных и связанных с почвой групп, посвящен специальный раздел.

Жужелицы. Достаточно большое количество работ посвящено влиянию пожаров на жужелиц, но их результаты противоречивы. Авторы исследований разделяются во мнении, увеличиваются или уменьшаются численность и разнообразие этой группы насекомых на горях. С одной стороны, например Н.Дж. Холлидей (Holliday, 1992) отмечает меньшую уловистость и меньшее число видов жужелиц на горях по сравнению с негорелым лесом в Манитобе (Канада) в течение двух сезонов после пожара. Аналогичное уменьшение численности жужелиц отмечено в сосновых лесах в Миннесоте (Ahlgren, 1974) и в Германии (Bauchhens, 1980). Напротив, большая динамическая плотность жужелиц была отмечена на 1- и 2-й годы после природного пожара в ельнике (Beckwith, Werner, 1979). Н.А. Потапова (1984) изучала сообщества жужелиц на горях в Окском и Башкирском заповедниках в хвойных лесах. Было отмечено отсутствие гигрофильных (*Notiophilus biguttatus*, *Pterostichus vernalis*) и типично лесных (*Pterostichus oblongopunctatus*, *Calathus micropterus*) видов. В то же время виды открытых биотопов (*Bembidion quadrimaculatum*, *Synuchus vivalis*, *Poecilus lepidus*, *Harpalus tardus*) стали более обильными. В целом, как плотность, так и численность жужелиц на гари увеличилась в 2–3 раза. Сходные явления отметили Н.Л. Ухова и др. (1999) в Висимском заповеднике и И.В. Матвеев (2005) в Заволжье: население жужелиц на гари характеризовалось увеличением видового разнообразия и снижением общей численности. Уменьшилось количество типично лесных видов одновременно с увеличением лесо-луговых, луговых и полевых видов. Наблюдалось увеличение доли гигрофилов, возросли число видов, суммарное удельное обилие миксофитофагов и стратобионтов-скважников подстилочных.

Возможно, противоречия в результатах даже в пределах одного семейства жужелиц зависят также и от методов их сбора традиционными ловушками Барбера. В сложных, «трехмерных» экосистемах, каковыми являются, например, лишайниковые или сфагновые сосняки в бореальной зоне, этот метод часто приводит к занижению динамической плотности жужелиц, особенно мелких (Spence, Niemelä, 1994). Однако когда структура биотопа упрощается, превращаясь, грубо говоря, в «двухмерную», эффективность метода сбора возрастает. Поэтому в зависимости от того, на месте какого леса рассматривается гари, метод может давать разные результаты.

В уже упоминавшейся работе Е. Бесс с соавт. (Bess et al., 2002) до пожара сообщество состояло из 80 видов с доминированием пауков (Lycosidae, Gnaphosidae, Salticidae), жуков (Carabidae, Staphylinidae, Cryptophagidae, Tenebrionidae), мокриц (Armadillidae, Porcellionidae) и сверчков (Gryllidae). В послепожарном сообществе доминировали муравьи, также многочисленны были сверчки *Gryllus alogus*, показавшие наиболее быстрое восстановление. Появились виды, предпочитавшие открытые местообитания (в частности, скакуны *Cicindela punctulata*) (рис. 32). В течение 9 последующих месяцев было обнаружено 79 видов членистоногих, из которых 29 (37%) не были встречены до пожара, а из встреченных до пожара 80 видов 30 (37%) отсутствовали, причем это были в основном редкие виды, а более массовые виды выказали более успешную реколонизацию пожарища. Результаты работы Е. Бесс с коллегами показывают, что сообщества беспозвоночных подстилки пойменного леса в Нью-Мексико, испытав серьезное краткосрочное воздействие, приведшее к снижению численности и разнообразия, показали высокую выживаемость и способность к быстрой реколонизации.

Важной характеристикой восстановления сообществ жужелиц является пространственная организация ландшафта. В высокотравной прерии в Канзасе (США) была отмечена значительная пространственная и временная вариабельность сообществ жужелиц (Cook, Holt, 2006). Частично такая вариабельность объяснялась авторами мозаикой ландшафта, образованной пожарами. Авторы не отметили видов, на которых выжигание прерии сказалось благоприятно, кроме *Cyclotrachelus sodalis*, у которого был выявлен короткий и сильный пик численности в третью неделю после выжигания в апреле. Важным наблюдением в данной работе было то, что заселение выжженных территорий проходило не непосредственно из окружающих местообитаний, а либо издалека, либо за счет жуков, которые пережили пожар под землей.

На основе наблюдений индивидуального поведения красотела *Calosoma frigidum*, модели плотности его активности и фенологии деревьев канадские исследователи (Jacobs et al., 2011) предложили гипотезу о том, как экологические сигналы могут син-

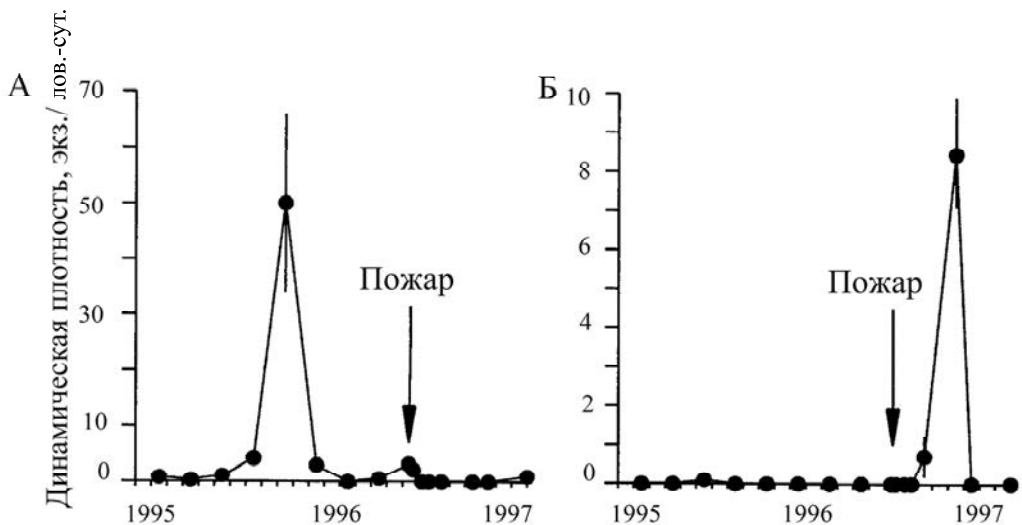


Рис. 32. Динамическая плотность (экз./лов.-сут.) жужелиц (А) *Calathus opaculus* и (Б) *Cicindela punctulata* (по: Bess et al., 2002).

хронизировать активность жуков с периодами сильной дефолиации деревьев. Они обнаружили, что взрослые *C. frigidum* строят норки в почве, в которых будут окукливаться их личинки. Небольшое повышение температуры поверхности почвы, вызванное либо дефолиацией, либо уменьшением альбедо за счет почерневшей почвы после пожара, заставляет жуков покинуть свои норки и начать кормиться. Таким образом, одним из механизмов воздействия на формирование структуры сообществ жужелиц на гарях может быть воздействие через их поведение.

Можно отметить, что все авторы, изучавшие заселение гарей жужелицами, рассматривая только иммиграцию из окружающих биотопов, не включая в рассмотрение ненарушенные местообитания в пределах гарей.

Пример 3. Влияние лесного пожара в центральной Швеции на жужелиц

В данной части работы была проверена гипотеза, что восстановление численности и видового разнообразия жужелиц на гари будет зависеть от интенсивности выгорания, а восстановление сообществ будет проходить путем постепенного заселения с краев гари за счет негорелого леса. Работа проведена на большом участке гари (450 га) в Национальном парке Тюреста (Швеция), которая образовалась после длительной засухи в августе 1999 г. Жужелиц собирали на шести участках: негорелый лес (0) и пять участков на самой гари (1–5) в течение 2000–2001 гг. (табл. 9). 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. Помимо этого 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. Этот участок, занимающий по площади около 1 га, был

В данной части работы была проверена гипотеза, что восстановление численности и видового разнообразия жужелиц на гари будет зависеть от интенсивности выгорания, а восстановление сообществ будет проходить путем постепенного заселения с краев гари за счет негорелого леса. Работа проведена на большом участке гари (450 га) в Национальном парке Тюреста (Швеция), которая образовалась после длительной засухи в августе 1999 г. Жужелиц собирали на шести участках: негорелый лес (0) и пять участков на самой гари (1–5) в течение 2000–2001 гг. (табл. 9). 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. Помимо этого 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. Этот участок, занимающий по площади около 1 га, был

Таблица 9. Характеристика участков на гари и в негорелом лесу в НП Тюреста

	Негорелый		Горелые			
	0	1	2	3	4	5
Расстояние до края леса (м)	-200	50	250	450	~500	~500
Сомкнутость крон (%) ^{1,2}	55	75	70	60	100	60
Сосна/береза/ель (%) ²	70/20/10	95/5/0	85/10/5	90/10/0	15/15/70	88/4/8
Доля ветровалов (%) ³	0	80	50	75	50	75
Наличие заболоченных торфяных участков ²	да	нет	да	да	нет	нет
Остаточный органический горизонт (%) ⁴	-	<10	10-20	10-20	>20	<10
Интенсивность пожара ⁵	-	2,25 ± 0,34	3,22 ± 0,48	3,75 ± 0,57	2,61 ± 0,33	8,30 ± 0,45

Примечание. ¹ В пределах площади 20 м от участка; ² Для горелых участков оценка до пожара; ³ Доля деревьев, лежавших на земле 10 октября 2001 г.; ⁴ В пределах площади 5 м от участка; ⁵ Максимальная высота нагара (м) на стволах в пределах площади 20 м от участка (среднее ± S.E., n = 10).

покрыт в основном еловым лесом. Участок 5 расположен на территории площадью около 6 га, затронутой интенсивным пожаром. Помимо интенсивного прогорания подстилки и органического горизонта почвы, древостой здесь подвергся и кроновому пожару. В пределах каждого участка наблюдалась определенная вариабельность микроместообитаний по степени увлажненности. На более дренированных участках до пожара, вероятно, доминировали лишайники (*Cladina* spp., *Cladonia* spp.), а также *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea*, судя по восстановлению растительности и по окружающим негоревшим участкам (Schimmel, Granström, 1996). На увлажненных участках в основном росли сфагновые мхи, а также багульник (*Ledum palustre*) и пушица (*Eriophorum vaginatum*). Наблюдение за восстановлением растительности было проведено в октябре-ноябре 2001 г. (Л.-О. Wikars, личное сообщение). Растительность через два года после пожара состояла в основном из пиротфильных видов растений – иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*), малины (*Rubus idaeus*) и *Senecio* spp., вместе с побегами восстанавливающейся растительности, произрастававшей здесь до пожара (*C. vulgaris*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtilus*), и обильным моховым покровом.

Для сбора жужелиц использовали ловушки Барбера, представлявшие собой пластиковые стаканы диаметром 6 см и глубиной 8 см. В ловушки был налит до половины объема пропиленгликоль с добавлением нескольких капель детергента для уменьшения поверхностного натяжения жидкости. Ловушки располагали в пределах участков размером 30×30 м, расстояние между ловушками составляло 3–5 м. В контроле было установлено 10 ловушек, а на каждом из участков на гари по 6. Ловушки проверяли раз в 4–8 недель. Это далеко не самый оптимальный период проверки ловушек, но в связи с труднодоступностью участка и сложностью получения данных, я решил в качестве иллюстрации этот пример все же оставить. Сбор материала проведен моим коллегой Л.-У. Викаршем, и по его словам, в изучаемых экосистемах разложения материала за такой срок не происходит, а нарушения ловушек, вызванные дикими животными, или переполнением дождевыми водами, были единичными. Поскольку ловушки располагались во всех биотопах по одной и той же методике, они дают возможность сравнения участков между собой, хотя, вероятно, сравнение с другими типами экосистем будет проблематично. Но для решения такой локальной задачи, которой было посвящено это исследование, метод представляется вполне адекватным. В 2000 г. сбор проводили с 14 апреля по 14 ноября, в 2001 г. с 26 мая по 7 ноября. Несколько недель было охвачено сборами непосредственно после пожара, осенью 1999 г., эти данные привлекаются для сравнения с последующей динамикой населения жужелиц. В ряде случаев ловушки переполнялись дождевой водой или были разрушены дикими животными, для компенсации неравноценности усилий сборов на каждом участке данные преобразованы в уловистость, выражаемую в экземплярах на ловушко-сутки.

Каждый вид жужелиц был отнесен к одной из следующих экологических групп: околородные, пиротфильные, лесные и виды открытых пространств (Lindroth, 1992). Наблюдения были сгруппированы в сезоны: в 2000 г. весна с 14 апреля по 2 июня, лето по 26 августа, осень по 14 ноября; в 2001 г. весна с 26 мая по 1 июля, лето по 23 августа, и осень по 7 ноября. Виды с относительной численностью в конкретном сообществе больше 10% принимались за доминантов.

Для оценки влияния пожара применяли двухфакторный дисперсионный анализ с факторами «время» и «участок» (в качестве результатов анализа приводятся стандартные параметры: F – критерий Фишера и p – уровень достоверности). На основании

такого анализа было возможным заключить, (1) существует ли различие между горелыми и негорелыми участками; (2) выявить эффект удаленности от края леса; (3) есть ли разница между сильно (осталось <10% мощности органического горизонта) и слабо (осталось >20%) выгоревшими участками; а также (4) выявить различия между годами наблюдения. В связи с тем, что трансекта не имела повторностей, полученные данные формально могут говорить только о ситуации непосредственно на этой трансекте (Hurlbert, 1984, Козлов, 2003). Однако, в связи с тем, что не было выявлено краевого эффекта, участки 1, 2, 3 и 5 были рассмотрены как повторности при анализе степени выгорания, тогда как участок 4 был использован как альтернатива со слабым выгоранием. Однофакторный дисперсионный анализ был использован для каждого из двух отмеченных пирофильных видов для оценки влияния глубины прогорания почвы на их уловистость. Индексы Шеннона, Симпсона и Бергера-Паркера использованы как показатели изменений структуры сообществ жужелиц (Magurran, 1996).

Временная динамика сообществ жужелиц на гари. Всего было поймано 1285 экземпляров жужелиц, относящихся к 40 видам 22 родов. Среди них 17 были отнесены к лесным, 11 – к околородным, 10 – к видам открытых пространств и 2 – к пирофильным (табл. 10). Динамическая плотность жужелиц была выше на второй год после пожара (2000) по сравнению с третьим (2001) ($F=4,615, p=0,039$) (рис. 33). Пирофильные виды *Sericoda quadripunctata* и *Pterostichus quadrifoveolatus* доминировали в сообществах горелых участков (рис. 34). Лесные и околородные виды снизили свою динамическую плотность и относительную представленность в сообществах (табл. 10). В то время как базовые характеристики сообществ жужелиц бореальной зоны достаточно хорошо известны (Thiele 1977; Niemelä et al. 1989; Шарова, Филиппов, 2003), нарушения, такие как лесные пожары, вызывают значительную перестройку их структуры. Пожар в НП Тюреста был чрезвычайно сильным по глубине прогорания органического горизонта почвы. Вероятно, значительная часть обитавших на этом участке жужелиц погибла. *S. quadripunctata* появился практически сразу после пожара (L.-O. Wikars, личное сообщение). Дальнейшие наблюдения подтвердили привлекательность горелых участков для *S. quadripunctata* и, частично, для *P. quadrifoveolatus*, который был доминантом весной после пожара на всей гари. Пожары привлекают достаточно большое количество разнообразных насекомых (Kolbe, Dorn, 1982; Wikars, 1997; Schutz et

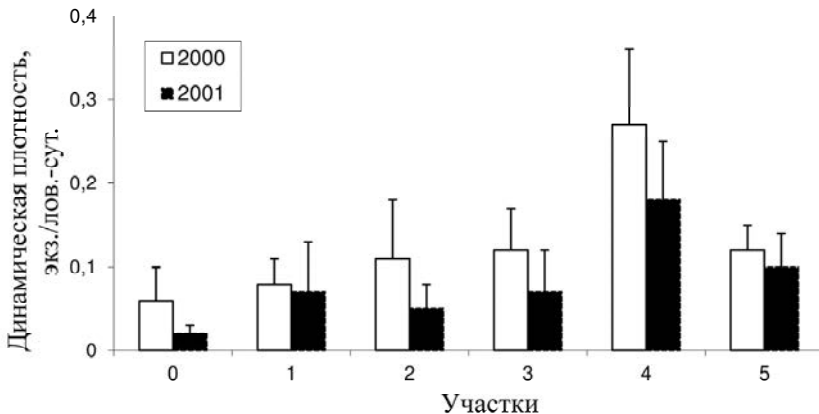


Рис. 33. Динамическая плотность жужелиц (экз./лов.-сут.) на пожарище в НП Тюреста в 2000 и 2001 гг. ($m \pm S.E., n = 6-10$).

Таблица 10. Динамическая плотность (экз./100 лов.-сут.) жуужелиц на негорелом (0) и горелых (1–5) участках в НП Тюреста в 2000 и 2001 гг.

Виды	2000										2001				
	Участки										Участки				
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1															
Пирофильные виды															
<i>Pterostichus quadripunctatus</i> Letzner, 1852	0,0	4,5	7,1	9,8	18,7	6,0	0,1	3,1	4,2	5,3	12,3	8,0			
<i>Sericoda quadripunctata</i> (De Geer, 1774)		2,6	3,1	4,7	12,5	0,8	0,1	2,3	1,6	3,3	7,6	1,4			
Лесные виды		1,9	4,0	5,1	6,2	5,2	0,9	0,9	2,6	2,1	4,6	6,6			
<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius, 1792)	0,9	0,4	0,8	0,8	7,2	2,1	1,6	0,7	0,4	0,3	6,2	0,9			
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)		0,3	0,1	0,1	0,1	0,7	0,3	0,3	0,3	0,3	0,1				
<i>N. germinyi</i> Fauvel, 1863	0,1	0,3	0,1	0,3	0,9	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	2,2				
<i>Carabus hortensis</i> Chaudoir, 1863					0,2		0,3								
<i>C. violaceus</i> Linnaeus, 1758												0,1			
<i>Cychnus caraboides</i> Linnaeus, 1758			0,2		0,1	0,1			0,1		0,5	0,4			
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)															
<i>Miscodera arctica</i> (Paykull, 1790)			0,1						0,1						
<i>Eraphius secalis</i> (Paykull, 1790)	0,2				0,1		0,1				0,1				
<i>Patrobis assimilis</i> Chaudoir, 1846	0,3						0,2								
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	0,1		0,1				0,2								
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	-				0,9	0,9	0,1				0,4	0,5			
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	0,1			0,4	3,5	0,1	0,5	0,3			2,4				
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)					1,3	0,2					0,3				
<i>Dicheirotichus placidus</i> (Gyllenhal, 1827)		0,1			0,2										
<i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt, 1828															
<i>Dromius schneideri</i> Crotch, 1871												0,3			
Околоводные виды															
<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	0,3	2,7	0,9	0,0	0,2	0,3	0,1	0,0	0,4	0,0	0,0			
<i>N. palustris</i> (Duftschmid, 1812)							0,1								
							0,1								

Таблица 10. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Dyschiriodes globosus</i> (Herbst, 1783)	0,0	0,1				0,2	0,1					
<i>Bembidion obliquum</i> Sturm, 1825			0,3									
<i>B. quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761)			0,1									
<i>B. rufestri</i> Wesmæl, 1835			0,2	0,1								
<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm, 1824)	0,1		1,5	0,1		0,1	0,1			0,4		
<i>P. nigrita</i> (Paykull, 1790)			0,6	0,3								
<i>Agonum viduum</i> (Panzer, 1797)		0,3		0,3								
<i>A. thoreyi</i> Dejean, 1828				0,1								
<i>Asicpalpus flavicollis</i> (Sturm, 1825)							0,1					
Виды открытых пространств	0,0	3,2	0,6	0,4	0,0	0,4	0,0	3,0	0,3	1,0	0,7	0,0
<i>Cicindela campestris</i> Linnaeus, 1758		0,1	0,1									
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)		3,0	0,1	0,1		0,1		2,7	0,3	0,4		
<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linnaeus, 1758)			0,3	0,1						0,3		
<i>Olisthopus rotundatus</i> (Paykull, 1790)						0,1					0,7	
<i>Amara cursitans</i> Zimmerman, 1832						0,2						
<i>A. lunicollis</i> Schiodte, 1837		0,1	0,1									
<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)				0,1								
<i>Asicpalpus parvulus</i> (Sturm, 1825)										0,1		
<i>Harpalus rubripes</i> (Dufschmid, 1812)								0,1		0,1		0,0
<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze, 1777)								0,1				
Всего особей	21	100	115	163	398	105	25	49	37	51	145	76
Всего видов	7	9	15	13	11	14	12	9	6	8	11	5
Индекс Бергера-Паркера (d)	0,29	0,36	0,36	0,43	0,48	0,59	0,24	0,39	0,53	0,47	0,40	0,74
Индекс Шеннона (H')	1,79	1,48	1,87	1,43	1,48	1,54	2,32	1,56	1,16	1,46	1,69	0,86
Индекс Симпсона (C)	0,19	0,28	0,23	0,35	0,31	0,37	0,12	0,28	0,40	0,32	0,25	0,57

0 – контроль; 1 – край гари; 2 – 250 м от края леса к центру гари; 3 – 450 м; 4 – слабо выгоревший; 5 – сильно выгоревший участок в центре гари.

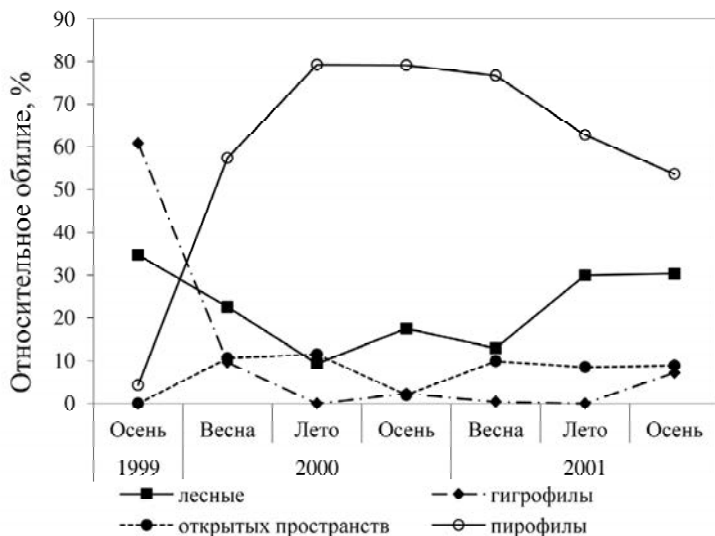


Рис. 34. Относительное обилие (%) экологических групп жулици на гари в НП Тюреста в 2000 и 2001 гг. ($m \pm S.E.$, $n = 6-10$).

al., 1999), которые могут служить пищевыми ресурсами для пирофильных жулици. Снижение численности пирофильных видов наблюдалось уже к концу 2-го сезона после пожара. Аналогичное снижение численности пирофильных видов было отмечено для *S. quadripunctata* в других районах (Holliday, 1984, Ehnström, 1991). Однако по нашим данным, непирофильные группы также снижали свою численность к концу второго сезона после пожара, что говорит об отсутствии конкуренции с пирофильными видами и что они не были, скорее всего, ответственны за снижение их численности (рис. 34).

Большая уловистость не всегда свидетельствует о высокой численности, потому что исчезновение растительности приводит к большей подвижности жулици и увеличению шансов быть пойманными. Таким образом, низкая уловистость, как в лесу (участок 0), вероятно, не отражала реальной численности. В тоже время, в лесу было зафиксировано низкое число жуков за счет достаточно большого количества разрушенных ловушек. Однако, в связи с тем, что данные приводятся в экземплярах на ловушко-сутки, мы посчитали возможным использовать данные по негорелому лесу для сравнения с участком гари (Gongalsky et al., 2008c). Несколько более низкая уловистость в 2001 г. по сравнению с 2000 г. (рис. 33) тоже может быть последствием появления послепожарной растительности.

Расстояние от края леса. В негорелом лесу уловистость была низкой в течение обоих сезонов (рис. 35), а всего было обнаружено 14 видов (табл. 10). Сообщество составляли типично лесные виды (86%) с высокой долей околородных специалистов. По данным индексов разнообразия, сообщество жулици контрольного участка было довольно однообразным. Кластерный анализ разделил сообщества негорелых участков (0) и горелых (1–5). Краевой участок на гари (1) имел сходство около 73% с другими горелыми участками, тогда как сходство в пределах горелых участков варьировало от 93 до 97% (рис. 36).

Динамическая плотность жулици была выше на горелых участках по сравнению с лесным участком в течение обоих сезонов (рис. 33). Горелые участки, особенно уча-

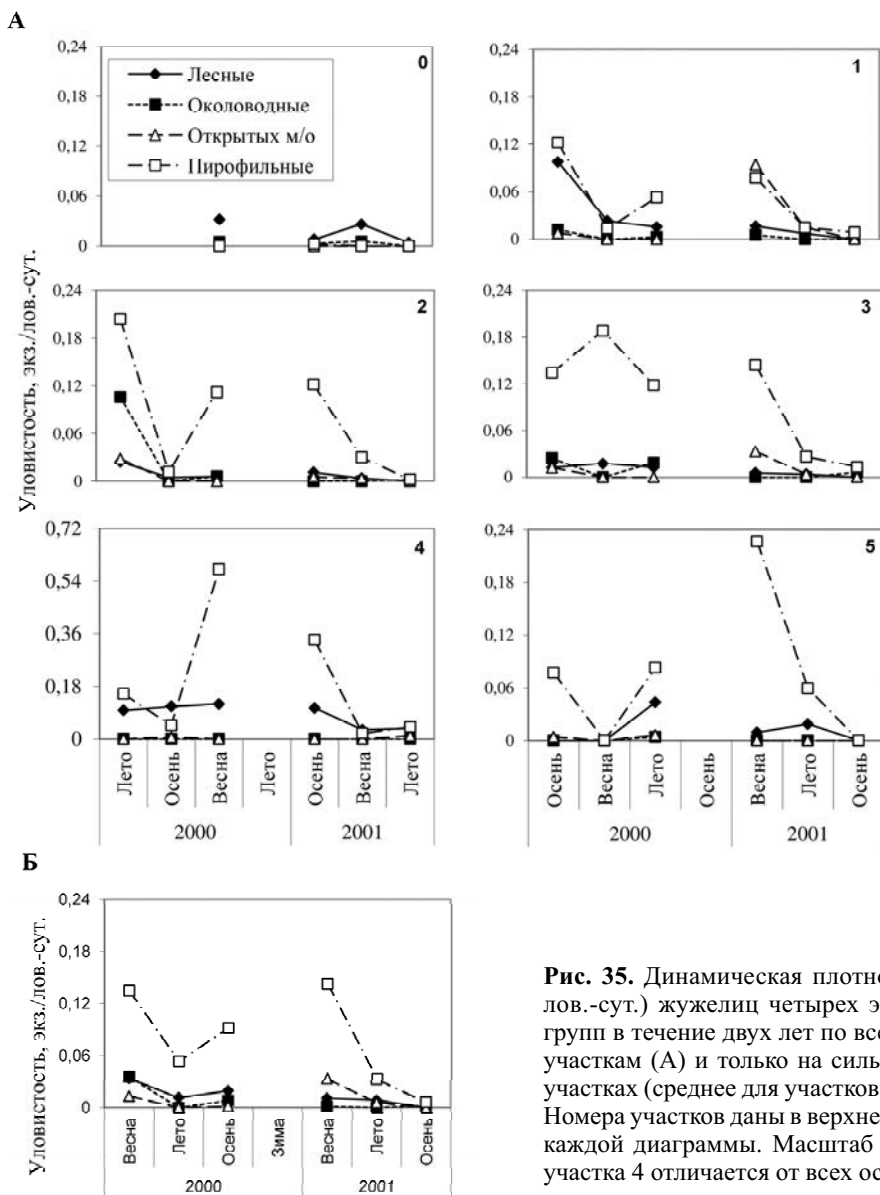


Рис. 35. Динамическая плотность (экз./100 лов.-сут.) жулици четырех экологических групп в течение двух лет по всем изученным участкам (А) и только на сильно сгоревших участках (среднее для участков (1, 2, 3, 5) (Б). Номера участков даны в верхнем правом углу каждой диаграммы. Масштаб по оси Y для участка 4 отличается от всех остальных.

сток 1, характеризовались непостоянным видовым составом. На участке 1 околоводные виды, например, *Bembidion lampros*, были настолько же обильны, как и виды открытых пространств. В тоже время, последние доминировали на всех горелых участках (табл. 10).

Статистически значимого влияния расположения участка на трансекте на уловистость жулици обнаружено не было ($F=2,053$, $p=0,117$), уловистость *S. quadri-punctata* увеличивалась к центру гари ($F=19,504$, $p<0,001$). Для второго пирофильного вида, *P. quadrifoveolatus*, такой закономерности выявлено не было (рис. 37).

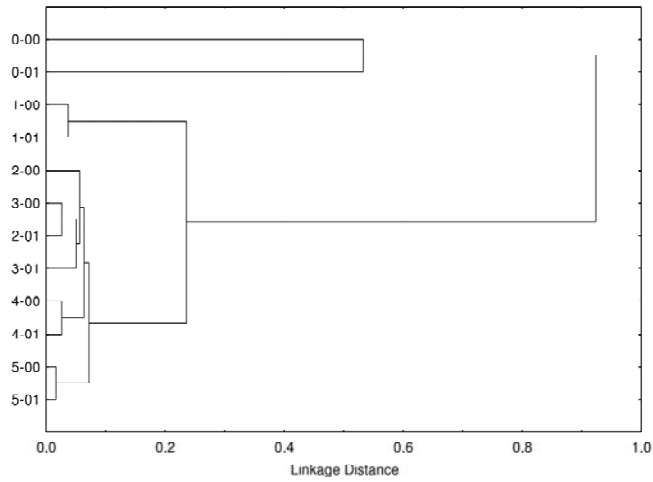


Рис. 36. Диаграмма сходства шести изученных участков в 2000 и 2001 гг. (Евклидово расстояние, метод полных связей). Коды участков: номер – год.

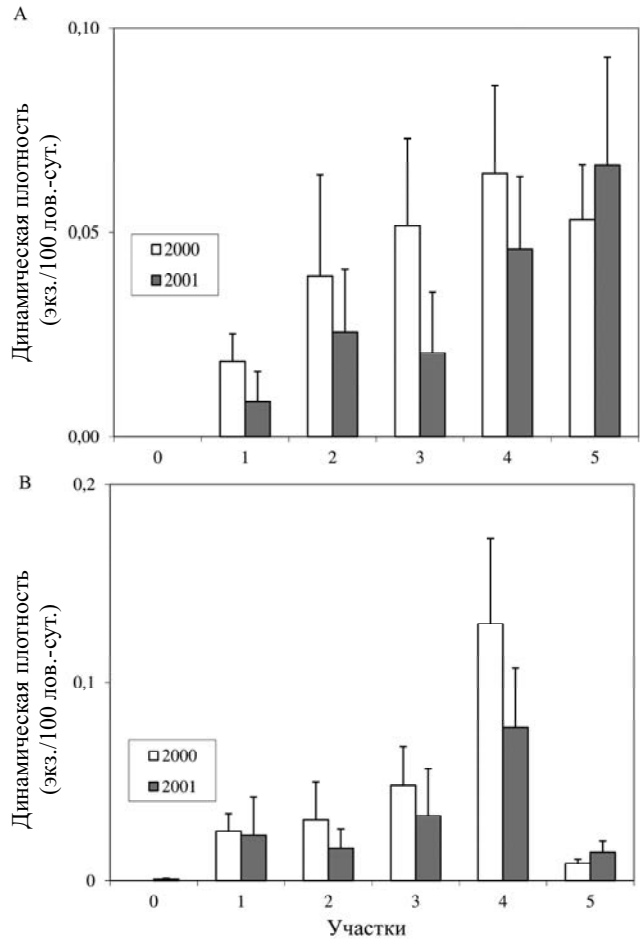


Рис. 37. Динамическая плотность (экз./100 лов.-сут.) ($m \pm SE$, $n=6-10$). *Sericoda quadripunctata* (А) и *Pterostichus quadrioveolatus* (Б) в 2000 и 2001 гг.

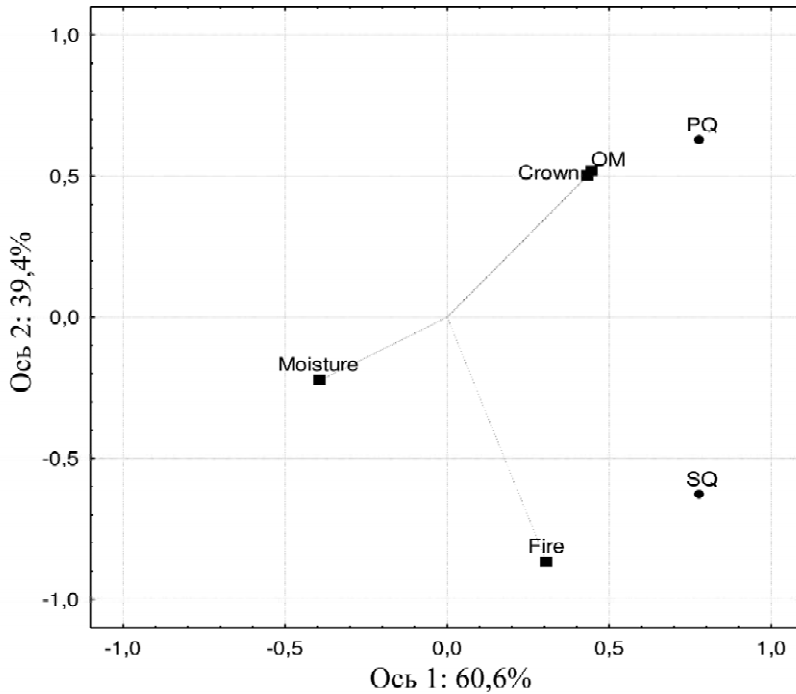


Рис. 38. Каноническая ординационная диаграмма двух пиротфильных видов, *Sericoda quadripunctata* (SQ) и *Pterostichus quadrioveolatus* (PQ), и четырех факторов среды: высоты огня (Fire), сомкнутости крон (Crown), глубины органического горизонта (OM) и влажности почвы (Moisture). Ординационные значения осей: ось 1 – 1.212, ось 2 – 0.788.

Канонический анализ показал, что единственным фактором, коррелировавшим с уловистостью *S. quadripunctata*, была интенсивность выгорания (рис. 38). *P. quadrioveolatus* был связан с площадью крон и глубиной оставшейся после пожара почвы ($F=7,875$, $p=0.021$). Прочие рассмотренные факторы не имели статистически значимого влияния. Тем не менее, *P. quadrioveolatus* был также положительно связан с осью 1, косвенно показывая связь с интенсивностью выгорания.

Динамическая плотность на краю гари была примерно такой же, как и на остальных горелых участках (рис. 33). Однако этот участок характеризовался несколько отличным по составу сообществом с присутствием видов жужелиц открытых пространств (табл. 10).

После пожара, вероятно, некоторые виды заселились на выгоревшую территорию из окружающих биотопов. Однако виды открытых пространств снижали численность от края к центру гари. При этом ни лесные, ни околотовные виды не заселяли гари из окружающих биотопов. Влияние окружающего леса на участок (1) было значительно меньше, чем влияние леса в экотоне леса и открытого (ненарушенного) местообитания (Heliölä et al., 2001). Только отдельные особи околотовного вида *Acupalpus flavicollis* и лесного вида *Dicheirotrichus placidus* были обнаружены на участке 1. В отличие от них, пиротфильные виды имели максимальную динамическую плотность в центре гари. Также морщинник *Helophorus tuberculatus* и такой широко известный пиротфильный вид, как златка пожарищ *Melanophila acuminata*, были широко распространены на

гари (L.-O. Wikars, личное сообщение). Это также может быть следствием того, что кроновый пожар располагался в центре.

Интенсивность пожара. Различная интенсивность пожара и его влияние на мощность органического горизонта почвы (табл. 9) повлияли на уловистость жужелиц. На слабо выгоревшем участке (4) уловистость была выше, чем на остальных горелых участках ($F=8,920$, $p=0,006$) (рис. 33, 35). Лесные виды были найдены на этом участке в максимальных количествах среди всех участков, включая контрольный (рис. 35, табл. 10). Пирофильный вид *P. quadriveolatus* был также найден в массе на этом участке (рис. 37б). Соседствующий с ним участок кронового пожара показал примерно такую же уловистость жужелиц, как и на других горелых участках (1–3), но *P. quadriveolatus* был менее многочисленным, тогда как вид *S. quadripunctata* был столь же многочисленен здесь, как и на участке 4 (рис. 37а). Последний вид составлял 59–74% от всех пойманных здесь жужелиц, в отличие от других участков, где он составлял 12–51%. Это свидетельствовало о несбалансированности сообщества жужелиц 5 участка по сравнению с другими горелыми участками (табл. 10).

Интенсивность пожара оказалась наиболее сильным фактором, определявшим формирование пирогенных сообществ жужелиц. Помимо этого, различия были отмечены между повышенными и пониженными переувлажненными участками. Выживание, вероятно, и обеспечивалось за счет заболоченных участков (которых было больше на участках 2 и 3). Именно на этих участках число околотовных видов было максимальным сразу после пожара и весной 2000 г.

На слабо выгоревшем участке (4) многие жужелицы могли выжить с большей вероятностью, чем на других участках. Подтверждением этой гипотезы послужил эксперимент с выжиганием (см. Пример 1), в котором было показано, что выживаемость почвенной мезофауны была выше на менее сгоревших участках. Участок (4) был покрыт еловым лесом, что вероятно поддерживало до пожара более высокую влажность почвы, чем в сосновом лесу. После пожара остатки несгоревшего органического горизонта могли служить укрытием личинкам насекомых, коллемболам и прочим мелким беспозвоночным – пищевым объектам жужелиц. Это могло обеспечивать их высокую уловистость на таких участках. Помимо этого, выжившие жужелицы, обитающие в лесных местообитаниях, концентрировались на наименее сгоревших участках, что обеспечило высокую численность.

Из данного примера следует, что пожар оказывает воздействие на разные виды жужелиц в разной степени. Менее сгоревшие участки служили в качестве убежищ для жужелиц и для прочей допожарной фауны почв. В связи с тем, что убежища состояли в основном из влажных участков леса, они служили местообитанием специфическому набору видов жужелиц.

ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ВОССТАНОВЛЕНИЯ ГАРЕЙ

4.1. РАЗМЕРЫ ГАРЕЙ

Видовое разнообразие зависит от размеров территории, а также от ее гетерогенности (MacArthur, Wilson, 1967; для жуужелиц см. обзор: Kotze et al., 2003). Следовало бы ожидать аналогичной тенденции и на гарях как островах в незатронутом пожаром окружающем ландшафте. К сожалению, влияние размера гарей на восстановление сообществ почвенной фауны практически не оценивалось. Наши данные (Гонгальский, 2006) по сравнению трех гарей в Национальном парке Тюреста (Швеция) и в Царевичах (Карелия) площадью 450, 25 и 22 га соответственно говорят о том, что не размер, а интенсивность выгорания является основным фактором, определяющим их восстановление (табл. 11).

Для почвенных животных, согласно собственным данным и данным литературных источников, не наблюдается связи восстановления с размерами гари. На всех молодых (3–5-летних) гарях, взятых для анализа, отношение численности мезофауны на гари к контролю было меньше единицы, варьируя в небольших пределах около 0,5 (рис. 39А). Разнообразию, 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 во всех остальных семи случаях оно было ниже единицы (рис. 39Б). Отсутствие ожидаемой закономерности может быть следствием небольшого размера изученных гарей, с максимальной площадью в 450 га. Поэтому для анализа была привлечена отдельно литература по жуужелицам.

Для жуужелиц, более мобильной и более изученной группы, число точек исследований и число проанализированных гарей оказалось больше, а максимальная площадь

Таблица 11. Количество таксономических групп и численность почвенных животных (экз./м²) на гарях разного размера в бореальных лесах на третий год после пожара (среднее по всем участкам)

Пожарища	Площадь гари, га	Кол-во таксономических групп	Численность, экз./м ²
Национальный парк Тюреста,	450	16±5	1465±465
Швеция	25	16±1	1815±265
Петрозаводск, Карелия	22	15±2	875±255
Результаты дисперсионного анализа		F=27, p<0,005	F=294, p<0,00005

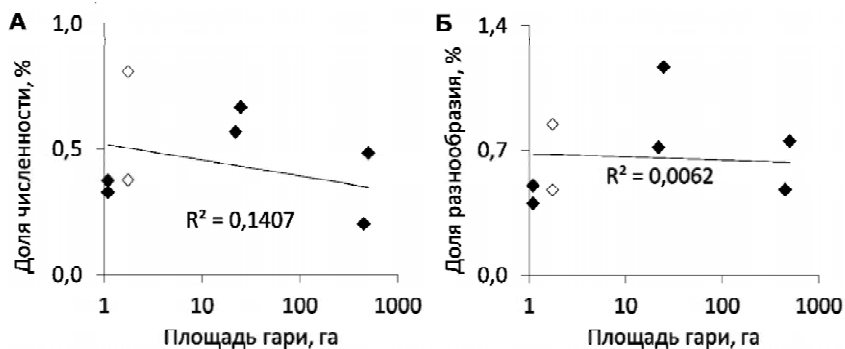


Рис. 39. Отношение численности (А) и разнообразия (Б) почвенной мезофауны на гарях разного размера к контролю. Все гары 3–7-летнего возраста. Для гарей с несколькими точками отбора проб взяты средние. Светлым выделены выжигания вырубков. Собственные сборы

изученных гарей была на 2 порядка больше. Тем не менее, статистически значимой связи с размером гари не найдено ни между уловистостью (рис. 40А), ни между числом видов (рис. 40Б) жуужелиц.

Не наблюдается постепенного заселения гарей от краев к центру, так как размеры, которые рассматривались разными авторами, были слишком малы, чтобы проследить заселение насекомыми гарей в таком направлении. Для количественной оценки таких инвазий необходимы гары значительно большего размера. Однако расселение, например, разных видов тлей на участке гари в Израиле (Wool, Inbar, 1998) происходило постепенно, от краев к центру. Авторы рассматривали только одну из составляющих компонент «хорошего колониста», по Э. Майру (Maup, 1965), а именно способность к расселению и выживаемости до тех пор, пока не найден подходящий биотоп. Другая же черта – способность укрепиться на достигнутой территории – ими не рассматривалась. Эти особенности почвенных животных и насекомых в целом могут быть рассмотрены при гигантских пожарах или при сравнении с другими катастрофическими явлениями, приводящими к уничтожению фауны (вулканы, ост-

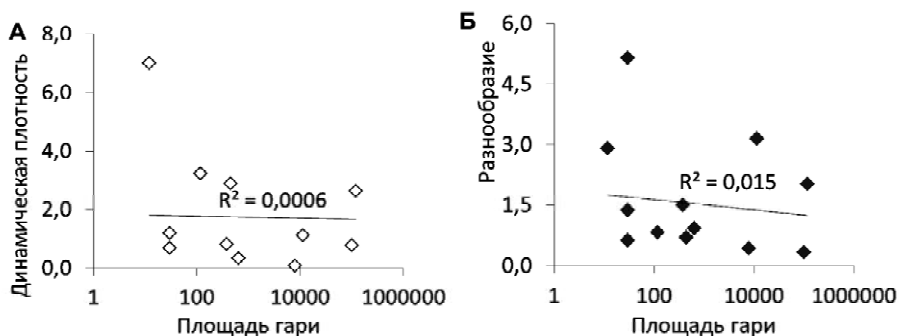


Рис. 40. Отношение численности (А) и разнообразия (Б) жуужелиц на гарях разного размера к контролю. Все гары 1–5-летнего возраста. Для гарей с несколькими точками отбора проб взяты средние. Собственные сборы и литературные данные.

рое токсическое загрязнение и т.д.). Такие явления не отмечены при заселении относительно небольших гарей, несмотря на то, что скорость колонизации различных таксонов может варьировать в пределах нескольких порядков (Wellings, 1994).

Однако показано (рис. 39, 40, вклейка), что для почвенных животных размер гари не оказывает влияния на восстановление, следовательно, для них 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.

4.2. КРАЕВОЙ ЭФФЕКТ

Краевой эффект подразумевает наличие гетерогенности в заселении нарушенной территории: участки, расположенные ближе к ненарушенному лесу, могут восстанавливаться быстрее, чем центральные участки. В качестве оценочной можно привести работу канадских исследователей (McIntire, Fortin, 2006), которые проверяли ширину экотонной зоны между сосновым лесом и гарью, используя геоботанические данные (а также другие параметры: наличие градиента, гетерогенность самого экотона). По их данным максимальная ширина зоны влияния леса на гари в бореальной зоне составляет около 50 м. Ранее было проведено несколько исследований с использованием метода трансект, пересекающих гари, или рассматривающих краевой эффект (экотон между лесом и гарью). Распределение жу-желиц изучали на горелом верещатнике (Gardner, Usher, 1989). Авторы обнаружили только один вид, который пострадал от пожара: *Trechus obtusus* уменьшал свою динамическую плотность к центру гари. Хотя ловушки располагались достаточно близко друг к другу (3 м), ширина сгоревшего участка (50 м), видимо, была слишком мала для рассмотрения последствий на таких хорошо мигрирующих насекомых, как жу-желицы. Колбе и Дорн (Kolbe, Dorn, 1982) рассматривали почвенную мезофауну в центре и на краю гари площадью около 30 га по сравнению с нетронутым лесом. Некоторые виды увеличивали свою динамическую плотность на гари (*Nebria brevicollis*, *Bembidion lampros*), некоторые были наиболее многочисленны на краю горелого участка (*Abax parallelepipedus*, *Platynus obscurus*), указывая на существование краевого эффекта. Формирование сообществ жу-желиц зависело от изменений самого участка после пожара, а также от сопредельных биотопов. На гарях, окруженных полями или дорогами, численность видов открытых пространств была намного выше, тогда как на гарях, окруженных исключительно лесами, их доля была минимальна (Потапова, 1984, 2002). Аналогично краевой эффект был отмечен на границе леса и вырубке (Heliölä et al., 2001): некоторые лесные виды проникали на вырубку, в то же время виды открытых пространств в лесу отмечены не были. Это делало сообщество экотона более похожим на таковое в невырубленном лесу. Видов, обитавших только в экотоне, в данной работе отмечено не было. Край леса вносил значительный вклад в общее разнообразие. Нам на материале по почвенным животным не удалось проследить краевого эффекта главным образом из-за того, что определяющим является степень выгорания участка, а не миграционная способность животных. В частности, в Тюресте при продвижении от краев гари площадью 450 га к его центру по трансекте длиной около 1 км численность почвенных животных практически не менялась с удалением от негорелого леса. Непосредственно на окраине гари численность животных была 753 экз./м², в 150 м – 1513, в 400 м – 1333, в центре участка гари на расстоянии 1 км от края леса – 653 экз./м², при 3453 экз./м² в негорелом лесу.

Если нарушение гомогенно по всей области своего воздействия, а заселение происходит с краев, можно применить следующую модель восстановления сообществ на такой нарушенной территории (рис. 41а): непосредственно после нарушения отношение численности в центре и на краях равно 1, затем за счет мигрантов численность на краю достигает максимума, и после – стремится к 1 за счет проникновения резидентных групп в центр нарушения.

Отношение ошибки среднего (как показателя вариации) к среднему (SE/M) позволяет сравнивать вариабельность популяций с разной относительной численностью. При том, что популяции любых почвенных животных в ненарушенном местообитании имеют естественный уровень вариабельности (за счет гетерогенности среды, внутривидовых процессов и т.д.), этот показатель варьирует в определенных пределах (рис. 41б, сплошная линия). Сразу после нарушения, вносящего дополнительную гетерогенность в среду, SE/M должен возрасти одинаково в пределах всей нарушенной территории (выборочное воздействие в пределах нарушенной территории не рассматривается). Происходящая после нарушения иммиграция немобильных беспозвоночных должна приводить к резкому увеличению показателя SE/M на краевых участках, в то время как в центре она должна оставаться примерно на том же уровне или слабо расти за счет локального увеличения численности отдельных групп, переживших пожар. Восстановление с краев должно приводить к скачкообразному возрастанию SE/M , снижающегося с течением времени и стремящегося затем к уровню, наблюдаемому в контроле (рис. 41б, прерывистая линия). При этом аналогичный скачок в центре должен быть отложен во времени и быть менее резким, т.к. разные группы достигают центра (наиболее удаленных от ненарушенного матрикса участков) с разной скоростью и эффективностью. Завершающий этап восстановления также отсрочен в центре: сообщества почвенных животных на краевых участках должны достичь уровня негорелого леса раньше.

Для проверки данной модели были использованы собственные данные восстановления сообществ почвенных беспозвоночных после пожаров в НП Тюреста и Пет-

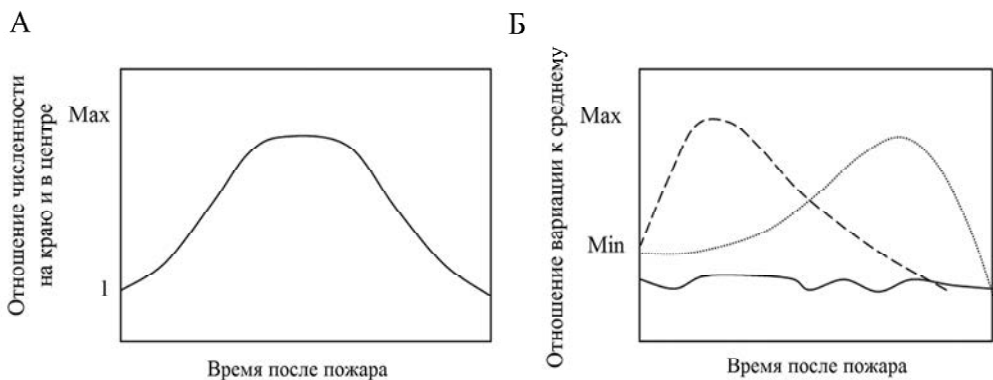


Рис. 41. Модель динамики пространственной структуры восстановления сообществ почвенных животных после нарушения. (А) Отношение численности на краю к центру и (Б) отношение вариации к среднему (SE/M) на участках на краю, в центре нарушенного участка и в окружающем ненарушенном лесу. На рис. (Б) прерывистая линия – край, точечная – центр гари.

розаводске (Пример 2). Соответствия натуральных данных описанной выше модели обнаружить не удалось (рис. 42а, б). Численность почвенной мезофауны не отличалась на краевом и центральном участках в течение всего срока наблюдений. В НП Тюреста отношение между численностью на краевом и центральном участках было около единицы в течение всех лет наблюдения, кроме 2005 г. В Петрозаводске относительная численность на краевых участках была выше в 2004 г., чем в остальные годы.

Отдельные группы в разной степени проявляли распределение по гарям, что вырождалось в различиях центрального и краевого участков. В частности, наиболее стабильные показатели фона (ненарушенный лес) демонстрировали личинки шелкунов и мягкотелок в почвах НП Тюреста (рис. 43). Непредсказуемое распределение было у кивсяков семейства Julidae. Однако в целом данный показатель был всегда ниже в контроле, нежели на любом из горелых участков. На участке в Петрозаводске наблюдался значительно более сильный разброс между участками, и даже контроль не всегда был более стабильным, чем горелые участки (рис. 44).

Можно заключить, что постепенной колонизации гари с краев к центру не происходило. Безусловно, причинами такого явления могут быть небольшие сроки, прошед-

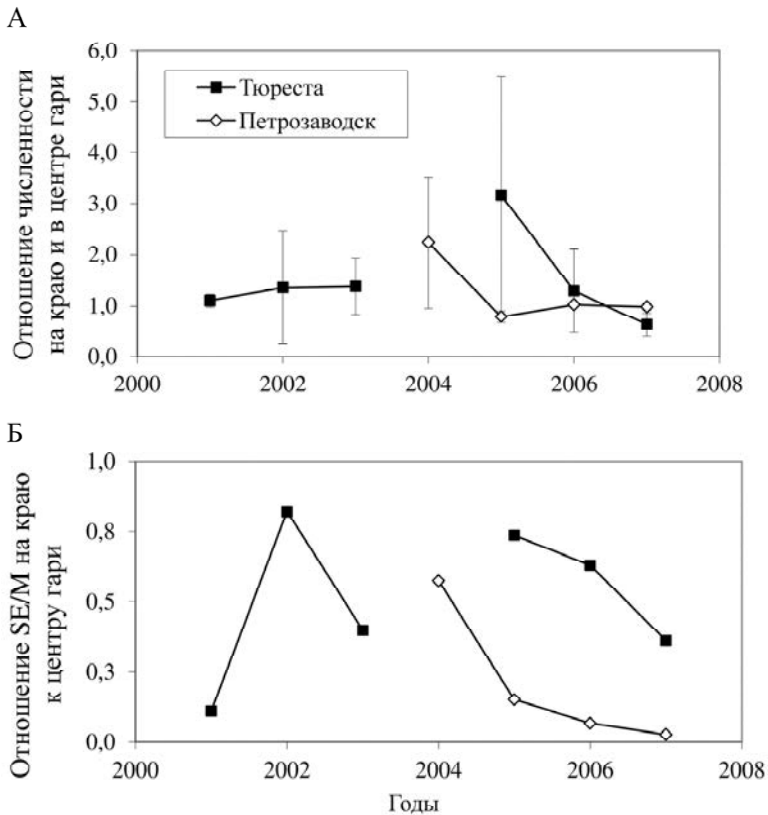


Рис. 42. Отношение (А) численности (экз./м²) и (Б) вариации к среднему (SE/M) на участках на краю гари к таковым в центре гари в Национальном парке Тюреста в 2001–2007 гг. и Петрозаводске в 2004–2007 гг.

шие со времени нарушения, а также другие неучтенные факторы распространения почвенных животных. Результаты более долгосрочных исследований пространственной структуры восстановления сообществ почвенных беспозвоночных после пожаров, построенных по такой же схеме, автору не известно, но это открывает возможности дальнейшего тестирования предложенной модели. В этой связи мне показалось возможным привлечь внимание читателя к разработке таких вопросов в будущем, нежели делать выводы на основании этих нескольких графиков.

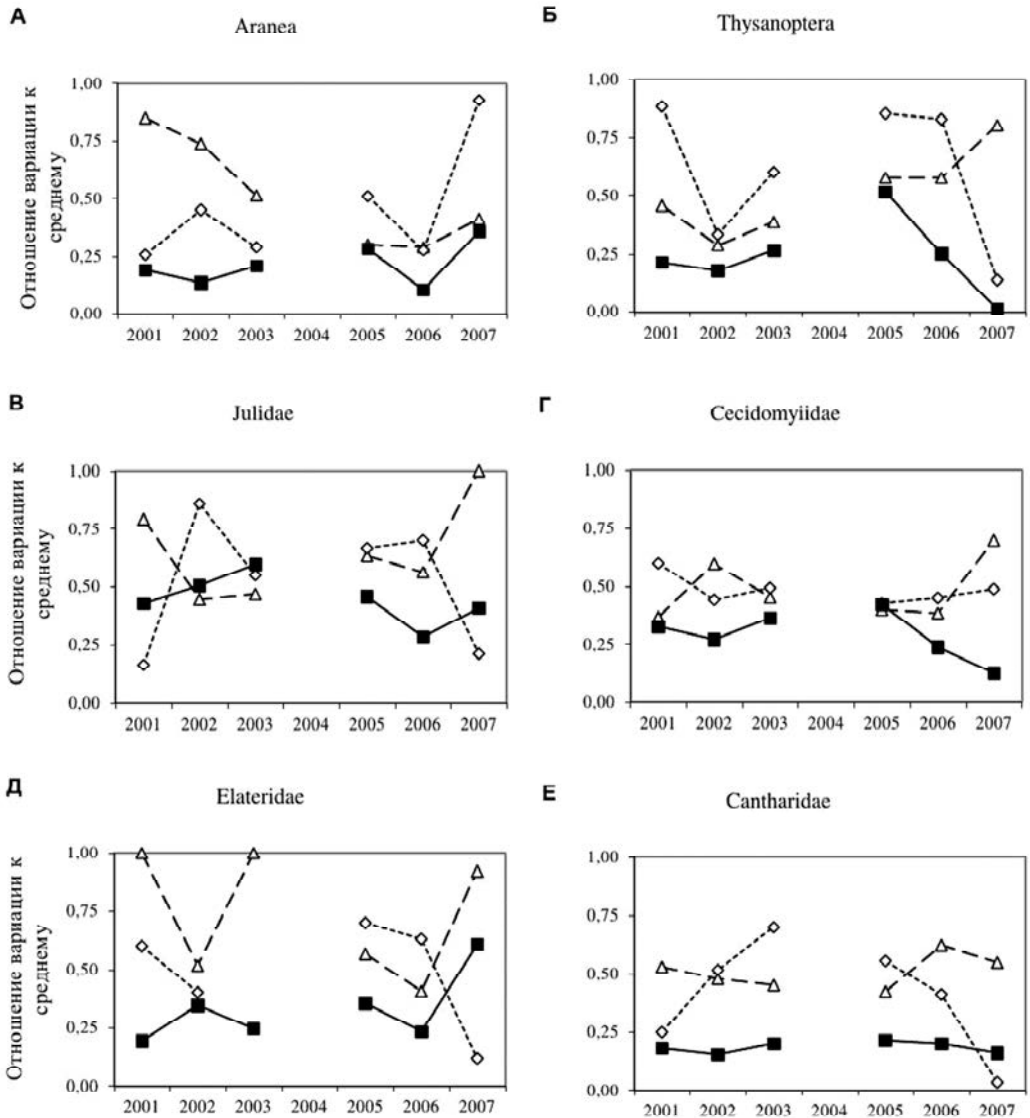


Рис. 43. Отношение вариации к среднему (SE/M) на краю, в центре гари и в лесу в НП Тюреста в 2001–2007 гг.

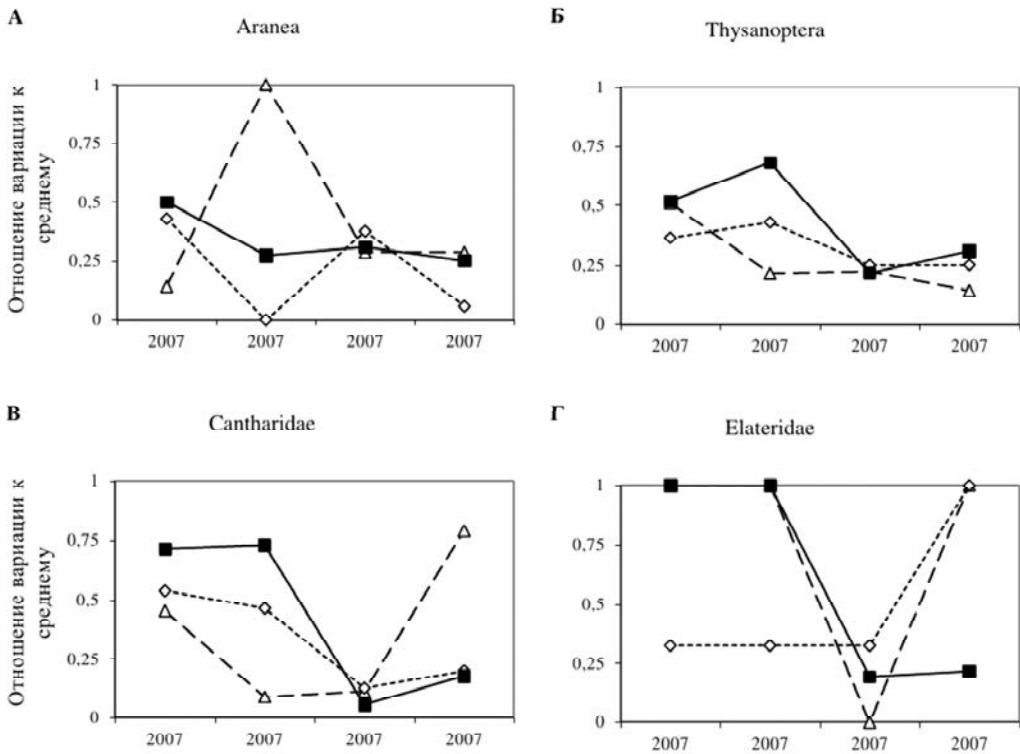


Рис. 44. Отношение вариации к среднему (SE/M) на краю, в центре гари и в лесу в Петрозаводске в 2004–2007 гг.

4.3. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ГАРЕЙ

Процессы, протекающие во время пожара, а также его последствия очень неравномерны в пространстве даже в пределах одного участка гари. Сам процесс горения почвы чрезвычайно неравномерен в микромасштабе (см. главу 1.6), а локальные скопления легко- и слабогорючей подстилки обуславливают образование убежищ, в которых и переживают пожар почвенные обитатели. На ландшафтном уровне гари также гетерогенны, особенно в зоне бореальных лесов (Фурьев, Киреев, 1979; Hellberg et al., 2004; Bonnet et al., 2005), что может отражаться в наблюдаемой гетерогенности распределения животных на их территории. Так, было показано (Dress, Voerner, 2004), что пожар влияет на почвенных микроартропод в разной степени в зависимости от расположения участка в ландшафте. Гетерогенность среды чрезвычайно важна для поддержания сообществ наземных моллюсков после многочисленных и разных по размеру пожаров. Л. Кисс с соавт. (Kiss et al., 2004) считают, что благодаря гетерогенности пожаров на гарях образуются множественные и неразличимые человеческим глазом убежища, животные из которых, пережившие пожар, и обеспечивают разнообразие экологических групп на гарях. Эта гипотеза может быть распространена и на другие таксономические группы.

На примере сосняков средней тайги Средней Сибири на геоботанических данных показано (Перевозникова и др., 2005), что после пожаров слабой интенсивности мозаичность покрова снижается за счет укрупнения мелких контуров, а после пожаров сильной интенсивности наблюдается противоположная картина: создается мелкоконтурная мозаика.

Уже упоминавшаяся работа Н.А. Потаповой (1999) в Костомукшском заповеднике по восстановительным сукцессиям в двух рядах хвойных лесов – одна из немногих, оценивавших внутреннюю гетерогенность населения почвенных беспозвоночных на гарях. В работе показано, что распределение численности мезофауны зависело от микрорельефа (табл. 12).

По нашим данным, число групп и обилие почвенной фауны в целом было выше на участках гарей с более слабым прогоранием (рис. 45) – по результатам трех изученных гарей. В пределах одного участка гари сохраняется динамика такого распределения в течение нескольких лет: анализ распределения всей мезофауны (рис. 46А) и пауков как модельной группы отдельно (рис. 46Б) показал, что во всех случаях наблюдений численность была выше на слабо нарушенных пожаром участках. У такого явления могут быть причинами как более высокая выживаемость почвенной мезофауны на слабо нарушенных пожаром участках, так и последующее за пожаром перераспределение мобильной фауны на более пригодные для жизни участки. На приведенном материале пока

Таблица 12. Численность (экз./м²) и динамическая плотность (экз./10 лов.-сут.) почвенной мезофауны восстанавливающихся после пожаров сосновых лесов по станциям в Костомукшском заповеднике (по: Потаповой, 1999)

Стации	Возраст гари		
	24 года (С24)	73 года (С73)	143 года (С143)
	Численность, экз./м ²		
Вершина	63,9*§	199,5*	131,2§
Понижение	52,3*§	265,6*#	77,9§#
Северный склон	80,0*	264,5*#	107,7#
Южный склон	65,1*§	193,0*	158,9§
Среднее	66,6*§	230,7*#	118,6§#
	Динамическая плотность, экз./10 лов.-сут.		
Вершина	6,9*§	2,6*	2,9§
Понижение	11,8§	16,4#	4,1§#
Северный склон	7,3*§	3,8*#	2,3§#
Южный склон	6,8*§	3,8*	2,3§
Среднее	8,2§	6,6	2,9§

Примечание. Знаками обозначены достоверные различия между парами биотопов: * – С24 и С73, § – С24 и С143, # – С73 и С143.

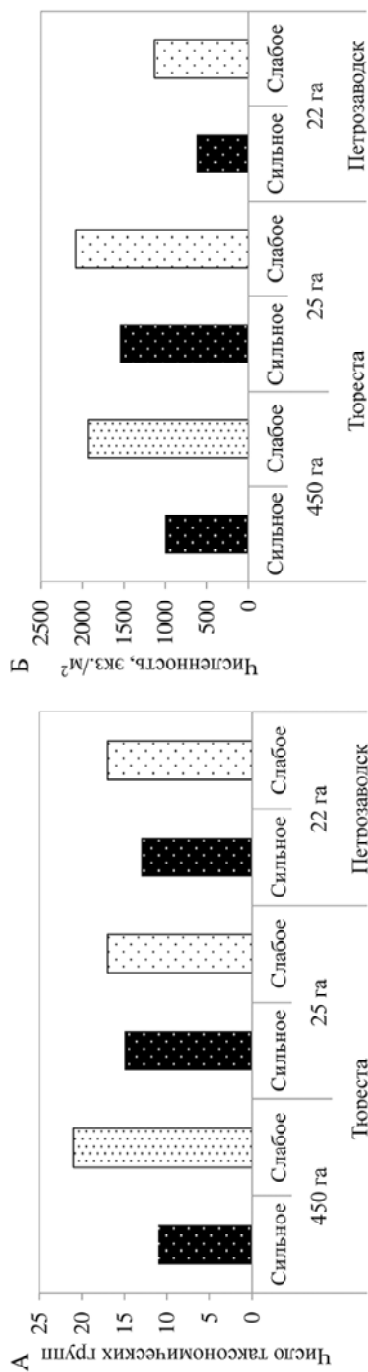


Рис. 45. Число групп (А) и численность (Б) мезофауны на слабо и сильно выгоревших участках на гарях в НП Тюреста и в Петрозаводске через 2 года после пожара. На гари площадью 450 га участки отобраны в одной повторности, поэтому стандартная ошибка рассчитана быть не могла.

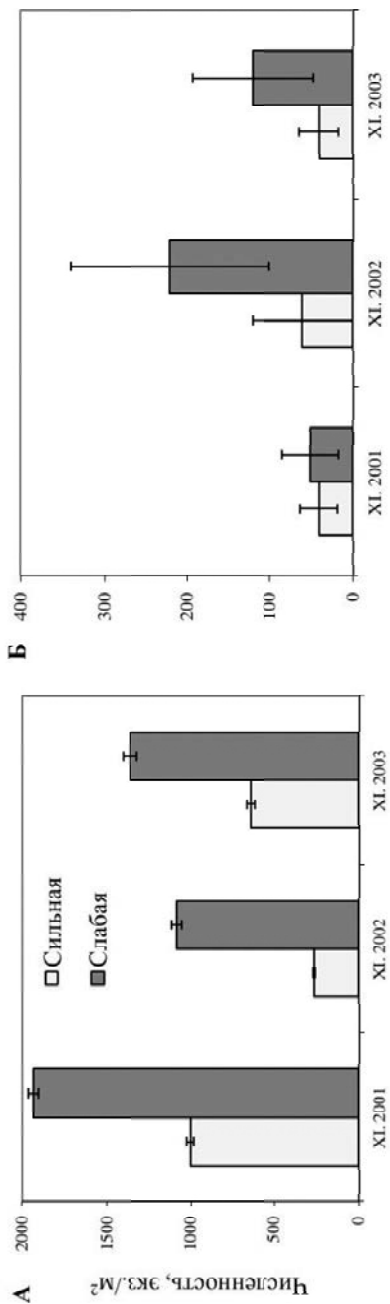


Рис. 46. Численность мезофауны (А) и пауков (Б) на слабо и сильно выгоревших участках в центре гари площадью 450 га в НП Тюреста, образовавшейся в результате пожара в августе 1999 г. Стандартная ошибка рассчитана для 5 проб в пределах одного участка.

подтвердить или опровергнуть ни одну из них невозможно, но тестированию второй гипотезы посвящен Пример 1, который скорее подтверждает первое предположение.

Пример 4. Пространственное распределение почвенных беспозвоночных на гаях на Черноморском побережье Кавказа

Пожары играют важную роль в функционировании средиземноморских экосистем (Жерихин, 1995; Bond, Keeley, 2005; Pausas et al., 2008). Аридность климата и структура растительности в Средиземноморье служат причиной частых

периодических пожаров, благодаря чему многие виды растений и животных адаптированы к циклически пирогенной сукцессии (Санников, 1981; Carrington, Keeley, 1999; Rodrigo, Retana, 2006; Thomas et al., 2010). В этой связи актуально изучение восстановления сообществ почвенных беспозвоночных, обитающих в периодически выгорающих экосистемах, временной динамики пирогенных сообществ и роль пространственной гетерогенности в их восстановлении (Velasco et al., 2009; Santos et al., 2009). Субсредиземноморские экосистемы, представленные в России только на Северо-Западе Кавказа в Краснодарском крае, уникальны по ряду показателей: ландшафтов, растительности, животному населению (Иванов и др., 2000). Важность изучения этих экосистем возрастает в связи с созданием здесь в 2010 г. заповедника «Утриш». Одним из потенциальных факторов устойчивости сообществ почвенных животных к нарушениям может быть неоднородность их распределения на гаях как из-за внутренних факторов, так и из-за неоднородности выгорания в пределах самих гаяей. На данном примере можно продемонстрировать пространственную структуру пирогенных сообществ почвенных беспозвоночных в субсредиземноморских экосистемах и роль этой гетерогенности в их восстановлении.

Материал собран в окрестностях Утришской морской станции ИПЭЭ РАН на полуострове Абрау, в 35 км от Новороссийска (44°44' с.ш., 37°26' в.д.) в середине июня 2007 г. в типичных экосистемах средиземноморского типа – шибляке. Негорелый шибляк представлен фисташково (*Pistacia mutica*) – можжевельным (*Juniperus excelsa*, *J. foetidissima*, *J. oxycedrus*) редколесьем с держи-деревом (*Paliurus spina-christi*) и сумачом (*Rhus coriaria*) на склоне южной экспозиции в 200–300 м от берега моря на светло-коричневых почвах. Было исследовано два участка гаяей: 2- (2005 г.) и 7-летнего (2000 г.) возраста. Расстояние между участками по берегу составляло около 3 км, площадь каждого из них примерно 1 га. В середине каждой гаяей был заложен пробный участок, а также контрольный участок в 50 м от края каждого сгоревшего участка в глубь вглубь ненарушенного шибляка. На каждом участке было отобрано по 25 почвенных проб буром диаметром 9,8 см до глубины 5–15 см, в зависимости от каменистости почвы (рис. 4). Пробы отбирали по сетке 20×20 м с шагом 5 м и помещали в отдельные пронумерованные полиэтиленовые пакеты, затем в лаборатории из них выбирали животных методом ручной разборки. Всего было отобрано 100 проб. Для каждой пробы определяли массу подстилки, почвы (фракция <2 мм), щебня (<5 мм), камней (>5 мм) на электронных весах *Петровес* с точностью до 0,1 г. В качестве параметров сообществ использовали численность мезофауны, измеренную в экзemplярах на м², и количество таксономических групп (в основном в ранге семейства). Прежде, чем перейти к описанию результатов данного раздела, необходимо пояснить некоторые из примененных в нем методов.

Обзор методов геостатистики, упоминаемых в данной работе

Особенности размещения мелких подвижных организмов часто невозможно установить визуально, и необходимо применять методы интерполяции. Такие работы получают все большее распространение при изучении популяций насекомых, почвенной фауны, бентоса и планктона. Введение геометрического пространства как еще одной степени свободы требует применения особого математического аппарата для обработки собираемых данных. Одним из методов, позволяющих это делать, является геостатистика. Исходно это математический аппарат для решения задач геологии полезных ископаемых, где существенен размер пятен (например, рудных тел) и характер их распределения в пространстве для предсказания расположения залежей с аналогичными характеристиками (Goovaerts, 1997). Применение методов геостатистики в экологических исследованиях уже получило широкое распространение (Fortin, Dale, 2005). Каждый эколог из практики знает, что образцы, отобранные недалеко друг от друга, как правило, будут по ряду изучаемых параметров меньше отличаться от проб, отобранных на большем удалении. Это явление получило название автокорреляции, которая стала в западной литературе новой парадигмой пространственной экологии (Legendre, 1993). Наличие корреляции между параметрами в пространстве ограничивает использование стандартных статистических процедур. Чем больше автокорреляция, тем больше ковариация данных и тем больше вариация среднего. Статистический анализ пространственных данных требует поправки на автокорреляцию и с точки зрения правильного планирования эксперимента, позволяющего избежать мнимых повторностей (Hurlbert, 1984; Козлов, 2003). Таким образом, вычисление автокорреляции тех или иных характеристик почвенных сообществ является мощным инструментом оценки степени независимости данных и их гомогенности.

Пространственная зависимость между показателями в разных точках отбора проб (автокорреляция) оценивается с помощью вариограмм (или полувариограмм) (рис. 47).

Вариограмма представляет собой приращение величины фактора или характеристики при перемещении из точки X в точку Y в пространстве. Вариограммы рассчиты-



Рис. 47. Вариограмма (по: Ettema, Wardle, 2002, с изменениями). Исходное значение показателя в точке $(0;0)$ отражает «эффект самородка». Приращение суммарной вариации (по оси Y) при удалении от исходной точки (по оси X) показывает автокорреляцию. Когда вариограмма достигает порога, соответствующее расстояние от точки $(0;0)$ выявляет радиус пятна автокорреляции. Точками обозначены экспериментально полученные значения, а кривой – модель, описывающая их распределение.

вают, увеличивая шаг выборки на целое число, в результате чего происходит увеличение ее абсолютного значения до некоторого уровня. Используя разные модели для описания приращения вариограммы, определяют, на каком расстоянии от исходной точки ее значения достигают порога. Это расстояние и есть радиус «пятна», внутри которого существует пространственная автокорреляция показателей. Величина вариограммы в исходной точке не всегда равна нулю, так как существует определенная вариация, или «шум», в масштабах, меньших минимального расстояния между точками измерения. Это явление получило название «эффекта самородка» (nugget effect), пришедшее в геостатистику из геологии полезных ископаемых. При отсутствии тренда у вариограммы, т.е. отсутствии определенной пространственной структуры, она описывается прямой, параллельной оси шага выборки и отстоящей от нее на расстояние, равное эффекту самородка. Если вариограмма описывается линейной моделью, не достигающей порога, вероятно, исследуемый участок был недостаточно велик и находится в пределах пятна автокорреляции или градиента признака. Помимо вариограммы на расстояние, охватываемое «пятном» того или иного показателя, и наличие связи между «пятнами» указывают критерий *I* Морана и коэффициент Джири. Наличие автокорреляции при анализе данных не позволяет использовать показатели параметрической статистики. В случае обнаружения автокорреляции используются модифицированные оценки достоверности корреляции пространственно распределенных данных.

SADIE-статистика (Spatial Analysis by Distance IndicEs). Этот показатель указывает на совпадение в пространстве кластеров двух характеристик и соответственно учитывает не только линейные, но и нелинейные связи между ними. Кластерные индексы не имеют размерности и рассчитываются достаточно сложным методом (Perry J.N, 1998). Основу вычислений составляет так называемое расстояние регулярности, или минимальное расстояние, на которое должен «передвинуться» тот или иной показатель из оцениваемой точки, чтобы распределение стало случайным. Показатель $X = 1$ указывает на полное совпадение кластеров в пространстве, $X = -1$ указывает на полное их разобщение.

Более подробное описание методов геостатистики применительно к почвенно-зоологическим исследованиям можно найти в наших обзорах (Покаряевский и др., 2007; Гонгальский и др., 2009).

Фракционный состав почв. Светло-коричневые почвы на склонах, выходящих к морю, содержат значительную фракцию камней и щебенки, превышающих долю почвы в верхних 10–15 см (табл. 13). На негорелых участках масса подстилки колеблется в пределах 7–8 г/пробу, или 900–1000 г/м². Масса подстилки на выгоревших

Таблица 13. Фракционный состав почв (г на пробу 76 см²) на участках негорелого шибляка и на горях 2000 и 2005 г.

Масса, г	Шибляк -1	Шибляк - 2	Гарь 2000 г.	Гарь 2005 г.
Почва, < 2 мм	185 ± 28	135 ± 19	276 ± 35	167 ± 19
Камни, > 5 мм	205 ± 35	168 ± 26	138 ± 23	173 ± 21
Щебень, от 2 до 5 мм	75 ± 13	59 ± 8	117 ± 25	101 ± 10
Подстилка	7,1 ± 1,3	7,8 ± 2,0	6,3 ± 1,1	5,4 ± 2,0

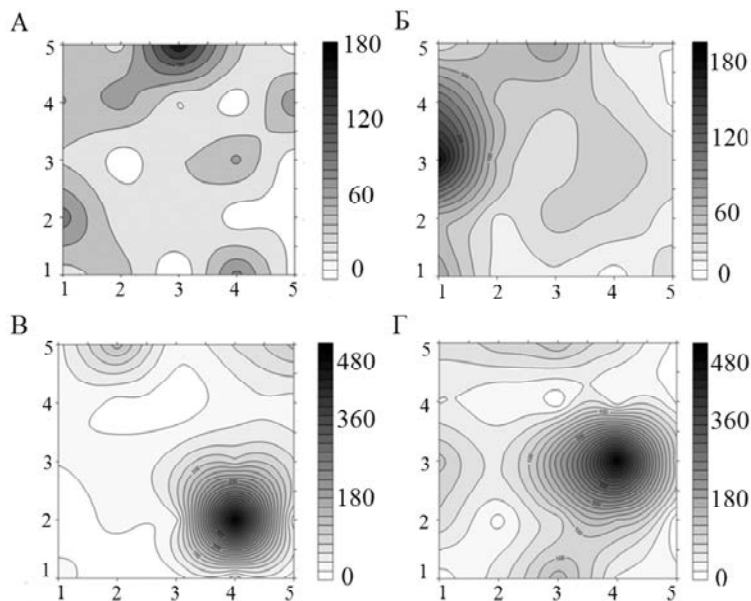


Рис. 48. Пространственное распределение массы подстилки ($\text{г}/\text{м}^2$) на 2- (А) и 7-летней (В) гаях и в контрольных участках в шибляке (Б, Г) в окр. Утришской станции ИПЭЭ РАН. По осям обозначены ряды проб, расстояние между пробами – 5 м.

участках ниже, причем на более молодой гари (5,4 г/пробу) она меньше, чем на более старой (6,3 г). Подстилка распределена по участку неравномерно (рис. 48).

Численность и разнообразие мезофауны. В шибляке, не затронутом пожаром, численность почвенных беспозвоночных, относящихся к 18 таксономическим группам, варьировала от 142 до 295 экз./ м^2 (табл. 14). Основу населения составляли эпигеобинты: пауки (до 58 экз./ м^2), эмбии (42) и многоножки (кивсяки и поликсениды). Значительную долю составляли личинки насекомых разных отрядов и чешуйницы. На участках негорелого фисташково-можжевельнового редколесья отмечена типичная ксерофильная фауна, характерная для экосистем субсредиземноморского типа (Арнольди, Гиляров, 1958; Гонгальский и др., 2006). Элементом, резко отличающим данный тип почв в нашей стране от прочих, является присутствие, иногда вплоть до доминирования, эмбий. Этот отряд, представленный партеногенетической формой вида *Haploembia solieri*, является одним из наиболее важных с точки зрения охраны разнообразия субсредиземноморских экосистем. Отсутствие в пробах дождевых червей и личинок двукрылых может быть объяснено сухостью почвы, которая к июню заставляет червей уходить в более глубокие горизонты, а двукрылые к этому моменту окукливаются и метаморфизируют в имаго. В то же самое время почвы под пологом широколиственных лесов в 2–3 км вглубь от моря значительно более влажные, и там в те же сроки можно обнаружить более мезофильный комплекс почвенных животных (Гонгальский и др., 2006).

На 7-летней гари численность почвенных беспозвоночных была ниже, 95 экз./ м^2 , а также меньше и число таксономических групп – 8 (табл. 14). Наиболее многочисленными были те же группы: эмбии (26 экз./ м^2) и пауки (21). На участке, кроме единичной находки личинки долгоносика, не было обнаружено групп, не встреченных в контроле.

Таблица 14. Численность почвенных беспозвоночных (экз./м², m± SE, n=25) в июне 2007 г. на гаях разного возраста и в контроле в шибляке на п-ве Абрау

Таксономическая группа	Шибляк 1	Шибляк 2	Гарь 2000 г	Гарь 2005 г
Мокрыцы (Oniscidea)	5,3			
Многоножки (Mulgipoda)				
Костянки (Lithobiidae)	10,5			
Поликсениды (Polyxenidae)	31,6 ± 15,7	10,5	5,3	
Кивсяки (Julidae)	31,6 ± 19,0	5,3	10,5	
Лжескорпионы (Pseudoscorpionida)	26,3 ± 13,2			
Сенокосцы (Opilionida)	10,5			
Пауки (Aranea)	57,9 ± 22,9	47,4 ± 16,4	21,1	21,1
Насекомые (Insecta)				
Чешуйницы (Lepismatida)		26,3 ± 14,9	15,8	5,3
Тараканы (Blattoptera)	5,3			
Сверчки (Grillidae), лич.	5,3	10,5		
Эмбии (Embiopetra)	42,1 ± 16,5	21,1	26,3 ± 10,7	5,3
Сеноеды (Psocoptera)	15,8			
Полужесткокрылые (Hemiptera)		5,3	5,3	21,1
Красноколопы (Pygrrhosogidae), лич.	5,3	5,3		
Жесткокрылые (Coleoptera), лич			5,3	
Жужелицы (Carabidae), имаго	10,5	5,3		
Долгоносики (Curculionidae), лич.			5,3	
Чешуекрылые (Lepidoptera), лич.				
Пяденицы (Geometridae), лич.	5,3	5,3		
Совки (Noctuidae), лич.	21,1			
Сетчатокрылые (Neuroptera), лич.				
Златоглазки (Chrysopidae)	5,3			
Всего	289,5 ± 51,0	142,1 ± 34,7	94,7 ± 23,4	52,6 ± 22,8

На гари 2-летнего возраста была отмечена минимальная численность почвенных беспозвоночных – 53 экз./м², причем встречены только 4 группы, из которых собственно почвенными обитателями являются лишь эмбии.

Пространственная структура сообществ. В ненарушенном шибляке распределение животных неоднородно (рис. 49Б, Г). На участке 1, судя по вариограмме численности, которая не выходит на плато (рис. 50А), пятно размером больше, чем исследованный участок, а вариограмма количества групп выявляет пятна диаметром ок. 10 м (2 лага, или расстояниям между пробами) (точка, где значение (y|h) перестает расти) (рис. 50Б). После пожара линейные размеры пятен численности и разнообразия сообществ уменьшаются (рис. 51А-Г), но с восстановлением после пожара растут: на двухлетней гари ок. 0,8 лаг, а на 7-летней – 0,8–1,2 лага. Характер распределения пятен, размер которых колеблется от 3 до 5 м в сечении (табл. 15), говорит о том, что почвенные животные образуют агрегации размером несколько м², которые содержат до 720–800 экз./м² почвенных беспозвоночных при средних значениях по участку около 200. Общая площадь таких участков высокой численности достигала на каждом из участков гари около 5% от территории участка.

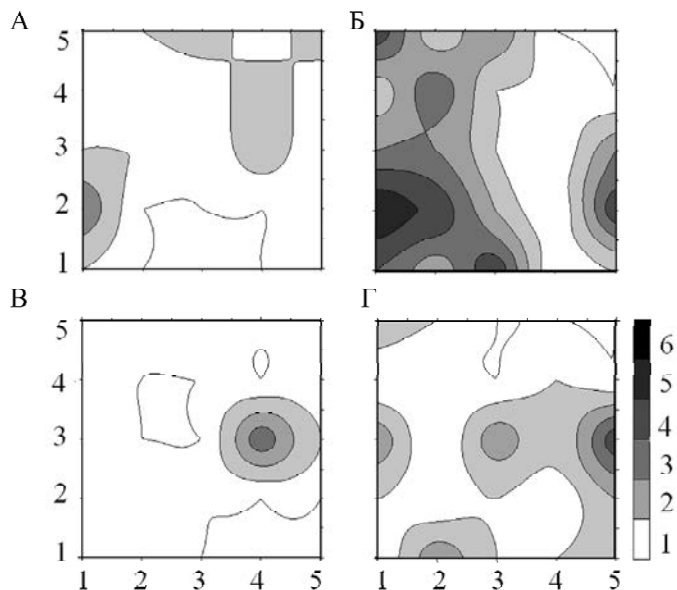


Рис. 49. Пространственное распределение численности почвенных животных (экз./пробу) на 2- (А) и 7-летней (В) горях и в контрольных участках в шибляке (Б, Г) в окр. Утришской станции ИПЭЭ РАН. По осям обозначены ряды проб, расстояние между пробами – 5 м.

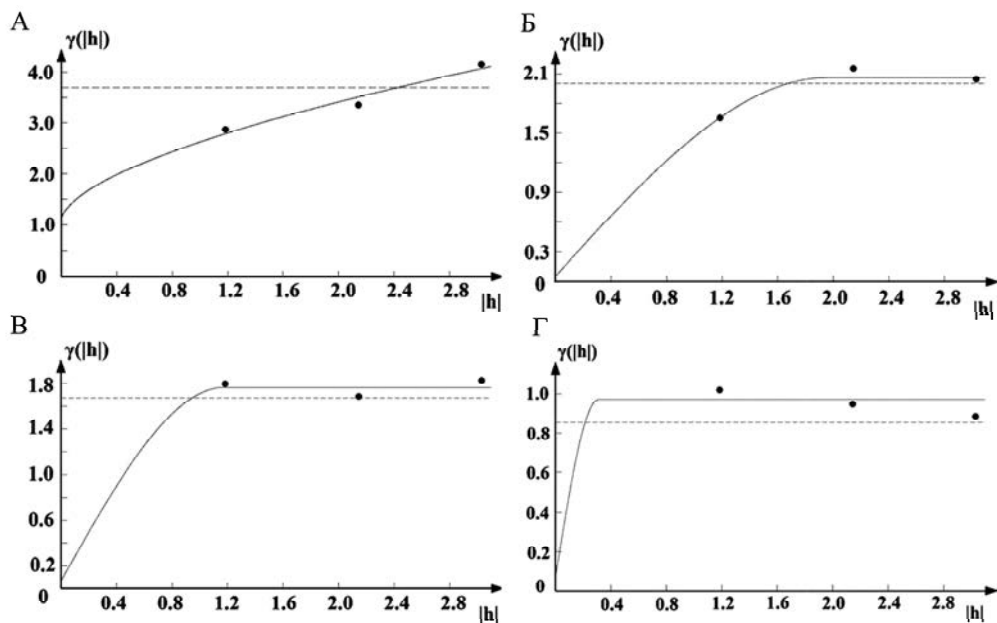


Рис. 50. Вариограммы пространственного распределения показателей сообществ почвенных животных на площадках 20×20 м на *негорелых* участках в шибляке в окр. Утришской станции ИПЭЭ РАН: общая численность мезофауны (экз./м²) в шибляке-1 (А) и 2 (В), количество таксономических групп (экз./пробу) в шибляке-1 (Б) и 2 (Г). Характеристики моделей см. в табл. 15.

Таблица 15. Параметры моделей стандартизованных вариограмм численности (экз./м²) и числа таксономических групп почвенной мезофауны на 2- и 7-летнем участках гарей в окр. Утришской станции ИПЭЭ РАН

Параметр	Модель	R	C	C ₀	IGF
Численность мезофауны (экз./м ²)					
Шибляк-1	Степенная	0,6	1,53	1,10	0,0014
Шибляк-2	Наггет	1,18	1,70	0,68	0,0019
Гарь 2000 г.	Сферическая	0,81	0,70	0,10	0,0263
Гарь 2005 г.	Сферическая	0,74	0,80	1,13	0,0545
Количество таксономических групп (экз./пробу)					
Шибляк-1	Сферическая	1,95	2,00	0,06	0,0011
Шибляк-2	Сферическая	0,31	0,90	0,07	0,0064
Гарь 2000 г.	Сферическая	1,40	0,64	0,01	0,0056
Гарь 2005 г.	Сферическая	0,90	0,50	0,09	0,0462

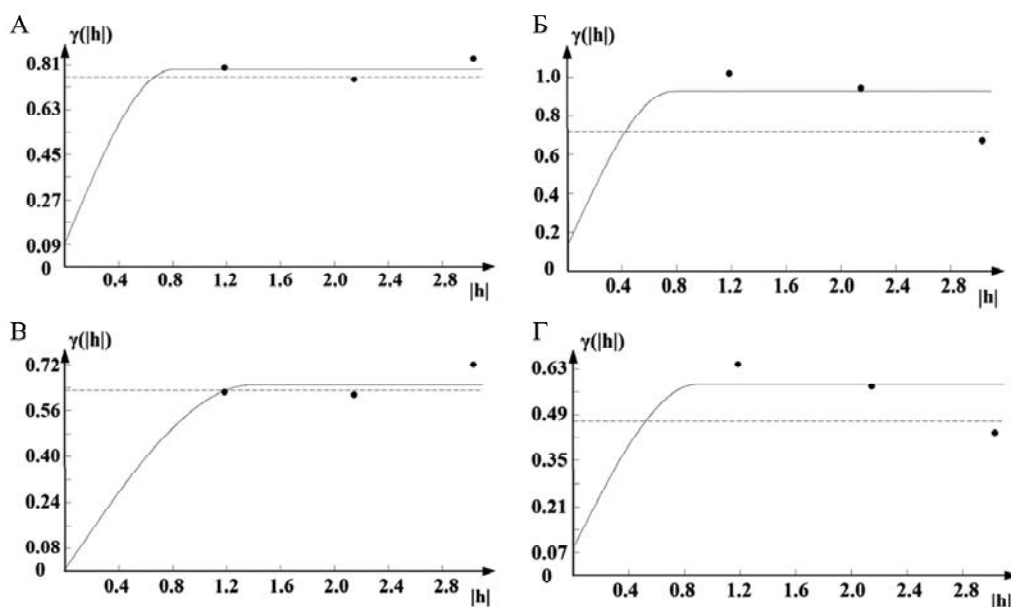


Рис. 51. Вариограммы пространственного распределения показателей сообществ почвенных животных на площадках 20×20 м на *горельх* участках в шибляке в окр. Утришской станции ИПЭЭ РАН: общая численность мезофауны (экз./м²) на гарь 2000 г. (А) и гарь 2005 г. (В), количество таксономических групп (экз./пробу) на гарь 2000 г. (Б) и гарь 2005 г. (Г). Характеристики моделей см. в табл. 15.

С помощью SADIE-анализа было соотнесено расположение пятен подстилки и пятен распределения общей численности животных (табл. 16). В шибляке на обоих участках корреляция, судя по показателю X, оказалась статистически незначимой как

Таблица 16. Коэффициент корреляции SADIE (X , p) между массой подстилки (g) и некоторыми показателями сообществ почвенной мезофауны на 2- и 7-летней гарях в окр. Утришской станции ИПЭЭ РАН. Жирным шрифтом выделены статистически значимо отличающиеся значения

Участок	Численность, экз./м ²		Число таксономических групп	
	X	p	X	p
Шибляк-1	0,429	0,186	0,107	0,372
Шибляк-2	0,404	0,169	0,147	0,344
Гарь 2000 г.	0,340	0,192	-0,017	0,498
Гарь 2005 г.	0,795	0,016	0,383	0,135

для численности, так и для количества групп мезофауны. Статистически значимая корреляция была обнаружена только между численностью мезофауны и массой подстилки на свежей гари ($X=0,795$).

Пожары в шибляке приводят к снижению численности и разнообразия почвенной фауны в 2–3 раза по сравнению с контролем. Аналогичные последствия пожаров отмечаются во многих других средиземноморских экосистемах (Sgardelis et al., 1995). Многие малоподвижные группы (мокрицы, косянки, псевдоскорпионы) не были отмечены ни на одном из участков гарей. Заселение происходит с течением времени очень медленно, учитывая медленное восстановление таких экосистем и небольшие скорости передвижения многих групп почвенных животных. Однако было показано на примере моллюсков в средиземноморских обитаниях во Франции и в Испании (Kiss, Magnin, 2006; Santos et al., 2009), что уже через несколько лет после пожара видовое разнообразие не отличается от такового в негорелых местообитаниях. Авторы предполагают, что моллюски могли переживать пожар в негоревших локальных местообитаниях и распространяться оттуда. Эта гипотеза находит подтверждение и на рассматриваемом материале. Пространственное распределение подстилки оказалось неравномерно после пожара, выявив менее сгоревшие очаги. При рассмотрении пространственного распределения почвенных животных также выявляются небольшие участки с численностью, превышающей среднюю по участку (рис. 49).

Согласно данным SADIE-анализа, численность почвенной фауны (состоящей в основном из эпибионтов) положительно коррелирует с массой подстилки в пробе (табл. 16). Однако статистически значимая положительная корреляция была выявлена только на гари 2-летней давности. Вероятно, животные достигают максимальной численности на локально негоревших участках, где сохранилась подстилка.

Высокая численность эмбий на гарях говорит, вероятно, об их хорошей адаптированности к пожарам. В ряду типично средиземноморских видов, приспособленных к периодическим пожарам, практически всегда идет речь о растениях или грибах, в редких случаях – о насекомых (Wikars, 1997), однако почвенных животных с такой адаптацией не выявлено. Вероятно, эмбию *H. solieri* можно первой отнести к этому ряду, хотя данный вопрос требует проработки. Таким образом, после пожаров в шибляке снижаются численность и разнообразие почвенной мезофауны, а также уменьшаются размеры пятен высокой численности, распределение становится более пятнистым.

**Пример 5. Роль коридоров
в восстановлении сообществ
почвенной мезофауны после
пожаров**

Одним из объяснений медленного восстановления почвенной фауны может быть негативное влияние фрагментации почвенно-подстилочного покрова за счет неравномерного влияния пожара. Неоднородности среды обитания посвящены сотни работ, а выше был рассмотрен эффект гетеро-

генности, производимый пожаром на лесные экосистемы. Естественная неоднородность ландшафта, наблюдаемая в бореальных лесах на морене, позволяет количественно изучать такие явления: сеть заболоченных понижений подвержена воздействию пожаров меньше, чем хорошо дренированные участки, которые при сильных пожарах могут сгорать вплоть до подстилающей породы. Оставшиеся понижения могут быть связаны друг с другом и с негорелым лесом посредством сети естественных коридоров, представляющих собой слабо сторевшие участки на общем фоне выжженного до гранита почвенного профиля. Коридоры могут служить одним из факторов расселения животных во фрагментированных местообитаниях, например, в сельскохозяйственных и городских ландшафтах. Для этой цели в ряде стран создаются даже специальные коридоры для позвоночных животных (Watling, Donnelly, 2006; Gilbert-Norton et al., 2010). Они представляют связанные между собой ненарушенные участки леса или того типа экосистем, которые необходимы охраняемым животным, и позволяющие им перемещаться в пределах фрагментированного урбандшафта. Для мелких позвоночных создают проходы под автотрассами, железнодорожными путями. Вполне вероятно, что коридоры могут также служить и для расселения почвенных беспозвоночных. Безусловно, они должны иметь иные характеристики и размеры, нежели коридоры, создаваемые для позвоночных животных. На примере гарей можно проследить, какие характеристики коридоров для почвенной фауны при возможном их создании необходимо учитывать. Однако изучению неравномерности распределения беспозвоночных в пределах гарей посвящены лишь единичные работы (Потапова, 1999), причем неравномерность почвенного покрова как фактор восстановления сообществ количественно оценена не была. Ранее мы уже обращались к двум контрастирующим по своей расселительной способности группам почвенных животных, названных условно мобильными и немобильными группами. Большинство работ, касающихся заселения гарей, оперировали общей численностью и видовым разнообразием беспозвоночных, либо какой-то из массовых групп связанных с почвой насекомых (жужелиц, стафилинид) или пауков. При этом немобильные группы, составляющие меньшинство среди почвенной мезофауны, смешивались с общей массой легко расселяющихся беспозвоночных. Поэтому расстояния от краев гари до центра, составляющие обычно от десятков до тысяч метров, в расчет не принимались, так как это не те расстояния, которые не могли бы преодолеть хорошо летающие насекомые или пауки. Они способны массово заселять самые отдаленные от ненарушенных биоценозов участки в самые короткие сроки, что было продемонстрировано выше на примере пирофильных насекомых. Однако если из общей массы почвенных беспозвоночных выделить группу слабых мигрантов, то с их помощью можно проанализировать процессы восстановления сообществ, связанные именно с неоднородностью почвенного покрова. Обращая внимание на низкую скорость расселения резидентных беспозвоночных – на метры в течение вегетационного сезона (Berthet, 1964; Ojala, Huhta, 2001, Lehmitz et al., 2011), – этот процесс может быть зафиксирован в небольших пространственных масштабах и

при долговременных наблюдениях. В частности, было показано, что реколонизация дефаунированной почвы почвенными животными может происходить путем миграции через коридоры (Rantalainen et al., 2005, 2008). Этот подход был применен ранее либо в исследованиях с использованием микрокосмов, либо в экспериментально созданных участках под открытым небом. Тем не менее, по нашим данным, не было проведено работ, касающихся колонизации почвенной фауны участков, нарушенных естественным путем, через коридоры, например, после лесных пожаров. Такие эксперименты значительно сложнее контролировать, они также несут в себе значительно более высокий уровень дисперсии, однако они могут подтвердить или опровергнуть результаты, полученные в лабораторных условиях, и точнее описать механизмы восстановления почвенной фауны после пожаров.

Восстановление почвенной фауны через коридоры мы изучали (Zaitsev et al., 2014a) на примере животных, не имеющих возможностей к активному расселению (полету или планированию). Среди почвенной мезофауны это дождевые черви, многоножки, некоторые паукообразные, моллюски. Гипотезой в данной работе было предположение о том, что они будут постепенно расселяться из негорелого леса от краев в центр гари через сети коридоров слабо сгоревшего почвенно-подстилочного яруса.

Было заложено три трансекты на гари в Национальном парке Тюреста в центральной Швеции. Район работ описан подробнее в главе 2.1 (Пример 1). Трансекты располагались на расстоянии около 200 м друг от друга, каждая состояла из четырех участков: один контроль (негорелый лес) и три участка на гари, представляющие различные варианты связанности с лесом (рис. 52 и фото на последней странице обложки). Контрольный участок был расположен в глубине негоревшего леса, не менее чем в 30 м от зоны пожара. Один участок был 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 сгоревшей области на расстоянии около 5–10 м от края леса и представлял собой остров слабо сгоревшей почвы, окруженный выходами гранита, но соединенный с лесом коридором. Ширина коридора всегда была уже, чем сам участок, в основном до 50% от его диаметра (50–100 см в ширину). Пос-

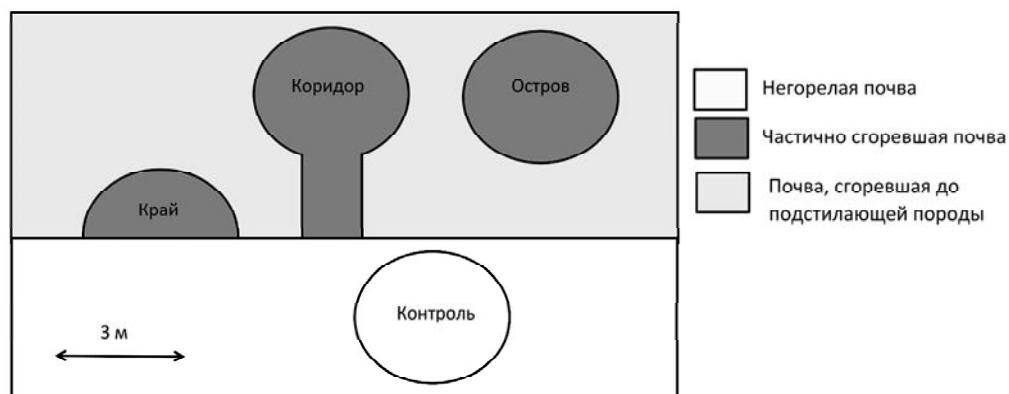


Рис. 52. Схема расположения участков: контроль в негорелом лесу и участки в пределах гари: горелый участок, соседствующий с негорелым лесом своей широкой стороной («край»); участок, связанный с негорелым лесом через узкий «коридор»; участок, окруженный подстилающей породой и не связанный с негорелым лесом («остров»).

ледный тип участка («остров») находился в таких же условиях (расстояние от края леса, площадь), как и предыдущий, но не был связан с другими пятнами или лесом. Каждый из участков типа «коридор» и «остров» составлял около 2–10 м² по площади. На каждом участке было отобрано по 5 проб размером 10×10 см в ноябре 2008 г. Животных из почвы экстрагировали с помощью термомолекторов.

На краевом участке численность почвенной мезофауны достигала 3600 экз./м² (рис. 53, табл. 17) с колебаниями между трансектами от 1700 до 6000 экз./м². 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 *Sesudomyiidae* (400) выступали субдоминантами. Этот участок отмечен присутствием нескольких личинок верблюдок.

На участке «коридор» численность достигала 2570 экз./м² с самым низким разбросом между трансектами, в пределах от 2240 до 3120 экз./м². Наиболее распространенной 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), в то время как разброс между трансектами был существенным: от 1120 до 3520 (рис. 53). На участке отмечено минимальное количество таксономических групп, 13. Наиболее обильны были диплоподы (450), личинки хирономид (390) и пауки (250). Все диплоподы, относившиеся к одному виду, *Proteroiulus fuscus*, были обнаружены только на одной трансекте, где их численность достигала 1340 экз./м². Когда эта трансекта была исключена из анализа (n=2), резкие различия между остальными двумя трансектами по численности и составу сообществ исчезли (рис. 54).

Численность почвенной мезофауны на контрольном участке была максимальной и достигала 5780 экз./м² (табл. 17) с различиями между трансектами примерно в два раза. Среднее число таксономических групп на участок достигало 15±1,5. Тремя самыми распространенными группами были трипсы (1800 экз./м²), диплоподы (900) и личинки галлиц (700). Среди прочих, моллюски, дождевые черви, личинки *Stratiomyidae* были найдены только в лесу.

Обилие сообществ мезофауны зависело от позиции участка ($F = 5,907$, $p < 0,001$), однако не было отмечено статистически значимых различий между участками в пределах гари. Такие различия проявлялись только при исключении трансекты с высокой численностью на участке «остров».

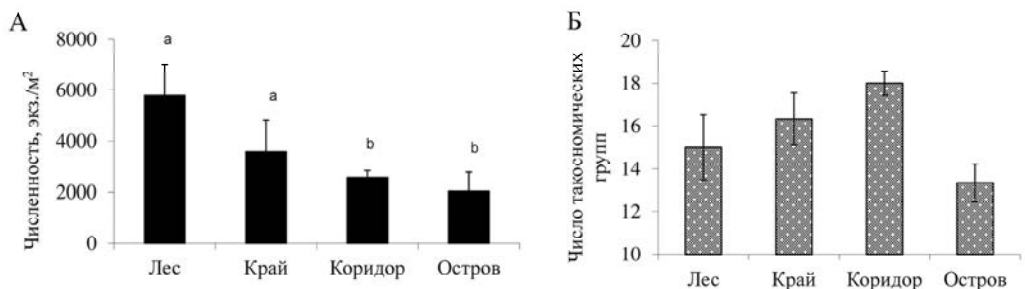


Рис. 53. Численность (экз./м², n = 3) (А) и число таксономических групп (Б) мезофауны в контроле (Лес), на краю гари, на участках «коридор» и «остров» в пределах гари.

Таблица 17. Численность почвенной мезофауны (экз./м², $m \pm S.E.$, $n=3$) на участках горелого леса разной степени связанности с основным массивом леса в Национальном парке Тюреста в 2008 г.

Таксономическая группа	Расселение	Лес	Край	Коридор	Остров	
1	2	3	4	5	6	7
Annelida	Lumbricidae	-	7			
Arachnida	Araneae	+	433 ± 70	227 ± 66	213 ± 27	247 ± 24
	Pseudoscorpiones	-	7	7		7
Myriapoda	Geophilidae	-	60 ± 60	7	73 ± 37	113 ± 74
	Julidae	-	900 ± 253	307 ± 229	153 ± 113	447 ± 447
	Lithobiidae	-	40 ± 12	20	20	20
Thysanoptera	Thysanoptera	+	1787 ± 743	1653 ± 983	500 ± 31	207 ± 37
Hemiptera	Lygaeidae	+		13		7
	Tingidae	+		13	40 ± 20	20
Homoptera	Aphidinea	+		73 ± 73	33	27
	Ortheziidae	+	480 ± 253	187 ± 123		
	Cicadellidae	+	33	7	60 ± 42	7
Diptera, L.*	Asilidae	+	20	7		
	Cecidomyiidae	+	707 ± 398	393 ± 225	520 ± 246	213 ± 173
	Ceratopogonidae	+	87 ± 87		53 ± 35	
	Chironomidae	+	153 ± 116	73 ± 53	273 ± 149	387 ± 242
	Empididae	+		7		
	Muscidae	+	7		7	
	Psychodidae	+			7	
	Sciariidae	+		7		
	Stratiomyiidae	+	33 ± 33			
	Tipulidae	+			33	7

Таблица 17 (окончание)

I	2	3	4	5	6	7
Coleoptera, I*						
Byrrhidae		+		7		13 ± 7
Carabidae		+	7 ± 7	13	53 ± 13	47 ± 37
Chrysomelidae		+		7	20	
Curculionidae		+		13	13	7
Pselaphyidae		+	20	40 ± 40	13	
Staphylinidae		+	20	53 ± 35	13	7
Coleoptera прочие		+	7			
Carabidae		+	47 ± 24	27	33	27
Curculionidae		+			7	
Elatерidae		+	480 ± 208	100 ± 31	73 ± 47	147 ± 109
Staphylinidae		+	7	20 ± 20	27	7
Coleoptera прочие		+		7		
Lepidoptera, L		+	13	13	27	7
Raphidioptera, L		+		20		
Mollusca		-				7
Прочие слизни		-	7			
Всего			5780 ± 1235	3600 ± 1236	2573 ± 276	2040 ± 745
Число таксономических групп			15,0 ± 1,5	16,3 ± 1,2	18,0 ± 0,6	13,3 ± 0,9

* I – имаго и L – личинки насекомых. Мобильные группы отмечены знаком «+», немобильные «-».

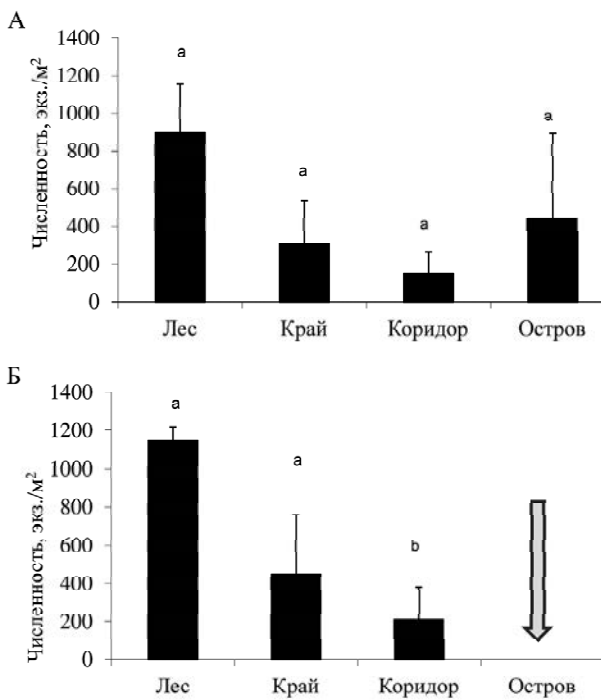


Рис. 54. Численность диплопод (экз./м²) в контроле (Лес), на краю гари, на участках «коридор» и «остров» в пределах гари на трех трансектах (А) и на двух трансектах (Б), с исключенной трансектой с высокой численностью мезофауны на участке «остров». Различия указаны стрелкой.

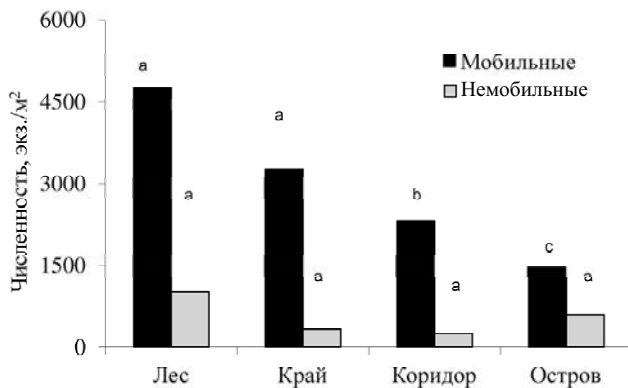


Рис. 55. Численность мобильных и немобильных групп мезофауны (экз./м²) в контроле (Лес), на краю гари, на участках «коридор» и «остров» в пределах гари.

Большинство групп мезофауны принадлежало к мобильным (табл. 17). В контроле они составляли 81, а немобильные группы – 19%. Немобильных групп на краевом и островном участках (9–10%) было в два раза меньше, чем в контроле (рис. 55). Однако их доля возросла на участке «остров» до 19% за счет диплопод. После исключения трансекты 1 из анализа этот показатель достиг только 5% и положение участка стало статистически значимо влиять на численность немобильных групп ($F = 37,932, p < 0,004$), в то время как в комбинации с тремя трансектами этот эффект был менее выраженным ($F = 11,129, p < 0,010$). Показатели биомассы на тех же участках приведены на рис. 56.

Обилие и разнообразие почвенной фауны. 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 менее всего заселен мезофауной (рис. 53), в то время как аналогичные участки, связанные с лесным «материком» коридоров, оказались богаче в отношении почвенных животных. На краевых участках, непосредственно граничащих с негорелым лесом, численность и разнообразие

почвенной мезофауны были максимальными среди горелых участков. Самая высокая численность и разнообразие были, однако, в контроле, в негорелом лесу. Скорость восстановления почвенной фауны, наблюдавшаяся через семь лет после пожара, соответствует известным для бореальных лесов Скандинавии. Выживание на разных трансектах, по-видимому, было различным. Хотя обилие мезофауны соответствовало ожидаемым значениям, на одной из трансект участка «остров» был обнаружен со-

поставимый 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 значительно быстрее, что является лишним подтверждением важности локально ненарушенных участков в восстановлении почвенной фауны после пожара. Немобильные группы мезофауны переживают умеренный лесной пожар в более глубоких горизонтах почвы, в то время как мобильные более уязвимы перед пожаром (Gongalsky et al., 2012). Это нашло отражение и в общем числе таксономических групп, найденных на четырех участках. Другое объяснение может быть связано с динамикой мобильных надземных педобионтов. Для легко перемещающихся хищных педобионтов низкое обилие и разнообразие пищевых объектов делают участок «остров» малопривлекательным.

Сравнение макро- и мезофауны на различных участках показывает совершенно разную реакцию на изоляцию после пожара. Обилие наземных мезопедобионтов скорее определяется пригодностью среды обитания, нежели изоляцией (Wool, Inbar, 1998), что подтверждается на наших данных подсчетом оборота надземных таксонов на участках «остров» и «коридор» (рис. 57): оборот рассчитан как прибавление или убавление числа таксонов по сравнению с контролем. Внутрипочвенные беспозвоночные показали сходные величины обилия в изолированных и не изолированных участках, что подтверждает важность выживания *in situ*. Однако прирост числа таксонов подземной мезофауны в «коридоре» превышает число потерь, что свидетельствует о важности колонизации через частично сгоревшие участки. Убыль числа таксонов на участке «остров» превышает прирост, что указывает на сложности реколонизации этих участков такими группами.

Сообщества почвенных животных после пожара состоят из двух групп, переживших пожар и заселившихся на гарь, при том, что доля животных, вылупившихся из яиц после пожара, незначительна (см. Пример 1). Беспозвоночные, пережившие пожар и реколонизирующие гарь, имеют разный набор экологических особенностей.

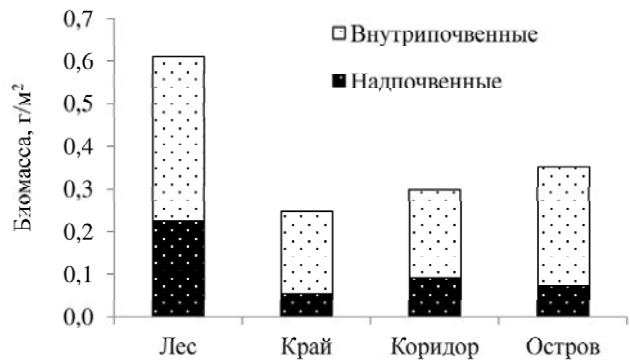


Рис. 56. Биомасса внутрипочвенных и надпочвенных групп мезофауны (г сухого веса на м²) в контроле (Лес), на краю гари, на участках «коридор» и «остров» в пределах гари.

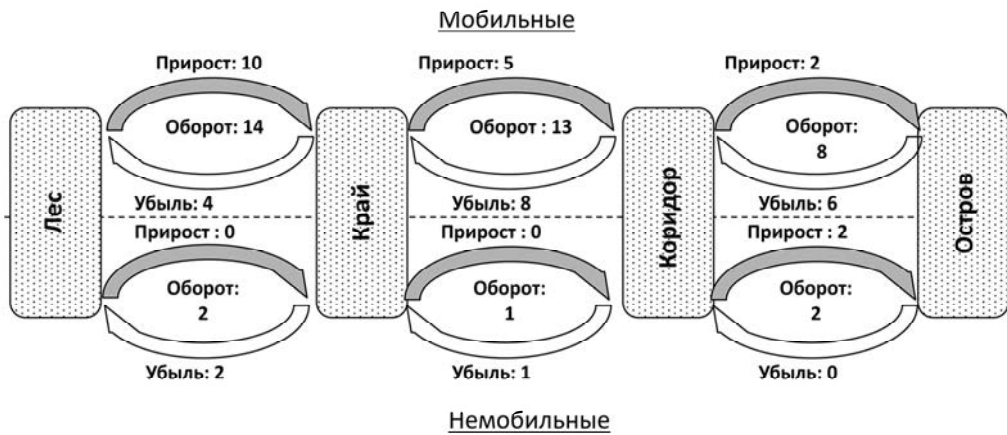


Рис. 57. Прирост, убыль и оборот (рассчитанный как сумма прироста и убыли) таксономических групп мезофауны между участками.

Бореальный лес, послуживший примером колонизации с его сгоревшими до подстилающей породы оторфованными почвами, может служить удобной моделью для понимания процессов, происходящих на гарях. Насколько пригодными для обитания оказываются гари для различных групп почвенных животных, каковы скорости восстановления сообществ – эти проблемы актуальны и для других типов экосистем.

ГЛАВА 5. ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ

Современную литературу, связанную с практическими вопросами лесных пожаров, можно разделить на два крупных блока: предотвращение лесных пожаров и использование искусственных выжиганий с различными целями. Первому блоку работ посвящено значительно большее внимание, но он в основном связан с техническими вопросами. Работы из этого блока можно разделить на три тематические группы: 1) техническое обеспечение пожаротушения, нацеленное на работников экстренных служб; 2) научные основы предотвращения пожаров: это, в основном, разработка лесотехнических приемов минимизации последствий пожаров; и 3) пирэкология, или наука об экологических последствиях лесных пожаров. Перечисленные отрасли знаний оперируют собственными определениями различных явлений и характеристик пожаров. Кроме того, из-за разных задач, стоящих перед ними, понимание, в чем же состоит эффективность предотвращения пожаров, также варьирует. Очевидно, эта эффективность должна состоять в уменьшении площади лесных пожаров. С.Дж. Камминг (Cumming, 2005) для оценки эффективности предлагает индекс, в основе которого лежит доля крупных пожаров в пределах некоего временного (пространственного) интервала.

Второй блок работ состоит в искусственном вызывании огня для нужд человека. Если не смотреть в историческое прошлое человека и не вспоминать подсечно-огневое земледелие, а говорить только о современности, то этот прием используется в достаточно узком наборе лесохозяйственных практик. В лесоразведении до появления химических методов борьбы с массовыми вредителями искусственные пожары применяли для подавления вспышек численности (Римский-Корсаков и др., 1949; Криволицкая, 1956). В настоящее время в России количество естественных пожаров ежегодно представляет угрозу миллионам гектаров леса (Валендик и др., 1979; Фуряев, 1996), в странах Европы с высокоразвитой системой предупреждения и тушения пожаров они скорее исключения. В последние десятилетия лесное хозяйство в Скандинавии включает в себя обязательное сжигание 5% вырубок для начала естественных растительных сукцессий, а также для поддержания условий для размножения пирофильных видов (Granström, 2001). Выжигания, будучи дополнительным нарушающим фактором после вырубок, обычно снижают общую численность и биомассу почвенных животных (Springett, 1976; Bauchhens, 1980; Koivula, 2002). В отношении растительности такой способ смены сообществ достаточно естественен: в большинстве случаев на сожженных вырубках по сравнению с несожженными отмечается большее число видов сосудистых растений (Rees, Juday, 2002), архебактерий (Jurgens, Saano, 1999), но меньшая микробная и грибная биомасса (Pietikäinen, Fritze, 1995).

Симуляция естественных периодических нарушений как стратегия лесного хозяйства базируется на наблюдении, что лесная флора и фауна адаптированы к условиям, связанным с крупномасштабными нарушениями, такими как ветровалы, вспышки

численности насекомых-фитофагов и пожары (D.A. Perry, 1998; Simberloff, 1999). Во многих странах Европы, США, Канаде лесотехнические приемы законодательно должны вписываться в режим естественных нарушений (в частности, проводятся выжигания после сплошных рубок; выжигаются небольшие по площади участки ненарушенных лесов для создания благоприятных местообитаний для пиротфильных видов). Но адаптация лесотехнических режимов к естественным нарушениям с точки зрения сохранения биоразнообразия еще не очевидна (Buddle et al., 2006). Для выяснения этой задачи последние авторы сравнили сообщества подстилочных членистоногих (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae; Aranea) в Альберте (Канада) в ясеневых лесах, произрастающих на вырубках, гарях трех возрастных классов (1–2, 14–15 и 28–29 лет) и на сгоревших участках возрастом более 70 лет. Фаунистическая сукцессия на вырубках развивалась быстрее, чем на гарях. Фауна старых лесов была менее разнообразна, но в ней присутствовали виды с низкой расселительной способностью, и связанные со старовозрастными местообитаниями (с отмершей древесиной) (Buddle et al., 2006). Во влажном лесу в Тасмании экологические последствия рубок и последующего интенсивного выжигания являются главным нарушающим фактором. С. Бейкер и др. (Baker et al., 2004) изучали, сходны ли сообщества подстилочных жуков с таковыми, развивающимися на вырубках и гарях. На двух парах 33-летних гарей и рубок методом ловушек Барбера не было выявлено никаких различий между тремя лесами с различной историей, что также сопровождается сходством структуры местообитаний, почвы и других условий. Однако популяции жуков несколько различались между участками. В частности, один вид стафилинид подсемейства Aleocharinae и один вид жукелиц на одном из участков были статистически значимо более обильны. Авторы делают вывод, что в долгосрочной перспективе такой лесотехнический прием, как выжигание рубок, скорее всего, имеет такие же последствия для почвообитающих жуков, как и естественные лесные пожары. Несколько отличающиеся явления были отмечены в хвойных лесах Сьерры-Невады (США) (Arigian et al., 2006). Видовое разнообразие жуков было немного выше на гарях. Некоторые обычные виды и семейства жуков, а также некоторые другие группы, например, муравьи и пауки, были подвержены влиянию пожара, но такое влияние было специфичным для каждой группы. В Центральном Аппалачах (США) долгоносики родов *Curculio* и *Conotrachelus* вредят восстановлению дубов (McCann et al. 2006). В качестве возможного агента борьбы с ними предполагалось использовать выжигания. Авторами был проведен эксперимент по весеннему выжиганию подстилки в таких лесах. Результаты эксперимента не оправдали замысла: несмотря на то, что желуди при таких выжиганиях не страдают, это также не избавляет их от долгоносиков.

Частые пожары низкой интенсивности характерны для естественных экосистем Сьерры (США), но их подавление в течение последнего века привело многие из таких лесов к риску катастрофических пожаров. Поэтому новейшая политика в лесотехнике предполагает выжигания или санитарные рубки для снижения риска самовозгорания, однако остается малоисследованным, как такие работы влияют на фауну подстилочных членистоногих (Arigian et al., 2006).

В Штате Виктория в Австралии применение периодических выжиганий низкой интенсивности в определенных местностях применяется для предупреждения пожаров, и в лесохозяйственной практике считается экономически эффективной и экологически благоприятной мерой. Такие меры особенно важны в штате, в котором произра-

стает 3,7 млн га сухих склерофильных эвкалиптовых лесов, одной из наиболее пожароопасных экосистем мира, из которых около 150000 га сгорает ежегодно (Collett, 2003). Основными факторами являются большие количества легковоспламеняемой подстилки (листьев, коры, перегноя), а также высокие летние температуры и низкий уровень осадков. В 1985–1999 гг. проводились искусственные весенние и осенние выжигания. В работе показано, что в долго- и краткосрочной перспективе практически не наблюдается изменения поверхностно активной фауны при весенних выжиганиях и в краткосрочной перспективе при осенних выжиганиях. Однако при долгосрочных выжиганиях осенью (более 13 лет) наблюдалось увеличение активности беспозвоночных, в основном за счет клещей и муравьев. В тот же период наблюдалось снижение активности ухверток (Dermaptera).

Пожары используются для сохранения разнообразия травяных экосистем. Как было уже неоднократно отмечено, выпас приводит к уменьшению гетерогенности травяных экосистем, что представляет серьезную опасность для сохранения их разнообразия. Одним из возможных методов решения этой проблемы было предложение выжигать пятна растительности на пастбищах (Fuhlendorf, Engle, 2004) для поддержания биоразнообразия пастбищ в США. По их прогнозам, сочетание выпаса и последующего «точечного» выжигания положительно отражается на растительности. Насколько такое воздействие губительно для насекомых и почвенной биоты, авторы не упоминают.

Для сохранения некоторых уникальных экосистем необходимо использование выжиганий. В частности, травяные экосистемы в Квинсленде (Австралия) зарастают эвкалиптом (Fensham, Fairfax, 2006). Для сохранения этих экосистем была предложена модель с несколькими разными сценариями выжигания растительности. Однако, как показал прогноз, на подрост эвкалипта они не повлияют. Лишь зарастающие поляны внутри дождевого леса, где нет эвкалипта, можно сохранить таким способом. Вероятно, для выведения эвкалипта нужно проводить периодические укусы, как это делается для поддержания устойчивости степи в Центральном-Черноземном заповеднике (Краснитский, 1983).

В целом все лесотехнические приемы оказывали умеренное воздействие и повышали гетерогенность местообитания, предоставляя местообитания для сосуществования редких видов. С точки зрения биоразнообразия подстилочных членистоногих выжигание и сходные с ним лесотехнические приемы можно применять, оглядываясь, однако, на историю использования леса.

**Пример 6. Влияние выжигания
вырубок в юго-восточной
Норвегии на жужелиц**

В последние десятилетия показано влияние альтернативных способов лесозаготовок на почвообитающих беспозвоночных (Gardner, Usher, 1989; Atlegrim, Sjöberg 1996; Koivula, 2002). Однако роль искусственных выжиганий как фактора, благоприятствующего сохранению редких видов насекомых, до сих пор не доказана (Wikars, 1995; Saint-Germain et al., 2005). Использование данных о восстановлении животных, зависимых от эфемерных местообитаний, коими являются гари, может способствовать расширению использования выжиганий в лесоустройстве. Несколько работ уже продемонстрировали изменение сообществ жужелиц в течение смены стадий при лесной сукцессии, как при естественном, так и при искусственном восстановлении (Holliday, 1984, 1992; Muona, Rutanen 1994; Rainio,

Niemelä 2003). Нами (Gongalsky et al., 2006) было предпринято полевое исследование сообществ жужелиц при выжигании леса в условиях вырубki, выборочной рубки и нетронутого леса в юго-восточной Норвегии.

Район исследований расположен около местечка Гравберьет (Gravberget), около 220 км к северо-востоку от Осло (60° 58,8' с.ш., 12° 06,7' в.д.) (рис. 14, вклейка). Среднегодовая температура +2,1 °С с разбросом по месяцам от –10 до +14 °С. Среднегодовое количество осадков составляет 795 мм, причем в разные месяцы выпадает от 37 до 97 мм (данные ближайшей метеостанции в пос. Трисил (Trysil) (<http://met.no>). Район исследований расположен на высоте около 450 м над уровнем моря.

В мае 2002 г. был выжжен участок площадью 12 га, состоявший из трех типов лесоосвоения: вырубki (CC), выборочной рубки (AC) и нетронутого рубкой леса (SF). Контрольный участок с негорелым лесом (UF) располагался примерно в 100 м от экспериментального участка. До выжигания вся территория была покрыта сосново (*P. sylvestris*)-еловым лесом (*P. abies*) на склоне крутизной примерно 15°, спускающемся к небольшой речушке. Благодаря естественной гетерогенности таежных ландшафтов, участки сами по себе были неоднородны по влажности почвы и потенциалу восстановления растительности. В верхней части экспериментального участка произрастал сосновый лес с обильным лишайниковым (*Cladonia* spp.) покровом. Ниже по склону растительность была представлена в основном еловым лесом с вереском (*Calluna vulgaris*) Повсеместно на наиболее дренированных участках располагались разнообразные кустарнички (*Vaccinium* spp.). По берегу реки произрастали низкорослые ели на переувлажненных почвах.

В северной части участка располагалась вырубка (CC) – участок, полностью очищенный от деревьев. Непосредственно с юга к нему примыкал участок выборочной рубки (AC). Выборочная рубка охватывала около 90% деревьев, что представляло собой экономически выгодную процедуру с точки зрения лесозаготовителей. Были оставлены в основном спелые сосны, которые легко переживают несильный низовой пожар и которые способны дать естественное восстановление за счет семян. Эти 10% деревьев были равномерно распределены по участку. Третий тип лесопользования представлял собой участок тайги, расположенный вплотную к участку AC. Участок леса был отделен от основного лесного массива ручейком, что делало менее вероятным распространение пожара вглубь леса. Остальные две стороны участка были окопаны противопожарным рвом и во время выжигания охранялись пожарной командой с брандспойтами.

Влажная погода, предшествовавшая выжиганию, и гетерогенность условий сделали воздействие пожара чрезвычайно неоднородным. В связи с тем, что выжигание было запланировано и согласовано заранее с рядом служб, перенос его на более благоприятное время в последний момент был невозможен. В то же самое время, чрезвычайно высокая стоимость работ не позволила провести эксперимент с истинными повторностями, поэтому данные базируются на мнимых повторностях.

Жужелиц собирали на трех горелых участках (CC, AC и SF) и одном негорелом (UF) летом 2002 г. с помощью ловушек Барбера. На каждом участке были установлены две группы ловушек для уменьшения эффекта гетерогенности в пределах участка. Группы ловушек располагались приблизительно на расстоянии 50–100 м друг от друга, одна выше, а вторая ниже по склону. Ловушки располагались на расстоянии 3–5 м друг от друга. В каждой группе было установлено по 10 ловушек диаметром 6 см и глуби-

ной 8 см, так что верхний край контейнера располагался на одном уровне с поверхностью почвы. Ловушки были заполнены смесью пропиленгликоля и воды 1:1 с добавлением нескольких капель детергента и снабжены прозрачными пластиковыми крышками на ножках для уменьшения вероятности заполнения ловушек дождевой водой, что считается наименее сильно воздействующим на поведение жужелиц способом защиты ловушек (Phillips, Cobb, 2005). Всего было установлено 80 ловушек, материал из которых вынимали раз в 3–4 недели между 1 июня и 4 сентября. Для анализа распределения по участкам данные за все периоды были объединены.

Динамическая плотность жужелиц была использована в двух типах анализа. Сначала проводили сравнение горелых и негорелых участков, а затем сравнивали три горелых участка между собой. Различия в динамической плотности между вариантами были протестированы методом χ^2 . Для выявления видов жужелиц, связанных с тем или иным типом лесопользования, был применен канонический анализ (ССА) с четырьмя факторами — типами лесопользования. Отдельно был применен анализ соответствий (СА) к данным по 3 горелым участкам (60 ловушек). Ординационные диаграммы получены с помощью программы CANOCO 4.0 (ter Braak, Šmilauer 1998).

Для оценки потенциального видового разнообразия на каждом участке был применен индекс Чао (S_{est}) (Chao, 1984):

$$S_{est} = S_{obs} + (F_1^2/2 * F_2),$$

где S_{obs} – количество обнаруженных видов, F_1 – количество видов, представленных одним экземпляром; F_2 – количество видов, представленных двумя экземплярами.

Каждый вид был отнесен к одной из следующих экологических групп: околородные, пирофильные, лесные и виды открытых пространств (Lindroth 1992). Виды с относительной долей в конкретном сообществе больше 7% принимались за доминантов.

Всего было поймано 1183 экземпляров жужелиц 32 видов. Три наиболее обильных вида – *Pterostichus adstrictus*, *Calathus micropterus* и *Notiophilus biguttatus* – составляли около 90% численности (табл. 18). Средняя уловистость составила $0,17 \pm 0,005$ экз./лов.*сут.

Сравнение горелых и негорелых участков. Средняя уловистость на горелых участках составила $0,21 \pm 0,005$ (рис. 58), а в негорелом лесу $0,05 \pm 0,003$ экз./лов*сут.

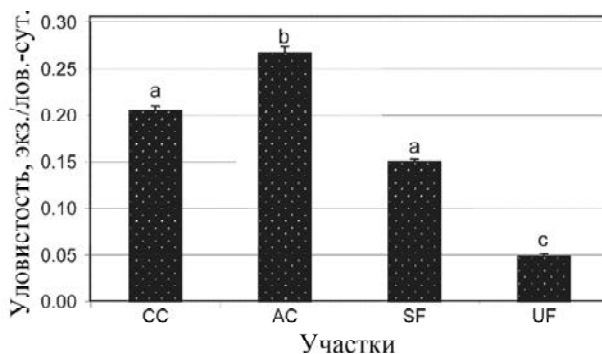


Рис. 58. Уловистость жужелиц в 2002 г. (среднее \pm SE, n=2) на выжженной вырубке (CC), выжженной выборочной рубке (AC), в выжженном лесу (SF), в нетронутом лесу (UF). Разными буквами обозначены достоверно различающиеся значения ($p < 0,05$).

Таблица 18. Число пойманных жужелиц в районе Гравберьет (Юго-Восточная Норвегия) летом 2002 г. на выжженной вырубке (CC), выжженной выборочной рубке (AC), в выжженном лесу (SF) и в ненарушенном лесу (UF). Экологические группы жужелиц: Н – околородные, F – лесные, O – открытых пространств

Вид	Экологическая группа	CC	AC	SF	UF	Всего
1 <i>Leistus terminatus</i> Mellw.	Н				1	1
2 <i>Notiophilus aquaticus</i> L.	Н	1	5	4	1	11
3 <i>N. biguttatus</i> F.	F	26	50	17	2	95
4 <i>N. germinyi</i> Fauv.	F	1	4	1	1	7
5 <i>Carabus violaceus</i> L.	F	2	3	2		7
6 <i>Cychrus caraboides</i> L.	F		1			1
7 <i>Cicindela campestris</i> L.	O	8	1			9
8 <i>C. sylvatica</i> L.	O	2				2
9 <i>Miscodera arctica</i> Payk.	F	2	1			3
10 <i>Patrobus assimilis</i> Chaud.	F		3	3	4	10
11 <i>P. atrorufus</i> Stroem.	Н	1	1			2
12 <i>Trechus rubens</i> F.	Н			1		1
13 <i>Bembidion grapei</i> Gyll.	O	4	2			6
14 <i>B. lampros</i> Hbst.	O	11	2			13
15 <i>B. quadrimaculatus</i> L.	Н	1				1
16 <i>Pterostichus adstrictus</i> Esch.	O	248	361	170	1	780
17 <i>P. diligens</i> Sturm	Н	1				1
18 <i>P. oblongopunctatus</i> F.	F	3				3
19 <i>P. strenuus</i> Panz.	F	2	4	1		7
20 <i>Calathus micropterus</i> Duft.	F	7	61	61	31	160
21 <i>Agonum ericeti</i> Panz.	Н	1				1
22 <i>A. fuliginosum</i> Panz.	Н			1		1
23 <i>Amara brunnea</i> Gyll.	F	1	1			2
24 <i>A. communis</i> Panz.	O	1				1
25 <i>A. lunicollis</i> Shjødte	O	3		3		6
26 <i>A. nigricornis</i> Thoms.	O		6	8		14
27 <i>A. plebeja</i> Gyll.	O			1		1
28 <i>Harpalus solitarius</i> Dej.	O		1	1		2
29 <i>H. laevipes</i> Zett.	F	6	15	9		30
30 <i>Bradycellus caucasicus</i> Chaud.	O	1				1
31 <i>Dicheirotrichus placidus</i> Gyll.	F	1				1
32 <i>Cymindis vaporariorum</i> L.	O		1	2		3
Число экземпляров		334	523	285	41	1183
Число видов (S_{obs})		23	19	16	7	32
Ожидаемое число видов (Индекс Чао, S_{est})		35,5	31,3	25,0	15,0	
S_{obs}/S_{est}		0,65	0,61	0,64	0,47	

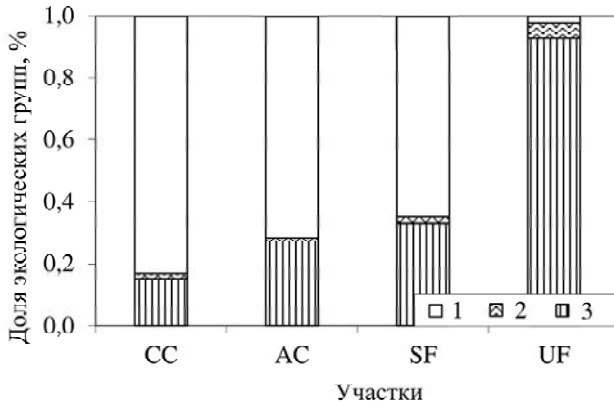


Рис. 60. Доля экологических групп жуужелиц в 2002 г. на четырех участках (среднее±SE, n=2). Обозначения участков см. на рис. 58. 1 – виды открытых пространств, 2 – околоводные, 3 – лесные.

были *P. adstrictus*, *Notiophilus aquaticus*, *C. micropterus* и *Harpalus solitarius* (табл. 18). Ни один из видов не был особенно обилен на участке SF, по сравнению с другими участками. Несколько видов имели тенденцию к связи с участком CC, при этом на участке были отмечены как виды открытых пространств, так и лесные (рис. 59, табл. 18). Для этого участка характерными были виды открытых пространств *Cicindela campestris* и *C. sylvatica*. Среди четырех экологических групп жуужелиц доля обитателя открытых пространств *P. adstrictus* увеличивалась с 60 до 74% от общего объема сборов в ряду SF-AC-CC (рис. 60). При этом доля лесных видов в том же ряду падала с 33 до 16%. Наибольшая доля видов открытых пространств (9%) была отмечена на участке вырубке (CC) в основном за счет видов родов *Amara* и *Cicindela*. Истинно пиротфильных жуужелиц на участках, подвергшихся выжиганию, обнаружено не было. Анализ соответствий (CA), выполненный отдельно для 60 ловушек на сожженной территории, отделил участок CC от SF, тогда как AC расположился примерно посередине между ними (рис. 61). Первые две оси ординационной диаграммы объясняют 41% общей вариабельности.

Данные этого исследования показывают, что численность и разнообразие жуужелиц были значительно выше на сожженных участках по сравнению с негорелым лесом. Такие наблюдения уже были сделаны ранее (Wikars, 1997, Saint-Germain et al. 2005). Несмотря на то, что никаких биогеографически значимых видов в данном исследовании не было обнаружено, некоторые виды действительно относятся к исчезающим, и использование выжиганий помогло их привлечь. Невысокая уловистость жуужелиц в ненарушенном лесу может быть объяснена влиянием гетерогенности почвенного покрова и его многомерной структуре, в том числе за счет мохового и лишайникового покрова (Koivula et al., 2003). Отношение S_{obs}/S_{est} свидетельствует о том, что эффективность уловистости была ниже на участке UF по сравнению с горелыми участками (табл. 18). Максимальная уловистость была на участке выборочной рубки (AC), а максимальное разнообразие наблюдалось на участке сплошной вырубке (CC). Однако изменчивость состава сообществ с точки зрения доминантов практически заслоняла эти различия. Типы лесопользования, вероятно, имели набор факторов, привлекав-

что вполне сравнимо с нетронутым лесом. Видовое разнообразие было максимальным на вырубке (CC, 23 вида), чуть ниже на выборочной рубке (AC, 19 видов), и затем в горелом лесу (SF, 16). Индекс Чао показал примерно одинаковое увеличение потенциального числа видов на участках, таким образом, дальнейший сбор проб расширил бы видовой список.

Канонический анализ (CCA) показал четкую связь между жуужелицами и участками AC и SF (рис. 59). Наиболее обычным видом на участке AC

ших определенные виды: в сожженном лесу (SF) было больше лесных видов, а на сожженной вырубке (CC) – видов открытых пространств. Тем не менее, различия в численности были небольшими. Основные изменения, соответственно, касались изменения структуры местообитания (в частности, появление открытого пространства), за счет чего привлекались виды-обитатели открытых пространств.

Использование выжиганий, имеющих целью поддерживать разнообразие зависимых от пожаров видов, до сих пор неоднозначно. В нашем эксперименте не было отмечено основного пирофильного вида, характерного для региона, *Sericoda quadripunctata* и тем более практически исчезнувшего в Скандинавии *S. bogemanni*, а также видов из Красной книги. Среди сборов только один вид отмечен как редкий для Скандинавии, это *Bembidion grapei*. Виды, не связанные напрямую с горящими, не выявили ассоциированности с каким-либо из типов лесопользования, а *Amara nigricornis*, встреченный только на двух типах лесопользования в нескольких экземплярах, не является исчезающим. Вероятно, сожженный участок (12 га) представлял собой слишком маленькую площадь, чтобы быть привлекательным для облигатно пирофильных видов, а также чтобы выявить коренные различия в составе сообществ жужелиц при разных типах лесопользования.

Ранее Л.-У. Викарш (Wikars, 1995) предположил, что размер гари может быть определяющим при привлечении пирофильных видов. Хотя более новые данные (Saint-Germain et al., 2008) говорят о том, что не только частота и размер пожаров, но и качество самого лесного матрикса влияет на выживаемость пирофильных видов в ландшафте. Возможно, частота таких пожаров также важна с этой точки зрения. Так как юго-восток Норвегии не испытывал крупных естественных пожаров долгие годы, многие виды могли исчезнуть из-за отсутствия подходящих местообитаний.

Пример 7. Динамика восстановления почвенной мезофауны после выжигания вырубки

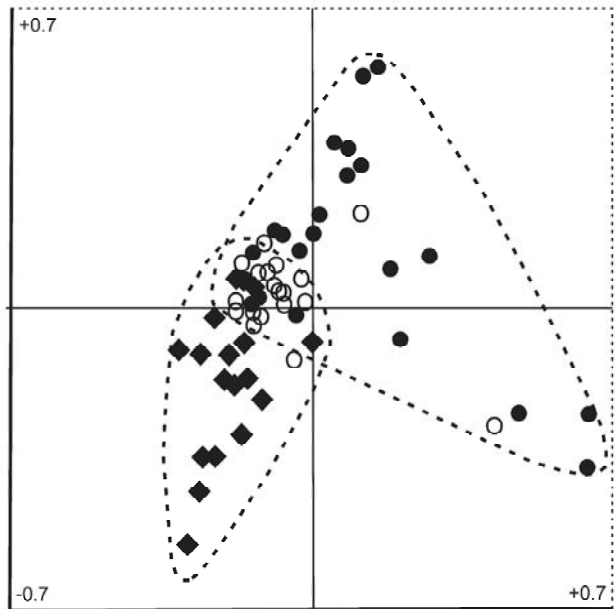


Рис. 61. Канонический анализ (CCA) сообществ жужелиц только на выжженной территории. Черные ромбики – вырубка (CC), белые кружки – выборочная рубка (AC), черные кружки – лес (SF).

Примером восстановления сообществ почвенных животных на вырубке, выжженной в контролируемом режиме, может служить наша работа (Malmström et al., 2009), опубликованная для первых пяти лет наблюдений после эксперимента, но продолжающаяся и по сей день. Исследования

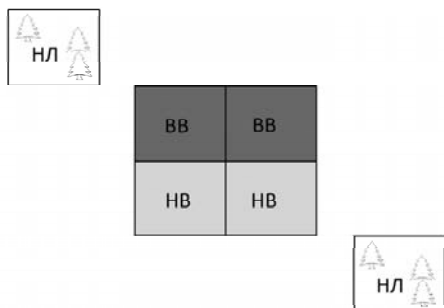


Рис. 62. Схема расположения участков в эксперименте. НЛ – негорелый лес, НВ – невыжженная вырубка, ВВ – выжженная вырубка. Заливкой обозначена вырубка, темным цветом – ее выжженная часть. Размер каждого квадрата 1,75 га.

той толстым слоем снега, а тяжелой технике было запрещено въезжать на участок, уплотнения почвы практически не произошло. Центральная часть вырубке (7 га) была использована для эксперимента с выжиганием, который состоял из двух блоков по 3,5 га каждый (рис. 62). Каждый блок состоял из двух участков площадью 1,75 га каждый, включавший в себя участок без увлажненных западин размером 50×50 м. Помимо этого, рядом с каждым вариантом располагался контрольный участок в виде нетронутого леса.

В июне 1999 г. половина вырубке (3,5 га) была выжжена. Практически вся растительность, подстилка и остатки древесины, оставленные при рубке, сгорели. В среднем глубина прогорания почвы составила 34±26 мм (Э. Ринг, личное сообщение). 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).

Растительность на ВВ и НВ восстанавливалась по-разному. На НВ доминирующими видами были брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), щучка (*Deschampsia flexuosa*) и выжившие лесные мхи. На ВВ практически никакой растительности в течение первого сезона после пожара не наблюдалось. На следующий год доминировал иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*) с примесью *D. flexuosa*, а также начали развиваться мхи *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum juniperinum*. В июне 2003 г. на всей территории экспериментальной площадки были высажены проростки ели и сосны.

Отдельно от проб для выгонки животных, в тех же самых точках для анализа почвы были отобраны образцы буром площадью 15,9 см² в ноябре 1999 (через 5 месяцев после выжигания), в декабре 2000 и в апреле 2004 гг. Содержание углерода (С) и азота (N) было определено в пробах, отобранных в декабре 2000 г. В лаборатории определяли рН, потери при прокаливании, содержание углерода (С) и азота (N) на анализаторе Carlo-Erba NA.

В процессе работы было собрано достаточно большое количество групп почвенной фауны (микро-, мезофауна; обитатели почвенного воздуха и пленочной влаги). Некоторые из этих данных, хоть и выходят за рамки данной книги, представляют интерес как комплексное исследование одного и того же нарушающего фактора на раз-

проводили в Центральной Швеции, в районе Бьюрокер (Bjuråker, 61°58' с.ш. 16°32' в.д., высота н.у.м. 230 м), в 40 км к северо-западу от г. Худвиксваль. Участок расположен на песчаных моренных почвах. Естественный растительный покров состоял из елово-соснового леса с черникой и мхами *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum sp.* Возраст древостоя составлял около 115 лет, запасы древесины в таком лесу достигали около 360 м³/га.

В марте 1999 г. было вырублено 8 га леса. Все взрослые деревья были вывезены, а остатки массой 25–30 т/га были равномерно распределены по поверхности (Х. Лундстрем, личное сообщение). В связи с тем, что почва была промерзшей и покры-

ные экологические группы животных. В связи с этим, данные по другим группам приводятся здесь с согласия моих соавторов.

Сбор проб для учета энхитреид и тихоходок. Пробы были отобраны буром площадью 15,9 см² до глубины 15 см. На каждом из шести участков было случайным образом отобрано по 6 проб. Первый сбор проб проводили в ноябре 1999 г. и повторяли каждую осень в течение 5 лет, за исключением 2002 и 2003 гг., когда из-за ранней зимы пробы были отобраны в апреле 2003 и 2004 гг., соответственно. Сбор проводился на открытых ровных участках; понижения и каменистые участки не включались. Пробы помещали в отдельные пластиковые пакеты и хранили при температуре 5 °С не более двух недель. Перед экстракцией пробы делили на 5-см слои, обычно соответствовавшие горизонтам почвы. Экстракцию проводили в модифицированных воронках Бермана (O'Connor, 1962). С 2000 г. в тех же пробах были подсчитана численность тихоходок. Животные были подсчитаны и определены вживую в течение 24 ч. после экстракции.

Сбор проб для учета почвенной мезофауны и микрофауны. Пробы были отобраны рамкой 10×10 см по 6 штук на каждом участке, недалеко от проб, взятых для экстракции энхитреид. Каждая проба была разделена на подстилочный и минеральный горизонты, и в отдельных пластиковых пакетах привезена в лабораторию, где хранилась при температуре 5°С не более недели. Экстракцию проводили в воронки Туллгрена в 70%-й этанол. Пробы на мезофауну отбирали с 1999 по 2009 г. с теми же перерывами, что и при отборе микрофауны и энхитреид.

Определение проводили специалисты с использованием соответствующей литературы (энхитреид и тихоходок – Т. Першон, коллембол – А. Мальмстрем, клещей – Ш. Альстрем). Животные были разделены на 5 функциональных групп: бактерио-детритофаги, хищники, фитофаги подземные и надземные, грибоядные (Persson et al., 1980). Фаунистическое разнообразие было измерено только для групп, определенных до видового уровня (*Collembola*, *Oribatida*, *Mesostigmata*), а также приведено общее количество особей, видов, индексы Шеннона и Симпсона.

Влияние выжигания вырубок на различные группы почвенной фауны

Энхитреиды. Выжигание уменьшило численность энхитреид на 30–65% по сравнению с вырубкой в 1999–2003 гг., но различия между выжженной и невыжженной вырубками в 2004 г. уже отсутствовали (рис. 63а). Численность энхитреид была статистически значимо и постоянно выше на вырубке по сравнению с лесом в течение всего периода наблюдений (рис. 63а). Из них, *Cognettia sphagnetorum* составлял 98–99% всей численности. Другие виды (*Mesenchytraeus flavus*, *M. pelicensis*, *Bryodrilus ehlersi*, *Enchytronia parva* и *Enchytraeus buchholzi*) достигали численности не более 200–2000 экз./м². В связи с этим общее разнообразие видов энхитреид в пробе площадью 95 см² достаточно мало (не более 1–5 видов) (рис. 63б).

Тихоходки. Численность тихоходок варьировала в значительном диапазоне (1000–20000 экз./м²) в 1999–2000 гг. На выжженной вырубке тихоходок отмечено не было, однако в 2001, 2003 и в 2004 гг. их численность достигала 1, 11 и 52% от таковой на негорелой вырубке.

Ногохвостки. Обилие ногохвосток на сгоревшей вырубке составляло только 24–40% от несгоревшей вырубке (рис. 64а). В течение периода исследования не отмече-

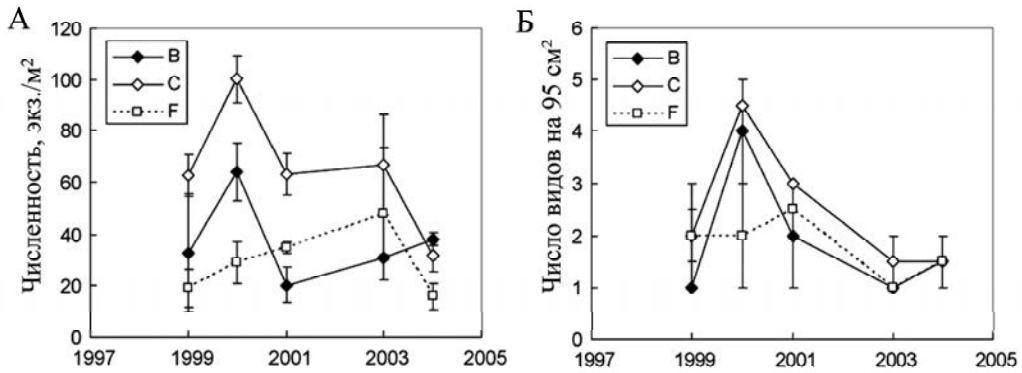


Рис. 63. Численность, тыс. экз./м² (а) и число видов на 95 см² (б) ($m \pm S.E.$) энхитрид на выжженной вырубке (В), не выжженной вырубке (С) и в ненарушенном лесу (F).

но признаков восстановления численности коллембол. Численность была довольно сходной на вырубках и горелых вырубках. В общей сложности было обнаружено 23 вида коллембол. В период проведения исследования среднее число видов в шести образцах (600 см²), т.е. на площади, отобранной на участке, увеличивалось с 12 до 16,5 в сгоревшем участках, сокращалось с 23 до 19 на вырубке и было довольно постоянно (примерно 21 вид) на лесных участках (рис. 64б). Четырнадцать видов имели статистически значимо ($p < 0,05$, основной эффект в течение 5 лет) более низкую численность в горелых, чем в негорелых вырубках. Большинство из этих видов поверхностно-обитающие. Через 5 лет *Tomocerus flavescens* отсутствовал полностью, а численность *Pseudanurophorus binoculatus*, *Friesea mirabilis* и *Lepidocyrtus lignorum* составляла всего 2; 2 и 16% соответственно, на выжженных по сравнению с негорелыми участками.

Орибатиды. Обилие взрослых орибатид было заметно ниже на выжженной вырубке, чем в двух других типах участков (рис. 64В, Г). В 1999–2003 гг. общая численность на сгоревших участках составляла только 7–20% от таковой на негорелых. Однако в 2004 г. произошло частичное восстановление общей численности; она не отличалась между вырубкой и лесом в 1999–2001 гг. ($p > 0,05$), но в 2003 и 2004 гг. меньше панцирных клещей (27–47%) было найдено на вырубке по сравнению с лесом ($p < 0,05$). В общей сложности во время исследования был найден 71 вид панцирных клещей, из которых 68 были найдены в лесу, 58 на вырубке и 37 на выжженной вырубке. Среднее число видов в 6 пробах (600 см²) было постоянно низким (около 20) на выжженной вырубке, несколько выше на вырубке (около 40) и постоянно высокой (46) в лесу в течение периода исследования (рис. 64Г). Выжигание привело к значительному снижению численности – до 20–30 видов по сравнению с вырубкой. Большинство из этих видов были поверхностно-обитающие. Тем не менее, *Oribatula tibialis* показал значительное увеличение численности в период исследования, и этот вид достигал 0,4; 0,8; 10; 73 и 59% от особей всех панцирных клещей, найденных на сожженных участках в течение 5 лет. Обычные виды *Oppiella nova*, *Lauropippia neerlandica*, *Medioppia subpectinata* и *Chamobates borealis* отрицательно отреагировали на вырубку вместе с рядом менее многочисленных видов.

Мезостигматические клещи. Мезостигматидные клещи имели значительно более низкое обилие на сожженной, чем на несгоревшей вырубке на протяжении всего периода исследования (рис. 64Д, Е). Статистически значимых различий ($p=0,965$) в общей численности между несгоревшей вырубкой и лесом найдено не было. Среднее число таксонов мезостигматид было ниже на горелых вырубках по сравнению с остальными типами участков в течение 1999–2003 гг., но в 2004 г. среднее число таксо-

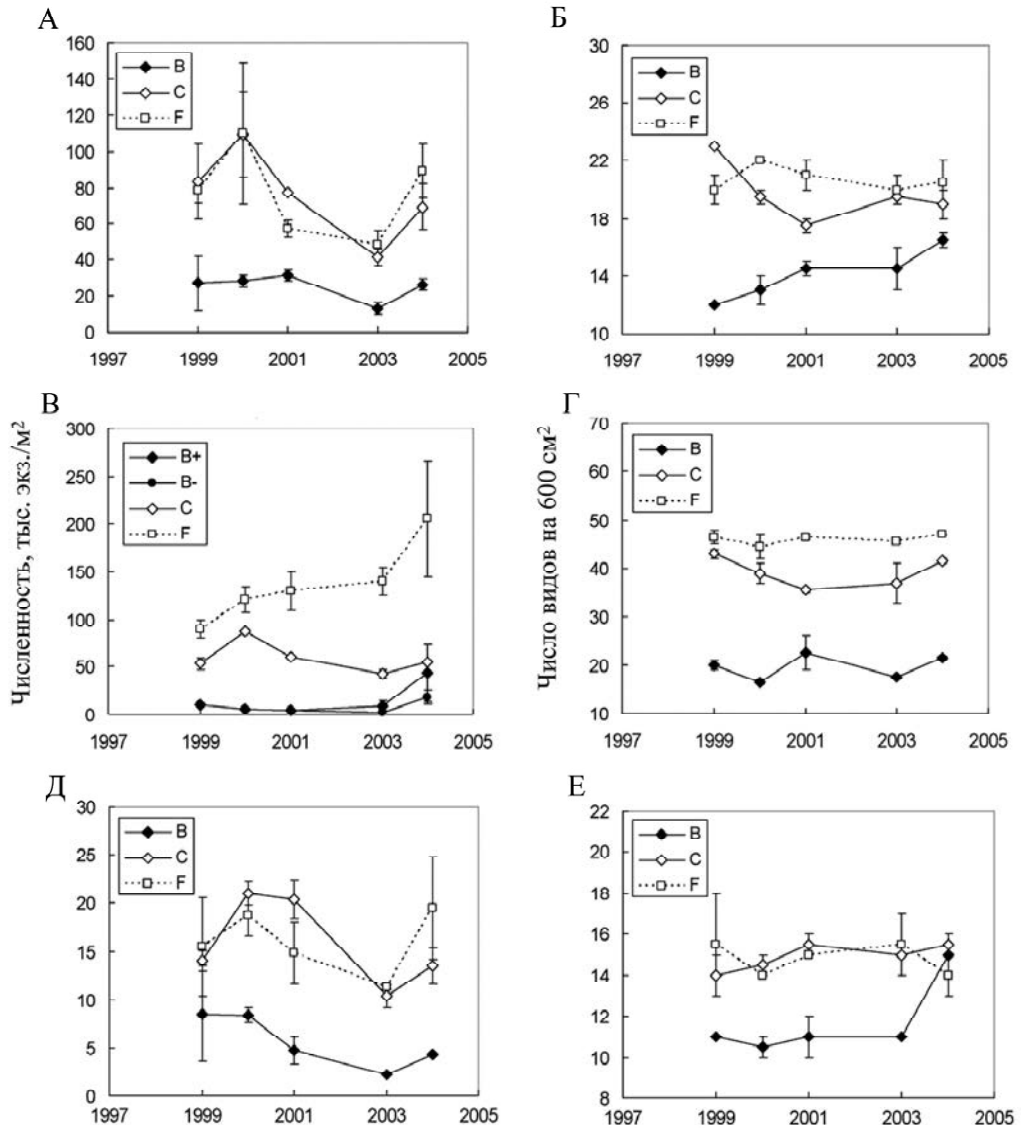


Рис. 64. Численность (А, В, Д) и число видов на 600 см² (Б, Г, Е) ($m \pm S.E.$, $n=2$) коллембол, орибатид и мезостигматид на выжженной вырубке (В), не выжженной вырубке (С) и в ненарушенном лесу (F). Для орибатид знаком В+ показана общая численность, и В- общая численность без вида *Oribatula tibialis* на выжженной вырубке.

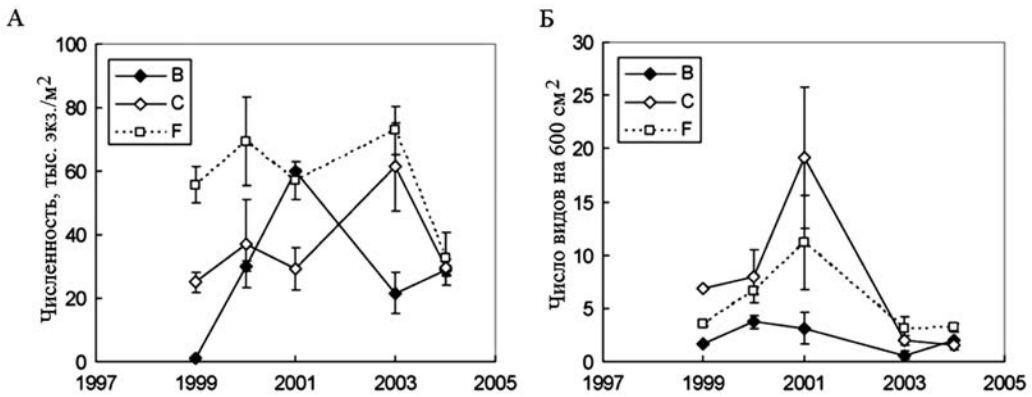


Рис. 65. Численность ($m \pm S.E.$, $n=2$) простиigmaticеских (А) и астиigmaticеских (Б) клещей на выжженной вырубке (В), невыжженной вырубке (С) и в ненарушенном лесу (F).

нов приблизилось к числу видов с другими типами воздействия (НВ, НЛ) (рис. 64Е). Обитающие в подстилке *Veigaia nemorensis*, *Trachytes sp.* и *Zercon sp.* имели более низкую численность на сожженных участках по сравнению с негорелыми в течение всего периода исследования.

Простиigmaticеские и астиigmaticеские клещи. Сжигание привело к очень низкому обилию простиigmaticеских клещей в 1999 году, но обилие резко возросло и стало статистически значимо выше ($p < 0,05$) в сожженных, чем в несгоревших вырубках в 2001 (рис. 65А). Простиigmaticеские клещи были более многочисленны в лесу по сравнению с несгоревшими вырубками в течение первых 3 лет исследования ($p < 0,05$), после чего различия уменьшились. Численность астиigmaticеских клещей была ниже в сожженных по сравнению с несожженными вырубками ($p < 0,05$) в течение первых 3 лет наблюдений (рис. 65Б).

Мезофауна. Данные по мезофауне обработаны к настоящему моменту за 11 лет наблюдений, поэтому на графиках для этой группы временная шкала примерно вдвое длиннее, чем для описанных выше групп. 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 лжескорпионы (Приложение 3). Цикадки были чрезвычайно многочисленны на выжженной вырубке в 2001 и 2003 гг., но почти отсутствовали на остальных участках и в другое время (рис. 66В). Наоборот, щитовки (*Ortheziidae*) полностью отсутствовали после выжигания, и имели невысокую численность на негорелой вырубке (рис. 66Г). Личинки мягкотелок, двукрылых и пауки были малочисленны на горелых участках, имели промежуточные величины численности на вырубке, а максимальной численности достигали в негорелом лесу (рис. 66А, Б, Е), хотя влияние типа воздействия на пауков было статистически незначимым ($p=0,075$). Личинки шелкоунов (проволочники) были равномерно распределены по лесным участкам и на вырубке, но менее многочисленны на горелой вырубке, хотя достоверных различий по данным дисперсионного анализа выявлено не было (рис. 66Д).

Единственный вид дождевого червя, обнаруженный в данном исследовании, *Dendrobaena octaedra*, не наблюдался на выжженной вырубке в 1999–2000 гг., но в последующие годы был найден. В целом численность дождевых червей была низка в него-

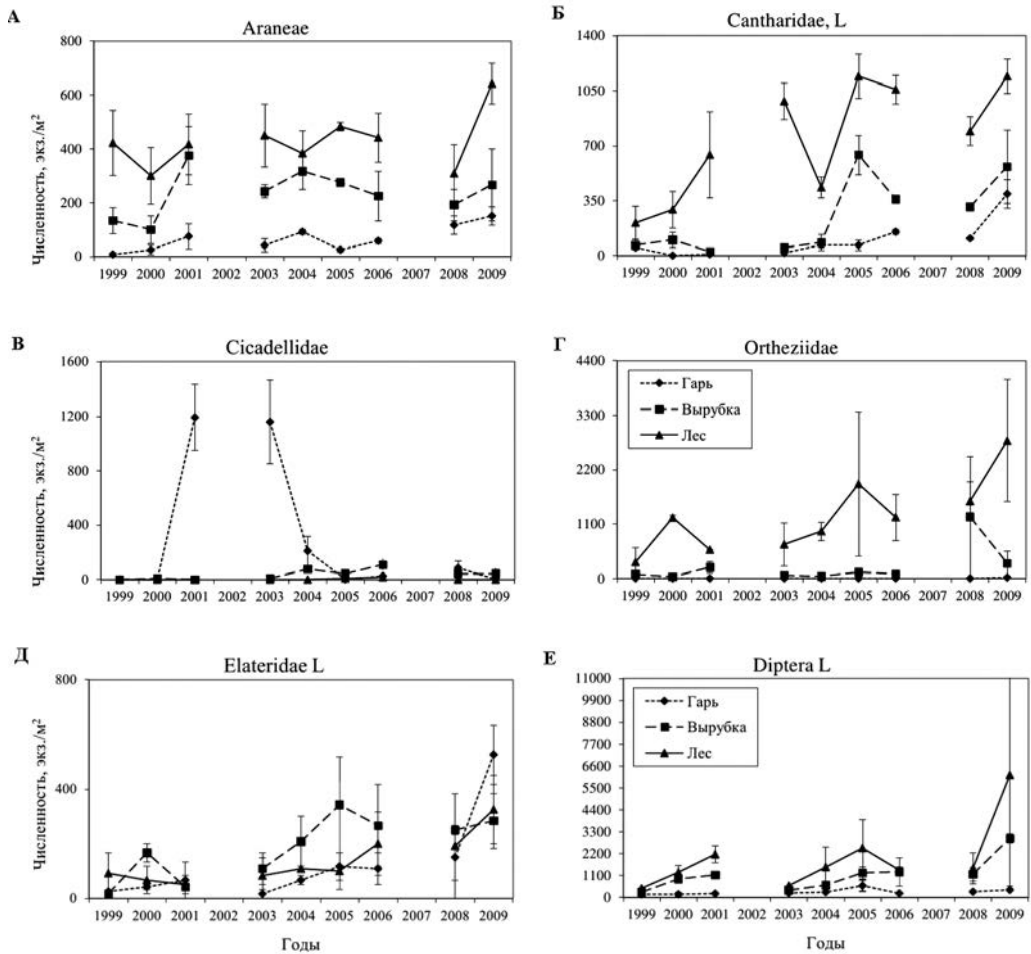


Рис. 66. Средняя численность некоторых групп почвенной мезофауны (экз./м²) на вырубке, выжженной вырубке и в негорелом лесу в центральной Швеции в 1999–2009 гг.: А) Aranea, Б) личинки Cantharidae, В) личинки Cicadellidae, Г) Ortheziidae, Д) личинки Elateridae, Е) личинки Diptera.

релом лесу и статистически незначимо выше, чем на вырубке, достигая 10–30 экз./м². Биомасса мезопедобионтов (рис. 67, 68) показывает интегральный ответ сообщества на вырубание и выжигание. За годы наблюдений фактически только у наземных фитофагов произошел спад на нарушенных участках. Остальные группы, и особенно микофаги и хищники, не изменили биомассы по сравнению с первым годом наблюдений.

Условия этого эксперимента уникальны в том, что выжигание было контролируемым, и можно было оценить большинство необходимых параметров до и после выжигания вырубков. Выводы, касавшиеся собственно вырубков, в этой работе подтвердили имевшиеся ранее в литературе сведения. В частности, более высокая численность энхитрид *C. sphagnetorum* на вырубке по сравнению с ненарушенным лесом отмечена во многих работах (Huhta, 1976; Lundkvist, 1983; Siira-Pietikainen et al., 2001). Энхитриды резко увеличивают свою численность на вырубках за счет большой биомассы отмирающих корней деревьев, которая служит им пищевым ресурсом на несколько

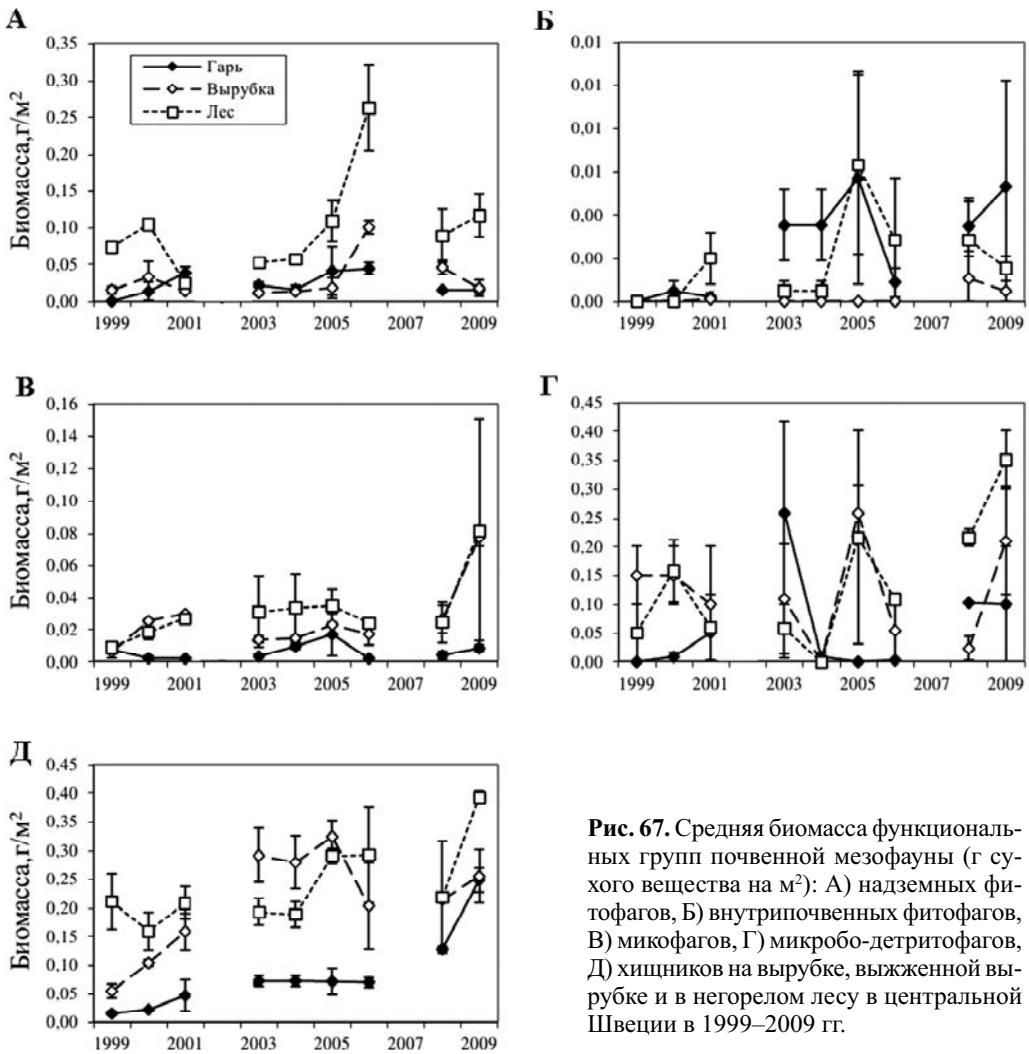


Рис. 67. Средняя биомасса функциональных групп почвенной мезофауны (г сухого вещества на м²): А) надземных фитофагов, Б) внутрпочвенных фитофагов, В) микрофагов, Г) микробио-детритофагов, Д) хищников на вырубке, выжженной вырубке и в негорелом лесу в центральной Швеции в 1999–2009 гг.

лет (Lundkvist, 1983). Снижение численности до обычных показателей, наблюдаемых в лесу, продолжается в течение разного срока (Bengtsson et al., 1997).

В данной работе не было обнаружено пирофильных видов, по сравнению с эпигейными группами жуков, которые зачастую привлекаются пожарами (см. главу 2.1.2). Возможно, оценку обилия пирофильных групп проводить по данным отбора почвенных проб некорректно: учеты проводились ежегодно поздней осенью (или ранней весной), что для поверхностно активных жуков не самое благоприятное время. С другой стороны, по данным на гари в Национальном парке Тюреста, вид *S. quadripunctata* отлавливался ловушками до конца ноября (см. Пример 3). Скорее, причина в том, что вероятность поймать жужелицу почвенным буром слишком мала. Однако для других групп, особенно геобионтов, использование такого рода данных представляется вполне корректным. Скорость восстановления различных групп после выжигания варьировала, но за 5 лет восстановление выжженной вырубке до уровня численности, наблюдаемого на вырубке, не

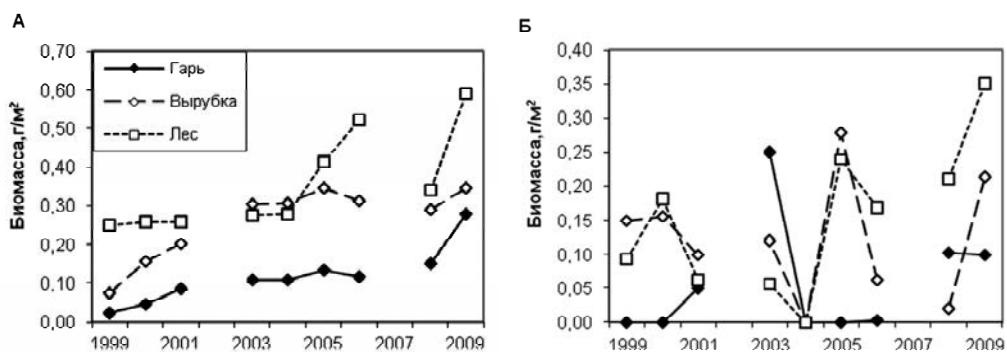


Рис. 68. Средняя биомасса групп почвенной мезофауны (г сухого вещества на м²) с разной расселительной способностью: А) мобильных, Б) немобильных на вырубке, выжженной вырубке и в негорелом лесу в центральной Швеции в 1999-2009 гг.

произошло. Только для энхитреид и простигматид восстановление дошло до уровня негорелого леса. Очень слабая скорость восстановления тихоходок после выжигания может быть объяснена двумя причинами – отсутствием необходимого субстрата для обитания и низкой расселительной способностью. Снижение проективного покрытия лесных видов мхов, также и на вырубке, вероятно, внесло свой вклад в наблюдаемое слабое восстановление тихоходок, т.к. тихоходки известны тем, что они обитают во мхах (Ланге, 1969; Sohlenius, 1982). Микроартроподы (Collembola, Oribatida, Mesostigmata) не восстановили численность в течение 5 лет наблюдений. Благодаря различиям в особенностях биологии и экологии, они восстанавливаются после нарушений с очень различной скоростью (Lindberg, Bengtsson, 2005; Malmström et al., 2008). В работе А. Мальмстрем с соавт. (Malmström et al., 2008) показано, что общая численность коллембол восстановилась уже через год после пожара, в то время как другие авторы наблюдали более долгий срок восстановления – от 3 до 5 лет (Huhta et al., 1969; Haimi et al., 2000). Восстановление численности орибатид происходит дольше (Lindberg and Bengtsson, 2005; Karppinen, 1957; Huhta et al., 1969; Malmstrom et al., 2008), а мезостигматических клещей – быстрее (Malmstrom et al., 2008). В Финляндии (Huhta et al., 1969) наблюдали восстановление численности до уровня негорелого леса за 6,5 лет, а Э. Карппинен (Karppinen, 1957) обнаружил только частичное восстановление через 4–5 лет после пожара. В течение двух лет после пожара восстановления численности орибатид не происходило вовсе, в то время как численность мезостигматид достигла таковой, как в лесу, уже через 6 месяцев (пожар случился ранней весной) (Malmstrom et al., 2008). Одной из причин такого явления может быть короткий жизненный цикл коллембол и мезостигматид по сравнению с орибатидами (Криволицкий, 1995; Норкин, 1997), а также то, что первые более активны в форезии на насекомых и легко переносятся ветром. Коллембол часто рассматривают как группу с более хорошими расселительными способностями по сравнению с орибатидами (Huhta, 1979; Lindberg, Bengtsson, 2005), однако непосредственных работ, количественно оценивающих скорость расселения, все еще недостаточно (Lehmitz et al., 2010, 2012). В последнее десятилетие была количественно оценена роль птиц в перемещении почвенной фауны (Криволицкий, Лебедева, 2003), где было показано перемещение сотен видов в оперении птиц.

На примере мезофауны удалось проследить более долгосрочные последствия выжиганий вырубок. Численность единственной группы среди фитофагов – цикадок – возросла после пожара. Она, вероятно, была связана 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 вырубки и не восстановилась в течение 11 лет наблюдений (рис. 66А), сходные данные приводят некоторые другие авторы (Huhta et al., 1967; Schaefer, 1980; Larrivée et al., 2005). В нашем исследовании доминирующим семейством были линифииды (Linyphiidae), для которых было показано особенно долгое восстановление после нарушений, в отличие от пауков-волков (Lycosidae) и гнафозид (Gnaphosidae), которые являются хорошими миграторами на вырубки и гари (Huhta et al., 1967; Huhta, 1971). Таким образом, можно утверждать, что выжигание на долгие годы меняет структуру сообщества 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 (особенно коллембол и орибатид) и восстановления не наблюдалось в течение периода исследования, что может объясняться отсутствием подходящих местообитаний и сокращением грибной биомассы. Также уменьшена грибная биомасса на рубках без выжигания (Pietikainen, Fritze, 1995), особенно потому, что эктомикоризные сообщества страдают от вырубки деревьев (Dahlberg et al., 2001; Jones et al., 2003). Такое уменьшение грибной биомассы может объяснить, почему микофаги на негорелых рубках 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).

Восстановление и естественная динамика. Так как пожары являются естественным компонентом бореальных лесных экосистем, и животные эволюционировали в рамках этой системы, полное восстановление всех групп животных следует ожидать в пределах временных рамок естественных циклов нарушений. В северной Швеции лесные пожары происходят с интервалом в среднем в 50–200 лет (Zackrisson, 1977; Engelmark, 1984), но и нарушения в естественных лесах охватывают широкий спектр качества, размера, силы и повторяемости. В нашем исследовании было изучено только самое начало восстановительного этапа (Bengtsson et al., 2000). Из-за того, что выжигание было умеренной интенсивности, сдвига устойчивости всей экосистемы ожидать и не приходилось. Частота пожаров в бореальных лесах, по прогнозам, изменится в будущем из-за климатических изменений (Bergeron, Flannigan, 1995; Gavin et al., 2007), что потенциально может привести к переходу бореальных экосистем в новую область устойчивости, характеризующуюся увеличением или уменьшением частоты пожаров. В отличие от естественных лесов, лесопосадки характеризуются одновозрастными насаждениями, спиливаемыми через равные интервалы времени. Этот новый тип лесной динамики почвенные организмы ранее не испытывали, что вероятно, приведет к сдвигу экосистемы в другой режим нарушений, чем простое добавление выжиганий после вырубок (Jentsch et al., 2002).

ГЛАВА 6. СИНТЕЗ: РОЛЬ НЕОДНОРОДНОСТИ ЭКОСИСТЕМ В ВОССТАНОВЛЕНИИ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ ПОСЛЕ ПОЖАРОВ

Восстановление сообществ почвенных животных после нарушений структуры экосистем (промышленное загрязнение, воздействие автодорог, ветровалы, пожары) в последние десятилетия изучалось довольно подробно благодаря актуальности этой темы. Многими исследователями было показано, что почвенные животные являются довольно устойчивым компонентом экосистем: например, произошло восстановление численности даже после такого экстремального нарушения, как радиоактивное загрязнение от Чернобыльской АЭС, за 6–8 лет, а разнообразия – за 18–20 лет (Криволицкий и др., 2002; Zaitsev et al., 2014b). В ряде случаев делается вывод о высокой устойчивости почвенных животных к разным типам воздействий, что подтверждается лабораторными экспериментами (van Straalen, 1998; Бутовский, 2001), а также о высокой «буферной» роли почвы при нарушениях среды (Bengtsson, 2002). При таком подходе почвенная фауна трактуется как один из наиболее устойчивых компонентов экосистем, наряду с лишайниками и некоторыми микроорганизмами.

Однако механизмы восстановления сообществ после нарушений не всегда ясны. При анализе нарушений традиционно рассматривают либо различные стадии восстановления (разные годы, или различные этапы сукцессии после воздействия), либо градиент воздействия нарушающего фактора (расстояние от источника в км). При этом каждая из площадок принимается за однородную. В то же время одним из важных параметров восстановления структуры и численности сообществ в пределах нарушенных местообитаний является пространственная неоднородность, анализ которой проводился ранее фрагментарно. Во многих работах, рассматривающих этот аспект, основным считается привнос беспозвоночных на нарушенную территорию из ненарушенных окружающих биотопов. Такие исследования были в деталях выполнены для агроценозов (если рассматривать агроценозы как нарушения структуры естественных экосистем). Многими авторами была показана роль обочин как источника разнообразия беспозвоночных на полях, и в первую очередь, хищных артропод как агентов биологической защиты урожая от вредителей (Чернышев, 2001; Сейфулина, 2010; Thies, Tschardtke, 1999; Frampton, Dorne, 2007; Öberg et al., 2007). Работ, исследовавших краевой эффект в нарушениях (например, загрязнениях или пожарах), значительно меньше, но роль этого источника в восстановлении очевидна и здесь.

При этом неоднородность нарушения и/или неоднородность распределения самих почвенных беспозвоночных в пределах нарушенной территории оставалась в большинстве случаев за кадром. Тем не менее, в последние десятилетия показано, что пространственная структура распределения сообществ чрезвычайно неоднородна (Ettema, Wardle, 2002; Покаржевский и др., 2007). Наложение естественной гетерогенности на

возникающую фрагментацию биогеоценозов при нарушениях приводит к высоко мозаичной структуре распределения сообществ (Воробейчик, Позолотина, 2003; Гонгальский и др., 2010). Большой вклад в восстановление вносят локально ненарушенные участки в пределах крупных нарушений. Можно предположить, что они дают возможность начинать восстановление по всему нарушенному участку, а не только с его краев. В качестве источника восстановления после нарушений могут выступать локально ненарушенные участки, называемые разными авторами рефугиумами, микрорефугиумами и т.д., в связи с чем представляется необходимым разобраться в накопившейся терминологии.

6.1. РЕФУГИУМЫ, МИКРОРЕФУГИУМЫ, СТАЦИИ ПЕРЕЖИВАНИЯ И ПЕРФУГИУМЫ

В географической литературе рефугиумы – широко используемый термин для обозначения участков, в которых происходит переживание неблагоприятных условий видами или сообществами (Воронов и др., 2002). Фактически речь идет о существовании крупномасштабной гетерогенности, способствующей такому переживанию. 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. В частности, расселение бука *Fagus grandiflora* происходило не за счет крупных хорошо заметных рефугиумов, служивших центрами расселения, а за счет отдельных редко стоящих деревьев (Bennet, 1988). В связи с этим послеледниковая колонизация этим видом 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». Авторы наблюдали необычайно разнообразные и сложные ассоциации пыльцы в погребенных горизонтах болот в Венесуэле. Вероятно, в течение плейстоцена сохранялись чрезвычайно мелкие участки болот, которые не обнаруживаются другими методами, но которые позволяли влаголюбивым растениям переживать сухой период. Как только климат изменялся на более влажный, моментально и повсюду начинался процесс восстановления (Rull et al., 1988). Сходным образом, вероятно, переживали периоды потепления во время плейстоцена холодолюбивые виды, которые во время между оледенениями сохранялись только благодаря смещению выше в горы (Bush, 2002). В. Рулль (Rull, 2009) дает такое определение микрорефугиума: «небольшой участок с локально благоприятными условиями среды, в которых небольшие популяции могут переживать неблагоприятные условия вне основного рефугиума». Расположение микрорефугиумов по отношению к основному рефугиуму может быть различным (рис. 69).

Концепция микрорефугиумов в последние годы получила широкое развитие в эволюционной биологии (Owen-Smith, 2008; Holderegger, Thiel-Egenter, 2009). 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 (*Xanthorrhoeaceae*: *Xanthorrhoea*), имеющего широкие основания листьев влагалищ-

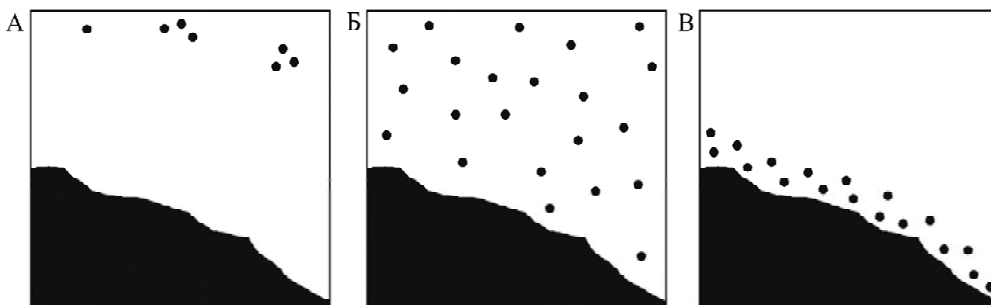


Рис. 69. Три типа микрорефугиумов с различным расположением по отношению к основному рефугиуму: (А) дистально, или удаленно, (Б) диффузно, или широко распространены, (Г) проксимально или экотонально (по: Rull, 2009).

ного 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. *perfugio* – 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. 19). Стация 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. Позднее этот термин применялся и для насекомых (Артамонов, 2005; Toivanen et al., 2014), и для почвенных животных (Ганин, 2009). Напротив, перфугиумы формируются при нарушениях, которые зачастую носят катастрофический характер, и восстановление после которых может занимать десятилетия, например, после пеплопадов, потоков лавы, а среди антропогенных нарушений – проливов химикатов или выпадения радионуклидов.

Население перфугиумов показывает фактически срез того, что наблюдается в ненарушенной экосистеме – это как слепок быта древних римлян в Помпеях: все, что происходило в тот момент в их жизни, запечатлелось в камне. Напротив, в станциях переживаниях происходит перестройка населения и численности животных при ожи-

Таблица 19. 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	животные преадаптированы
Примеры нарушений	пожары, пеплопады, потоки лавы, проливы химикатов	зима, весеннее половодье, периодические пожары

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

дании наступления нарушения (зимы, половодья, сезонного пожара): они стремятся сконцентрироваться в условиях, где они будут наиболее защищены во время ожидаемого нарушения. Здесь более уместно сравнение с Ноевым ковчегом.

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 не столько усложнение терминологии, сколько дополнительный ключ к пониманию процессов, происходящих при восстановлении сообществ после нарушений.

Важной особенностью перфугиума, в отличие от станции переживания, является то, что он применим к отдельным особям, а не к популяции в целом. Сравнивая географический охват (по Огуревой, 2012) этих явлений с рефугиумами, можно отметить, что на каждом из уровней организации живого выявляются свои механизмы, объясняющие переживание нарушений животными (рис. 70). Выживание особей можно объяснить стохастической локальной неоднородностью (перфугиумами) на уровне микроценоза или микроместообитания; выживание популяции обеспечивается за счет формирования станций переживания; а выживание вида в рефугиумах возможно на следующем уровне географического охвата – региональном биоме.

Перфугиумы могут отличаться по происхождению и прочим характеристикам (табл. 20).

На материале по неблагоприятным воздействиям на экосистемы было показано, что практически любое воздействие носит гетерогенный характер, оставляя локаль-



Рис. 70. Соотношение понятий «перфугиум», «станция переживания» и «рефугиум».

но незатронутыми небольшие участки, служащие впоследствии очагами расселения, в нашем случае, – 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 популяций в виде такой сети и гетерогенный 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. Данное явление было оценено

Таблица 20. 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%)

нами количественно с помощью метода SADIE на промышленно нарушенных территориях (Гонгальский и др., 2010; Gongalsky et al., 2009).

Размер перфугиума для представителей почвенной мезофауны может быть значительно меньше, чем оцененный в Примере 4 (3–5 м). Крупные беспозвоночные обладают небольшой скоростью передвижения, до нескольких сантиметров в день (Berthet, 1964; Ojala, Nuhta, 2001), и предпочитают обитать в имеющихся условиях благоприятного микро-местообитания (Nuutinen, Butt, 2007). Вероятно, именно в избирательности почвенных сапрофагов к микроместообитаниям и состоит причина их небольших индивидуальных участков. Например, в лабораторном эксперименте показано, что фрагментация биоценоза на участки диаметром 7 см не снизила разнообразие экспериментальных сообществ ногохвосток (Schneider et al., 2007). Таким образом, 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 нарушенных территорий (MacArthur, Wilson, 1967; Bengtsson, 2002; Безкороваяная и др., 2007) в качестве нулевой гипотезы использовали заселение их с краев за счет животных, обитающих в ненарушенных условиях (рис. 71а, вклейка). 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 менее нарушенные участки – перфугиумы, которые и служат источниками восстановления почвенной фауны (рис. 71б).

Перфугиумы, диффузно расположенные в пределах гари, как аналогично показано для микроперфугиумов, могут являться также своеобразными «прерывистыми коридорами» (рис. 71в, вклейка), по которым постепенно заселяют гарь из окружающих ненарушенных биотопов группы со слабой расселительной способностью. Такая схема, объединяющая два возможных источника восстановления почвенной фауны, вероятно, применима ко всем типам нарушений экосистем (Panzer, 2003; Pugh, Convey, 2008), но нуждается в последующей фактической проверке в поле.

6.2. МОДЕЛЬ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ НА ГАРЯХ

Лесные пожары являются катастрофическим событием для обитателей лесной подстилки и почвы, но из-за гетерогенности 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 (рис. 72А (вклейка), 73). В краткосрочной перспективе основная роль в заселении гарей захватывается пирофильными группами (рис. 72Б (вклейка), 73), которые начинают заселять гари в первые часы после пожара. В.Г. Мордкович и соавт. (2007) подчеркивают, что пионерными видами являются в основном г-стратеги. Эти группы, благодаря большому количеству легкодоступных пищевых ресурсов и практически полному отсутствию конкуренции, в течение первого года-двух после пожара дают вспышку численности. Однако постепенно они начинают замещаться более конкурентоспособными легко проникающими на

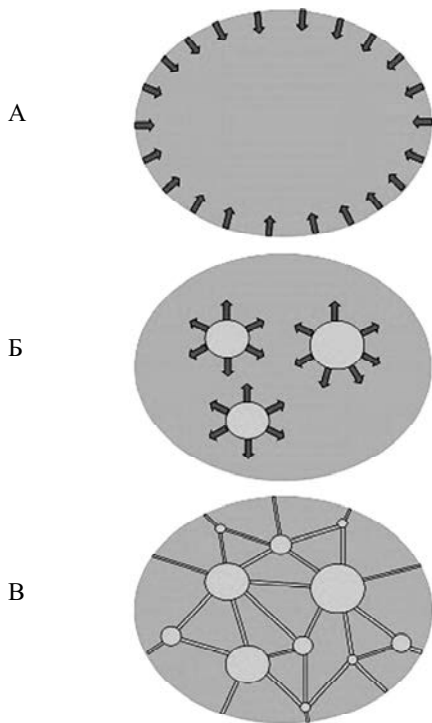


Рис. 71. Источники заселения нарушенных территорий: (А) с краев, (Б) за счет перфугиумов в пределах нарушенной территории и (В) за счет сети перфугиумов, соединенных коридорами.

гари группами, которые используют уже несколько другие ресурсы (восстанавливающую растительность и грибы). Именно фитофаги среди факультативных пирофилов дают следующий пик численности (рис. 72Б, 73) до тех пор, пока структура растительных сообществ не возвращается к таковой до пожара и когда в таких условиях начинают чувствовать себя комфортно хищники (рис. 72В, 73). Вероятно, что для хищников именно недостаток подходящих биотопов, а не пищевых ресурсов служит лимитирующим фактором на гаях. 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пожары – чрезвычайно широко распространенное явление в лесных экосистемах всего мира. Таяжные леса горят с частотой не реже одного раза в 50–200 лет, что делает фактически все наблюдаемые нами лесные экосистемами различными стадиями пирогенной сукцессии. При этом анализ восстановления растительного покрова в лесах проведен достаточно подробно многими авторами, а почвенной фауне посвящено немного работ. Некоторые из них, хотя и охватывают широкие временные промежутки, но выполнены на локальных гаях, или наоборот, что не позволяет получить полноценного представления о масштабе такого явления как лесной пожар для почвенной фауны, и рассмотреть возможно большее число факторов, лежащих в основе процессов восстановления почвенной фауны после пожаров.

На исследованных гаях в лесных экосистемах Европейской части России и в Скандинавии снижались численность, разнообразие и биомасса почвенной мезофауны, но повышались динамическая плотность и видовое разнообразие жуэелиц. Прямая гибель беспозвоночных после пожара была ожидаемым наблюдением, а увеличение динамической плотности жуэелиц связано, скорее всего не с реальным увеличением численности, а 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.

В то время как пожар считается губительным для всей почвенной фауны, количественные оценки, насколько высока гибель почвенной фауны во время пожара, очень немногочисленны. В проведенном нами эксперименте с выжиганием почвенных монолитов, собранных в елово-сосновом лесу в центральной Швеции, доля беспозвоночных, выживших в на взрослой или личиночной стадиях, зависела от положения участка вдоль катены, и составляла от 45 до 62% послепожарного сообщества. Выживаемость на стадии яйца после осеннего пожара составляла не более 3%. Показано, что выживаемость на локально ненарушенных участках и в глубоких горизонтах почвы является одним из основных источников формирования пирогенных сообществ мезопедобионтов.

В послепожарных сообществах жуэелиц в Национальном парке Тюреста в Швеции резко увеличилась доля гигрофильных видов. Это свидетельствует о переживании жуэелицами пожаров в увлажненных биотопах. На гари присутствовали пиррофильные виды, которые зависят от пожаров, или обитают только на свежий гаях. Пиррофильные виды жуэелиц появились на гари в течение первых недель, и доминировали в последующие два года, достигая 80% сообщества. Динамическая плотность жуэелиц была максимальной на участке пожара малой интенсивности.

На гарях поверхностно-активные группы мезофауны значительно более сильно были подвержены влиянию пожаров: их численность не восстановилась через 7 лет после пожара.

Интенсивность пожара является основным фактором, обуславливающим восстановление сообществ почвенных животных на гарях: в пределах гарей выявляются участки с разной интенсивностью выгорания и соответственно, разной численностью и разнообразием животных. Максимальная численность и разнообразие отмечены на слабо сгоревших участках.

Среди иммигрантов группы мезопедобионтов с хорошей расселительной способностью первыми колонизировали гари, основным источником для них были остаточные ресурсы от допожарной экосистемы. С развитием растительности и формированием слоя растительного опада на гари формируются сообщества, базирующиеся на свежих ресурсах, это фитофаги и сапрофаги. Микробофаги и хищники восстановили численность на гарях через 7 лет после пожара не более чем на 40–50%. Лимитирующим фактором в их распространении на гарях являются не расселительная способность, а качество пищевых ресурсов и местообитания.

Благодаря тому что бореальный лес на морене представляет собой чрезвычайно гетерогенный ландшафт, после пожара остается большое количество микроместообитаний разной степени нарушенности. В случае сильного пожара не сгорают только наиболее дренированные западины, располагающиеся между выходами голой породы. Такое кружево менее сгоревших участков представляет собой чрезвычайно удобное поле для экспериментов по пространственной структуре восстановления почвенной фауны на гарях. Мы выделяли слабо выгоревшие участки разной степени связанности с окружающим негорелым лесом: краевой участок, примыкающий к лесу; «остров» – изолированный слабо сгоревший участок, окруженный подстилающей породой; «коридор» – такой же участок, но связанный с негорелым лесом узкой малосгоревшей полосой. Через 7 лет после пожара в бореальном лесу на горелых участках разной степени связанности с негорелым лесом наименьшее разнообразие и численность отмечены на участке, окруженном выходами гранитов со всех сторон. Группы со слабой расселительной способностью (многоножки, дождевые черви и др.) быстрее восстанавливали свою численность на участках, непосредственно связанных с негорелым лесом, за счет постепенной миграции с краев леса на гать.

Практическое значение лесных пожаров связано с двумя аспектами. Первый это превентивные выжигания валежника для предотвращения катастрофических лесных пожаров и, раньше, борьба с вредителями лесов. Второй аспект – в современной Европе выжигания используются для создания местообитаний для пиротфильных видов, которые благодаря хорошей системе предотвращения пожаров и отсутствию в этой связи гарей становятся редкими. Некоторые из пиротфильных видов в Скандинавии уже внесены в Красные Книги, а некоторые считаются уничтоженными. В Швеции, например, согласно лесному законодательству, 5% вырубок должны сжигаться для поддержания таких пиротфильных видов и инициации естественного возобновления экосистем. Насколько благоприятна такая практика с точки зрения почвенных животных, остается неясным, поэтому в работе приведено сравнение населения почвенной фауны на вырубках и вырубках после выжиганий. Сообщества мезопедобионтов на вырубках, подверженных выжиганию, восстанавливаются медленнее таковых как на вырубках, так и на естественных гарях

сходной интенсивности. В бореальной зоне восстановления основных функциональных групп почвенной мезофауны не происходило даже через 10 лет после выжигания. Сообщества жужелиц на вырубках, подверженных выжиганию, в целом сходны с таковыми на естественных гарях, однако они не способствуют привлечению пиротфильных видов жужелиц.

Размеры гари не влияют на восстановление численности и разнообразия сообществ мезопедобионтов: ни для почвенной фауны в целом, ни для жужелиц как модельного семейства закономерности не были достоверны. Это лишний раз подтверждает, что важна не столько иммиграция из окружающих биотопов, сколько локальное выживание. Географическое положение участка только модифицировало процесс восстановления за счет большей или меньшей суровости климата, а сами процессы были сходны в разных секторах бореальной зоны.

Несмотря на кажущуюся простоту проблемы, пожары остаются источником многих вопросов для экологов. Благодаря тому что на гарях встречаются пиротфильные виды, а сукцессия в разных лесах происходит по единому сценарию, есть возможность считать пожары естественным этапом в многовековой динамике лесов, и адаптированных к ним сообществ почвенных беспозвоночных. Пожары могут в данном случае выступать примером модельного нарушения, на котором можно рассматривать общие принципы восстановления экосистем. На примере гарей предложена концепция перфугиумов – локально слабо нарушенных участков в пределах нарушенной территории, позволяющих выживать осколкам допожарного сообщества, которые затем вносят основной вклад в восстановление сообществ на нарушенной территории. Дальнейшее применение этой концепции к разным типам нарушений позволит подтвердить или опровергнуть ее с привлечением нового материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверина И.А.*, 2002. Динамика численности и размещение на гари Окского заповедника муравьев рода *Formica* / Мониторинг сообществ на гаях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИПрирода. С. 66-69.
- Арнольди К.В., Гиляров М.С.*, 1958. Почвенная фауна средиземноморских местообитаний Северо-Западного Кавказа и ее значение для их характеристики // Зоол. журн. Т. 37. С.801–819.
- Артамонов С.Д.*, 2005. Особенности использования некоторых экологических терминов в диптерологии (на примере семейств Sarcophagidae и Calliphoridae) / Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. XVI. Владивосток: Дальнаука. С. 81-85.
- Безкорвайная И.Н., Иванова Г.А., Тарасов П.А., Сорокин Н.Д., Богородская А.В., Иванов В.А., Конард С.Г., Макрае Д.Дж.*, 2005. Пирогенная трансформация почв сосняков средней тайги Красноярского края // Сиб. экол. журн. 2005. № 1. С. 143-152.
- Безкорвайная И.Н., Краснощеков Ю.Н.*, 2004. Трансформация педокомплексов микроартропод шелкопрядников южной тайги Средней Сибири после воздействия огня // Вестн. КрасГУ. Сер. Естеств. науки. №7. С. 53-58
- Безкорвайная И.Н., Краснощекова Е.Н., Иванова Г.А.*, 2007. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных при низовых пожарах разной интенсивности // Изв. РАН. Сер. Биол. № 5. С. 619-625.
- Бигон М., Харпер Д., Таундсен К.*, 1989. Экология. Т. 1. М.: Мир. 667 с.
- Бобровский М.В.*, 2010. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: КМК, 392 с.
- Борисенков Е.П., Пасецкий В.М.*, 1988. Тысячелетняя летопись необычайных явлений природы. М.: Мысль. 524 с.
- Брюханов А.В., Верховец С.В.*, 2005. Оценка эмиссий углерода при пожарах на вырубках в хвойных лесах Центральной и Южной Сибири // Сиб. экол. журн. Т. 12. С. 109–112.
- Бутовский Р.О.*, 2001. Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям. М.: День серебра. 322 с.
- Вакуров А.Д.*, 1975. Лесные пожары на севере. М.: Наука. 99 с.
- Валендик Э.Н., Векшин В.Н., Иванова Г.А., Кисляхов Е.К., Перевозникова В.Д., Брюханов А.В., Бычков В.А., Верховец С.В.*, 2001. Контролируемые выжигания на вырубках в горных лесах. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 172 с.
- Валендик Э.Н., Матвеев П.М., Софронов М.А.*, 1979. Крупные лесные пожары. М.: Наука. 198 с.
- Воробейчик Е.Л., Позолотина В.Н.*, 2003. Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки // Экология. № 6. С. 420-427.
- Воронов А.Г., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г., Дроздов Н.Н.*, 2002. Биогеография с основами экологии. М.: Изд-во МГУ. 400 с.
- Ганин Г.Н.*, 2009. Возможные факторы возникновения и сосуществования близкородственных видов педобионтов / Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. XX. Владивосток: Дальнаука. С. 147-156.

- Гиляров М.С., 1941. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. №4. С. 48-77.
- Гиляров М.С., 1944. Соотношение размеров и численности почвенных беспозвоночных // Докл. АН СССР. Т. 43. № 6. С. 283–285.
- Гиляров М.С., 1965. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука. 278 с.
- Гиляров М.С., 1975. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) / Методы почвенно-зоологических исследований. Под ред. М.С. Гилярова. М.: Наука. С. 12-29.
- Гиляров М.С., Криволицкий Д.А., 1985. Жизнь в почве. М.: Молодая гвардия. 191 с.
- Гонгальский К.Б., 2006. Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных животных // Журн. общей биол. Т. 67. С. 127-138.
- Гонгальский К.Б., 2011. Пространственное распределение крупных почвенных беспозвоночных на пожарищах в ксерофильных экосистемах Черноморского побережья Кавказа // Аридн. экосист. № 4. С. 95-103.
- Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А., 2009. Пространственное распределение почвенных животных: геостатистический подход // Журн. общей биол. Т. 70. С. 484-494.
- Гонгальский К.Б., Кузнецова Д.М., Филимонова Ж.В., Шахоб С.В., 2013. Распространение и экология инвазивного вида мокриц *Hyloniscus riparius* (С. Koch, 1838) (Isopoda, Oniscida, Trichoniscidae) в России // Росс. журн. биол. инвазий. №1. С. 2-7.
- Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А., 2006. Почвенная мезофауна субсредиземноморских экосистем полуострова Абрау (Северо-Западный Кавказ) // Зоол. журн. Т. 85. С. 813-819.
- Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С., 2010. Связь пространственного распределения численности почвенных беспозвоночных и содержания тяжелых металлов в почве в окрестностях Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) // Экология. № 1. С. 70-73.
- Громцев А.Н., 1988. Ретроспективный анализ антропогенной динамики лесов южной Карелии за 1840-1980 гг. // Лесной журн. № 4. С. 125-127.
- Гусев А.А., 1988. Заповедные экосистемы: особенности динамики и проблемы сохранения. Курск. 108 с.
- Дегбуадзе Ю.Ю., 2000. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы / Виды-вселенцы в Европейских морях России. Под ред. Г.Г. Матишова. Апатиты: ММБИ КНЦ РАН. С. 35-50.
- Дмитриев П.П., Тамир Ж., Даваа Н., 1980. Характеристика станций переживания полевки Брандта (*Microtus brandtii*) в Восточном Хангае // Зоол. журн. Т. 59. С. 274-282.
- Добровольский Г.В., Трофимов С.Я., 2004. Этот удивительно организованный мир // Природа. №. С. 3-11.
- Емец В.М., 1987. Изменение некоторых показателей популяции ямчатоточечной жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на гари // Журн. общей биол. Т. 48. С. 254-258.
- Ермаков А.И., 2004. Структурные изменения фауны жужелиц лесных экосистем при токсическом воздействии // Экология. № 6. С. 450-455.
- Жерихин В.В., 1995. Природа и история биома средиземноморского типа / Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. С. 95-100.
- Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И., 1998. Послепожарные изменения углеродного цикла в южных тундрах // Экология. № 4. С.272-276
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И. П., Зенова Г.М. 2005. Биология почв. М.: Изд-во МГУ. 445 с.
- Ильина Л.В., 1981. Растительность в послепожарной сукцессии (по наблюдениям в Окском заповеднике) / Природные экосистемы и их охрана. Сборник научных трудов. М.: ВНИИприрода. С. 67-72.

- Ильичев Ю.Н., Бушков Н.Т.*, 2002. Динамика естественного лесовозобновления гарей в мшисто-ягодных и разнотравных сосняках // Антропогенное воздействие на лесные экосистемы. Барнаул: Изд-во АГУ. С. 29-31.
- Карпачевский Л.О.*, 1977. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ. 312 с.
- Ковалева Н.М., Иванова Г.А.*, 2013. Восстановление живого напочвенного покрова на начальной стадии пирогенной сукцессии // Сиб. экол. журн. №2. С. 203-213.
- Козлов М.В.*, 2003. Мнимые повторности (Pseudoreplication) в экологических исследованиях: Проблема, не замеченная российскими учеными // Журн. общей биол. Т. 64. С. 292-307.
- Краснитский А.М.*, 1983. Проблемы заповедного дела. М.: Лесная промышленность. 191 с.
- Краснощекова Е.Н., Безкорвайная И.Н.*, 2006. Почвенные микроартроподы как индикаторы пирогенной трансформации песчаных подзолов // Современные проблемы почвоведения и экологии. Йошкар-Ола: Марийск. гос. техн. ун-т. Ч. 2. С. 265-269.
- Краснощекова Е.Н., Косов И.В., Иванова Г.А.*, 2008. Воздействие высоких температур на микроартропод почв при пожарах в лиственничниках Нижнего Приангарья // Хвойные бореал. зоны. Т. 25. С. 250-256.
- Криволицкая Г.О.*, 1956. Некоторые закономерности развития вторичных вредителей на гарях в елово-пихтовых лесах о. Сахалина // Сообщ. Сахалин. фил. АН СССР. Вып. 3. С. 65-69.
- Криволицкий Д.А.*, 1994. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. 268 с.
- Криволицкий Д.А. (ред.)*, 1995. Панцирные клещи. М.: Наука. 224 с.
- Криволицкий Д.А., Лебедева Н.В.*, 2003. Панцирные клещи в оперении птиц. М.: АВФ, 68 с.
- Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д.*, 1990. Животные в биогенном круговороте веществ. М.: Знание. 63 с.
- Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д., Сизова М.Г.*, 1985. Почвенная фауна в кадастре животного мира. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. 96 с.
- Криволицкий Д.А., Успенская Е.Ю., Панфилов А.В., Долотов К.В.*, 2002. Нормирование радиационного воздействия на наземные экосистемы // Вестн. МГУ. Сер. 5, геогр. Вып. 6. С. 37-41.
- Кривошеев В.Г.*, 1957. Стации переживания больших песчанок в Северных Кызылкумах // Вестник МГУ. Сер. биол., почвовед., геол., геогр. № 3. С. 111-116.
- Кругова Т.М.* 2010. Изменения плотности поселения муравьев в сосновом бору в первые годы после пожара // Тр. Русс. энтомол. общ-ва. Т. 81. С. 142-147.
- Кудряшова И.В., Кругова Т.М.* 2010. Изменение экологических спектров муравьев и пауков на гари ленточного соснового бора в первые годы после пожара // Изв. Алтайск. гос. ун-та. №3-1(67). С. 33-37.
- Кузнецова Н.А.*, 2003. Новые подходы к оценке структурной организации сообществ коллембол (Hexapoda: Collembola) // Экология. № 4. С. 281-288.
- Кузнецова Н.А.*, 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Прометей. 244 с.
- Кулешова Л.В.*, 2002. Опыт комплексного мониторинга лесных сообществ на гарях 1972 г. в Окском заповеднике / Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИПрирода. С. 5-35.
- Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А., Евстигнеев О.И., Козленко А.Б., Русанова О.М.*, 1996. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып.4. С. 3-15.
- Кулешова Л.В., Савченко А.Г.*, 1985. Опыт прогнозирования послепожарных изменений населения птиц в заповедниках на примере сосняков Крыма / Вопросы обоснования

- размещения охраняемых природных территорий. Сборник научных трудов. М.: ВНИИ-Иприрода. С. 108-117.
- Куприянов А.Н., Трофимов И.Т., Заблоцкий В.И., Макарычев С.В., Кудряшова И.В., Баранник Л.П.*, 2003. Восстановление лесных экосистем после пожаров. Кемерово: Ирбис. 262 с.
- Ланге А.Б.*, 1969. Класс тихоходки (Tardigrada) / Жизнь животных. Под ред. Л.Н. Зенкевича. Т. 3. М.: Просвещение. С. 543-536.
- Марфенина О.Е.*, 2005. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех. 196 с.
- Маталин А.В.*, 2007. Типология жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Зоол. журн. Т. 86. С. 1196-1220.
- Матвеев И.В.*, 2005. Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на гаях Марийского Заволжья / Проблемы почвенной зоологии. Тез. докл XIV Всеросс. совещ. Тюмень. С. 158-159.
- Мелехов И.С.*, 1948. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гослестехиздат. 126 с.
- Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых цепей*, 2003. Методическое руководство. Под ред. Покаржевского А.Д., Гонгальского К.Б., Зайцева А.С. М. ИПЭЭ РАН. 100 с.
- Мордкович В.Г., Березина О.Г.*, 2009. Влияние пожара на население педобионтов березово-осинового колка южной лесостепи Западной Сибири // Евраз. энтомол. журн. Т. 8. С. 279-283.
- Мордкович В.Г., Березина О.Г., Любечанский И.И., Андриевский В.С., Марченко И.И.*, 2006. Почвенные членистоногие послепожарных сукцессий северной тайги Западной Сибири // Сиб. экол. журн. Т. 4. С. 429-437.
- Мордкович В.Г., Любечанский И.И., Березина О.Г.*, 2007. Проблема лесных пожаров и пирогенных сукцессий сообществ почвенных членистоногих в Сибири // Сиб. экол. журн. Т. 14. С. 169-181.
- Наумов Н.П.*, 1936. Об особенностях стационарного распределения мышевидных грызунов на юге Украины // Зоол. журн. Т. 15. С. 674-696.
- Наумов Н.П.*, 1937. К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов // Учен. зап. МГУ. Вып. 13, Зоол. С. 3-38.
- Никонов В.В., Лукина Н.В., Полянская Л.М., Фомичева О.А., Исаева Л.Г., Звягинцев Д.Г.*, 2006. Численность и биомасса почвенных микроорганизмов северо-таежных сосновых лесов при пирогенной сукцессии // Почвоведение. № 4. С. 484-494.
- Огурева Г.Н.*, 2012. Эколого-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем // Вопросы географии. Вып. 134. Актуальная биогеография. М: Кодекс. С. 58-80
- Перевозникова В.Д., Иванова Г.А.*, 2007. Трансформация живого напочвенного покрова под воздействием пожаров в сосняках Средней Сибири // Экология. № 6. С. 476-480.
- Перевозникова В.Д., Иванова Г.А., Иванов В.А., Ковалева Н.М., Конард С.Г.*, 2005. Видовой состав и структура живого напочвенного покрова в сосняках после контролируемых выжиганий // Сиб. экол. журн. Т. 12. С. 135-141.
- Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А.*, 2007. Пространственная экология почвенных животных. М.: КМК. 174 с.
- Полилов А.А.* 2008. Анатомия мельчайших жесткокрылых – жуков-перистокрылок трибы Nanosellini (Coleoptera: Ptiliidae) и пределы миниатюризации насекомых // Зоол. журн. Т. 87. С. 181-188.
- Потапов М.Б., Кузнецова Н.А.* 2011. Методы исследования сообществ микроартропод. М.: КМК. 84 с.

- Потапова Н.А.*, 1981а. Комплексы жужелиц как индикаторы послепожарных сукцессий / Заповедное дело в СССР. Сборник научных трудов. М.: ВНИИПрирода. С. 41-46.
- Потапова Н.А.*, 1981б. Почвенные беспозвоночные и условия их обитания в нарушенных пожаром сосняках зеленомошных Окского заповедника / Природные экосистемы и их охрана. Сборник научных трудов. М.: ВНИИПрирода. С. 80-87.
- Потапова Н.А.*, 1984. Население жужелиц на восстанавливающихся гарях / Проблемы почвенной зоологии. Тез. докл VIII Всесоюз. совещ. Кн. 2. Ашхабад. С. 60-61.
- Потапова Н.А.*, 1989. Население почвенных беспозвоночных в лесных сообществах Костомукшского заповедника / Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сборник научных трудов. М.: ВНИИПрирода. С. 152-157.
- Потапова Н.А.*, 1999. Глава 9.6. Послепожарные демутации населения почвенных беспозвоночных / Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. Ред. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошников. СПб: РБО. С. 519-529.
- Потапова Н.А.*, 2002. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) – 20 лет наблюдений в Окском заповеднике / Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИПрирода. С. 57-65.
- Римский-Корсаков М.Н., Гусев В.И., Полубояринов И.И., Шиперович В.Я., Яцентковский А.В.*, 1949. Лесная энтомология. М.; Л.: Гослесбумиздат. 508 с.
- Росс Г., Росс Ч., Росс Д.*, 1985. Энтомология. М.: Мир. 572 с.
- Рубцова З.И.*, 1981. Сукцессионные изменения почвенной мезофауны на местах лесных пожаров и в лесопосадках / Проблемы почвенной зоологии. Тез. докл VII Всесоюз. совещ. Киев. С. 198-199.
- Рыбалов Л.Б., Камаев И.О.*, 2011а. Структурно-функциональная организация населения почвенной мезофауны болот и заболоченных лесов северо-западной Карелии // Почвоведение. № 11. С. 1344-1354.
- Рыбалов Л.Б., Камаев И.О.*, 2011б. Разнообразие почвенной мезофауны в северотаежных биогеоценозах бассейна реки Каменная (Карелия) // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 403-412.
- Рябинин Н.А., Паньков А.Н.*, 2009. Сукцессии панцирных клещей (Acari-formes: Oribatida) на нарушенных территориях // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 604-609.
- Рязанцев С.В.*, 2011. Возвращаясь к итогам горячего лета-2010 // Экология и жизнь. № 5. С. 78-85.
- Савельева Л.Ю., Долгин М.М.*, 2008. Структура населения жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) разновозрастных сосновых гарей подзоны средней тайги Республики Коми // Вестн. Поморск. ун-та. Сер. Ест. и точн. наук. Вып. 1. С. 40-44.
- Савельева Л.Ю., Долгин М.М.*, 2009. Изменение структуры населения жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) сосновых гарей с возрастом похарища // Изв. Самарск. НЦ РАН. Т. 11. С. 656-660.
- Санников С.Н.*, 1981. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценоза // Экология. № 6. С. 23-33.
- Санников С.Н.*, 1983. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. № 1. С. 10-20.
- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В.*, 1990. Дендрохронологические методы в лесной пирозологии / Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии: Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по вопросам дендрохронологии. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С.127-128.
- Сафонов М.А.*, 2006. Пирогенные сукцессии микоценозов ксилотрофных грибов // Сиб. экол. журн. Т. 13. С. 325-329.

- Сейфулина Р.Р., 2010. Аранеокомплекс (Arachnida, Aranei) в агроэкосистемах Прикубанской равнины (видовой состав, пространственное размещение и сезонная динамика) // Зоол. журн. Т. 89. С. 151-166.
- Стриганова Б.Р., 1996. Адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса // Почвоведение. №6. С. 714-721.
- Стриганова Б.Р., 2005. Пространственные вариации функциональной структуры сообществ животного населения степных почв Европейской России // Поволжск. экол. журн. № 3. С. 268-276.
- Стриганова Б.Р., 2009. Пространственное распределение ресурсов животного населения почв в климатических градиентах // Усп. совр. биол. Т. 129. № 6. С. 538-549.
- Тарасов П.А., Иванов В.А., Иванова Г.А., 2008. Особенности температурного режима почв в сосняках средней тайги, пройденных низовыми пожарами // Хвойн. бореал. зоны. Т. 25. С. 300-304.
- Ухова Н.Л., Есюнин С.Л., Беляева Н.В., 1999. Структура населения и численность почвенной мезофауны в первичнопирогенном сообществе на месте пихто-ельника высоко-травно-папоротникового / Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. М.; Самара. С. 169-175.
- Филиппов Б.Ю., 2006. Сезонные аспекты жизненных циклов жуужелиц *Carabus granulatus* и *C. glabratus* (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоол. журн. Т.85. С. 1076-1084.
- Фуряев В.В., 1996. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука. 253 с.
- Фуряев В.В., Куреев Д.М., 1979. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафт-ной основе. Новосибирск: Наука. 160 с.
- Хански И., 2010. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК. 340 с.
- Холин С.К., 1995. Число видов и видовая структура сообществ жуужелиц фрагментирован-ных участков леса в агроландшафте Приморья // Экология. № 3. С. 208-212.
- Цветков П.А., 2004. Пирофитность листовенницы Гмелина с позиций жизненных стратегий // Экология. № 4. С. 259-265.
- Чернова Н.М., Былова А.М. 1988. Экология. М.: Просвещение. 272 с.
- Чернышев В.Б., 2001. Экологическая защита растений. Членистоногие в агроэкосистеме. М.: Изд-во МГУ. 136 с.
- Шарова И.Х., 1981. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука. 283 с.
- Шарова И.Х., Филиппов Б.Ю., 2003. Особенности жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях северной тайги // Зоол. журн. Т. 82. С. 229-238.
- Щипанов Н.А., 1986. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) // Зоол. журн. Т. 65. С. 1051-1060.
- Яновицкая Т.П., 1981. С Растительность на горях восьмилетнего возраста (по наблюдениям в Окском заповеднике) / Природные экосистемы и их охрана. Сборник научных тру-дов. М.: ВНИИприрода. С. 73-80.
- Abbott I., Burbidge T., Strehlow K., Mellican A., Wills A., 2003. Logging and burning impacts on cockroaches, crickets and grasshoppers, and spiders in Jarrah forest, Western Australia // For. Ecol. Manag. V. 174. P. 383-399.
- Ahlgren I.F., 1974. Effects of fire on soil organisms / Fire and ecosystems. Kozlowski T.T., Ahlgren C.E. (eds). N.Y.: Academic Press. P. 67-72.
- Alef K., Nannipieri P. (eds), 1995. Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry. London: Academic Press.

- Allen E.B., Allen M.F., Egerton-Warburton L., Corkidi L., Gomez-Pompa A., 2003. Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico // *Ecol. Appl.* V. 13. P. 1701-1717.
- Amaranthus M., Trappe J.M., 1993. Effects of erosion on ecto- and VA-mycorrhizal inoculum potential of soil following forest fire in southwest Oregon // *Plant Soil.* V. 150. P. 41-49.
- Andersen A.N., Yen A.L., 1985. Immediate effects of fire on ants in the semi-arid mallee region of north-western Victoria // *Austral. J. Ecol.* V. 10. P. 25-30.
- Andrewes H.E., 1930. The Carabidae of thy Third Mount Everest expedition, 1924 // *Trans. Ent. Soc. London.* V. 78. P. 1-44.
- Apigian K.O., Dahlsten D.L., Stephens S.L., 2006. Fire and fire surrogate treatment effects on leaf litter arthropods in a western Sierra Nevada mixed-conifer forest // *For. Ecol. Manag.* V. 221. P. 110-122.
- Archibald S., Lehmann C.E.R., Gomez-Dans J.L., Bradstock R.A., 2013. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes // *Proc. Nat. Acad. Sci USA.* Vol. 110. P. 6442-6447.
- Arnan X., Rodrigo A., Retana J., 2006. Post-fire recovery of Mediterranean ground ant communities follows vegetation and dryness gradients // *J. Biogeogr.* V. 33. P. 1246-1258.
- Arnett R.H., Thomas M.C., 2001. American beetles. V. 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. Boca Raton: CRC Press. 443 pp.
- Atlegrim O., Sjöberg K., 1996. Effects of clear-cutting and single-tree selection harvests on herbivorous insect larvae feeding on bilberry (*Vaccinium myrtillus*) in uneven-aged boreal Picea abies forests // *For. Ecol. Manag.* 87: 139-148.
- Baar J., Horton T.R., Kretzer A., Brans T.D., 1999. Mycorrhizal colonization of *Pinus muricata* from resistant propagules after a stand-replacing wildfire // *New Phytol.* V. 143. P. 409-418.
- Baker S.C., Richardson A.M.M., Seeman O.D., Barmuta L.A., 2004. Does clearfell, burn and sow silviculture mimic the effect of wildfire? A field study and review using litter beetles // *For. Ecol. Manag.* V. 199. P. 433-448.
- Bardgett R.D., Bowman W.D., Kaufmann R., Schmidt S.K., 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology // *Trends Ecol. Evolut.* V. 20. P. 634-641.
- Bastias B.A., Huang Z.Q., Blumfield T., Xu Z., Cairney J.W.G., 2006. Influence of repeated prescribed burning on the soil fungal community in an eastern Australian wet sclerophyll forest // *Soil Biol. Biochem.* V. 38. P. 3492-3501.
- Bauchhens J., 1980. Auswirkungen des Abflämmens auf die Bodenfauna einer Grünlandfläche im Spessart // Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau. München: Bayer. P. 100-114.
- Beckwith R.C., Werner R.A., 1979. Effects of fire on arthropod distribution // *Ecological effects of the Wickersham Dome fire near Firebanks, Alaska* / Eds Vierek L.A., Dyrness C.T. Gen. Tech. Rep. USDA For. Serv. Pac. Northwest Research Station. 71 p.
- Bengtsson J., 2002. Disturbance and resilience in soil animal communities // *Eur. J. Soil Biol.* V. 38. P. 119-125.
- Bengtsson J., Jones T.H., Setälä H. 1997. The value of biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* V. 12. P. 334-336.
- Bengtsson J., Nilsson G.S., Franc A., Menozzi P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests // *For. Ecol. Manag.* 132, 39-50.
- Bengtsson J., Persson T., Lundkvist H., 1997. Long-term effects of logging residue addition and removal on macroarthropods and enchytraeids // *J. Appl. Ecol.* 34, 1014-1022.
- Bennett K.D., 1988. Holocene geographic spread and population expansion of *Fagus grandiflora* in Ontario, Canada // *J. Ecol.* V. 76. P. 547-557.
- Bergeron Y., Flannigan M.D., 1995. Predicting the effects of climate change on fire frequency in the Southeastern Canadian boreal forest // *Water Air Soil Pollut.* 82, 437-444.

- Bergner B., Johnstone J., Treseder K.K., 2004. Experimental warming and burn severity alter soil CO₂ flux and soil functional groups in a recently burned boreal forest // *Global Change Biol.* V. 10. P. 1996-2004.
- Berthet P.L., 1964. Field study of the mobility of Oribatei (Acari), using radioactive tagging // *J. Anim. Ecol.* V. 33. P. 443-449.
- Bess E.C., Parmenter R.R., McCoy S., Molles M.C.Jr., 2002. Responses of a riparian forest-floor arthropod community to wildfire in the Middle Rio Grande Valley, New Mexico // *Environm. Entomol.* V. 31. P. 774-784.
- Bettucci L., Alonso R., 1995. The effect of wildfire on the opportunistic decomposer fungal community of a Uruguayan *Eucalyptus* spp. forest // *Pedobiologia.* V. 39. P. 470-480.
- Bhadoria T., Ramakrishnan P.S., Srivastava K.N., 2000. Diversity and distribution of endemic and exotic earthworms in natural and regenerating ecosystems in the central Himalayas, India // *Soil Biol. Biochem.* V. 32. P. 2045-2054.
- Bickel D.J., 1996. Smoke flies (Diptera: Platypezidae) and the Sydney bushfires // *Austral. Entomol.* V. 23. P. 77-78.
- Boerner R.E.J., Brinkman J.A., Smith A., 2005. Seasonal variations in enzyme activity and organic carbon in soil of a burned and unburned hardwood forest // *Soil Biol. Biochem.* V. 37. P. 1419-1426.
- Boerner R.E.J., Decker K.L.M., Sutherland E.K., 2000. Prescribed burning effects on soil enzyme activity in a southern Ohio hardwood forest: a landscape-scale analysis // *Soil Biol. Biochem.* 32, 899-908.
- Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M., McLean M.A., Migge S., Groffman P.M., Parkinson D.N., 2004. Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests // *Front. Ecol. Environ.* V. 2. P. 427-435.
- Bond W.J., Keeley J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems // *Trends Ecol. Evolut.* V. 20. P. 387-394.
- Bonet J., Ulefors S.-O., Viklund B., Pape T., 2011. Species richness estimations of the megadiverse scuttle fly genus *Megaselia* (Diptera: Phoridae) in a wildfire-affected hemiboreal forest // *Insect Science.* V. 18. P. 325-348.
- Bonnet V.H., Schoettle A.W., Shepperd W.D., 2005. Postfire environmental conditions influence the spatial pattern of regeneration for *Pinus ponderosa* // *Can. J. For. Res.* V. 35. P. 37-47.
- Bowman D.M., Balch J.K., Artaxo P. et al., 2009. Fire in the Earth system // *Science.* V. 324. P. 481-484.
- Brennan K.E.C., Moir M.L., Wittkuhn R.S., 2011. Fire refugia: The mechanism governing animal survivorship within a highly flammable plant // *Austral Ecol.* V. 36. P. 131-141.
- Brotans L., Pons P., Herrando S., 2005. Colonization of dynamic Mediterranean landscapes: where do birds come from after fire? // *J. Biogeogr.* V. 32. P. 789-798.
- Brye K.R., 2006. Soil physiochemical changes following 12 years of annual burning in a humid-subtropical tallgrass prairie: a hypothesis // *Acta Oecologica.* V. 30. P. 407-413.
- Buchholz K., Gallagher M., 1982. Initial ectomycorrhizal density response to wildfire in the New Jersey Pine Barren Plains // *Bull. Torrey Bot. Club.* V. 109. P. 396-400.
- Buddle C.M., 2001. Spiders (Araneae) associated with downed woody material in a deciduous forest in central Alberta, Canada // *Agric. For. Entomol.* V. 3. P. 241-251.
- Buddle C.M., Langor D.W., Pohl G.R., Spence J.R., 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire. P. Implications for emulation of natural disturbance in forest management // *Biol. Conserv.* V. 128. P. 346-357.
- Burakowski B., 1986. The life cycle and food preference of *Agonum quadripunctatum* (De Geer) /

- Feeding behaviour and accessibility of food for carabid beetles. den Boer P.J., Grüm L., Szyszko J. (eds) Warsaw: Warsaw Agricultural Univ. Press. P. 35-40.
- Burmeister F., 1955. Was wissen wir vom Leben der Käfer? // Mitt. Dtsch. Ent. Ges. V. 14. P. 14-16.
- Bush M.B., 2002. Distributional change and conservation on the Andean flank: a palaeoecological perspective // Global Ecol. Biogeogr. V. 11. P. 463-473.
- Butterfield J., 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations // Ecography. V. 20. P.614-625.
- Cairney J.W.G., Bastias B.A., 2007. Influence of fire on forest soil fungal communities // Can. J. For. Res. V. 37. P. 207-215.
- Callahan M.A.Jr., Blair J.M., Todd T.C., Kitchen D.J., Whiles M.R., 2003. Macroinvertebrates in North American tallgrass prairie soils: effects of fire, mowing, and fertilization on density and biomass // Soil Biol. Biochem. V. 35. P. 1079-1093.
- Callahan M.A.Jr., Richter D.D.Jr., Coleman D.C., Hofmockel M., 2006. Long-term land-use effects on soil invertebrate communities in Southern Piedmont soils, USA // Eur. J. Soil Biol. V. 42. P. S150-S156.
- Callot H., 2001. Suivi entomologique d'un incendie de foret en Alsace // L'Entomologiste. V. 57. P. 53-62.
- Campbell J.M., 1984. A catalogue of the Coleoptera of America north of Mexico: Family Micropeplidae. Washington DC: USDA. 14 pp.
- Carrick R., 1942. The grey field slug *Agriolimax agrestis* L. and its environment // Ann. Appl. Biol. V. 29. P. 43-55.
- Certini G., 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review // Oecologia. V. 143. P. 1-10.
- Certini G., 2014. Fire as a soil-forming factor // AMBIO. V. 43. P. 191-195.
- Chandler P.J., 1978. Some dipterous opportunists at Windsor Forest, Berks: The attractions for flies of bonfires, wood ash and freshly cut logs // Entomol. Gaz. V. 29. P. 253-257.
- Chao A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population // Scand. J. Statist. 11: 265-270.
- Chen D.M., Cairney J.W.G., 2002. Investigation of the influence of prescribed burning on ITS profiles of ectomycorrhizal and other soil fungi at three Australian sclerophyll forest sites // Mycol. Res. V. 106. P. 533-540.
- Choromanska U., DeLuca T.H., 2002. Microbial activity and nitrogen mineralization in forest mineral soils following heating: evaluation of post-fire effects // Soil Biol. Biochem. V. 34. P. 263-271.
- Cochrane M.A., 2003. Fire science for rainforests // Nature, V. 421. P. 913-919
- Collett N.G., 1998. Effects of two short rotation prescribed fires in autumn on surface-active arthropods in dry sclerophyll eucalypt forest of west-central Victoria // For. Ecol. Manag. V. 107. P. 253-273.
- Collett N.G., 2007. Effect of fire retardant application on heathland surface-dwelling families of the Order Coleoptera (beetles) in Victoria, Australia // For. Ecol. Manag. V. 253. P. 232-243
- Collins S.L., Smith M.D., 2006. Scale-dependant interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie // Ecology. V. 87. P. 2058-2067.
- Conard S.G., Ivanova G.A., 1997. Wildfire in Russian boreal forests – Potential impacts of fire regime characteristics on emissions and global carbon balance estimates // Environ. Pollut. V. 98. P. 305-313.
- CSIRO, Division of Entomology, 1991. The insects of Australia. Melbourne University Press.
- Cumming S.G., 2005. Effective fire suppression in boreal forests // Can. J. For. Res. V. 35. P. 772-786.

- Dahlberg A., Schimmel J., Taylor A.F.S., Johannesson H., 2001. Post-fire legacy of ectomycorrhizal fungal communities in the Swedish boreal forest in relation to fire severity and logging intensity // *Biol. Conserv.* V. 100. P. 151–161.
- Dale V.H., Joyce L.A., McNulty S., Neilson R.P., Ayres M.P., Flannigan M.D., Hanson P.J., Irland L.C., Lugo A.E., Peterson C.J., Simberloff D., Swansson F.J., Stocks B.J., Wotton B.M., 2001. Climate change and forest disturbances // *BioScience.* V. 51. P. 723-734.
- Danks H.V., Footit R.G., 1989. Insects of the boreal zone of Canada // *Can. Entomol.* V. 121. P. 625-690.
- D'Antonio C., Vitousek P., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass-fire cycle and global change // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23:63-88.
- De Román M., De Miguel A.M., 2005. Post-fire, seasonal and annual dynamics of the ectomycorrhizal community in a *Quercus ilex* L. forest over a 3-year period // *Mycorrhiza.* V. 15. P. 471-482.
- DeBano, L.F., Neary D.G., Ffolliott P.F., 1998. Fire's effects on ecosystems. New York: John Wiley and Sons. 333 pp.
- Decaens T. 2010. Macroecological patterns in soil communities // *Global Ecol. Biogeogr.* V. 19. P. 287-302.
- Delettre Y.R., 1994. Fire disturbance of a chironomid (Diptera) community on heathlands // *J. Appl. Ecol.* V. 31. P. 560-570.
- Delettre Y.R., 1995. Heathland fires temporarily increase species diversity: an example in terrestrial Chironomidae (Diptera) // *Lands. Urban Planning.* V. 31. P. 259-268.
- Deyrup M., Mosley J.G., 2004. Natural history of the flat bug *Aradus gracilicornis* in fire-killed pines (Heteroptera: Aradidae) // *Florida Entomol.* V. 87. P. 79-81.
- Dress W.J., Boerner R.E.J., 2004. Patterns of microarthropod abundance in oak-hickory forest ecosystems in relation to prescribed fire and landscape position // *Pedobiologia.* V. 48. P. 1-8.
- Duncan B.W., Schmalzer P.A., 2004. Anthropogenic influences on potential fire spread in a pyrogenic ecosystem of Florida, USA // *Lands. Ecol.* V. 19. P. 153-165.
- Dwyer E., Pereira J.M.C., Gregoire J.-M., DaCamara C.C., 1999. Characterization of the spatio-temporal patterns of global fire activity using satellite imagery for the period April 1992 to March 1993 // *J. Biogeogr.* V. 27. P. 57-69.
- Edwards P.J., 1984. The use of fire as a management tool / Ecological effects of fire in South African Ecosystems. Berlin. P.349-362.
- Ehnström B., 1991. Många insekter gynnas // *Skog och forskning.* V. 4/91. P. 47-52.
- Ehnström B., Waldén H.W., 1986. Faunavard i skogsbruket. Del 2. Den lägre faunan. Jönköping: Skogsstyrelsen.
- Eijsackers H., 1994. Ecotoxicology of soil organisms: seeking the way in a pitch dark labyrinth / Donker M., Eijsackers H., Heimbach, F. (eds) *Ecotoxicology of Soil Organisms.* Boca Raton: Lewis Publ. P. 3-32.
- Eijsackers H., 2011. Earthworms as colonizers of natural and cultivated soil environments // *Appl. Soil Ecol.* V. 50. P. 1-13.
- Engelmark O., 1984. Forest fires in Muddus National Park (northern Sweden) during the past 600 years // *Can. J. Bot.* 62, 893–898.
- Epting J., Verbyla D., 2005. Landscape-level interactions of prefire vegetation, burn severity, and postfire vegetation over a 16-year period in interior Alaska // *Can. J. For. Res.* V. 35. P. 1367-1377.
- Ettema C.H., Wardle D.A., 2002. Spatial soil ecology // *Trends Ecol. Evolut.* V. 17. P. 177-183.

- Evans W.G., 1971. The attraction of insects to forest fires / Tall timbers conference on ecological animal control by habitat management, proceedings. Tallahassee, Flo: Tall Timbers research station. P. 115-127.
- Evans W.G., Kuster A.G., 1980. The infrared receptive fields of *Melanophila acuminata* (Coleoptera, Buprestidae) // Can. Entomol. V. 112. P. 211-216.
- Fay P.A., 2003. Insect diversity in two burned and grazed grasslands // Environm. Entomol. V. 32. P. 1099-1104.
- Fay P.A., Samenus R.J., 1993. Gall wasp (Hymenoptera: Cynipidae) mortality in a spring tallgrass prairie fire // Environ. Entomol. V. 22. P. 1333-1337.
- Fensham R.J., Fairfax R.J., 2006. Can burning restrict eucalypt invasion on grassy balds? // Austral Ecol. V. 31. P. 317-325.
- Fenton G.R. 1947. The soil fauna: with special reference to the ecosystem of forest soil // J. Anim. Ecol. V. 16. P. 76-93.
- Fernandes P.M., Rigolot E., 2007. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) // For. Ecol. Manag. 241: 1–13.
- Ferreira R.A., Apezteguia H.P., Sereno R., Jones J.W., 2002. Reduction of soil water spatial sampling density using scaled semivariograms and simulated annealing // Geoderma. V. 110. P.265-289.
- Fisher R.F., Binkley D., 2000. Ecology and management of forest soils. N.Y.: Wiley and Sons. 489 pp.
- Flannigan M.D., Stocks B.J., Wotton B.M., 2000. Climate change and forest fires // Sci. Total Environ. 262: 221–229
- Fortin M.-J., Dale M.R.T., 2005. Spatial analysis. A guide for ecologists. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 365 pp.
- Fortin M.-J., Drapeau P., Legendre P., 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology // Plant Ecol. V. 83. P. 209-222.
- Frampton G.K., Dorne J.L.C.M., 2007. The effects on terrestrial invertebrates of reducing pesticide inputs in arable crop edges: a meta-analysis // J. Appl. Ecol. V. 44. P. 362-373.
- Friend G.R., Williams M.R., 1996. Impact of fire on invertebrate communities in mallee-heath shrublands of southwestern Australia // Pacific Conserv. Biol. V. 2. P. 244-267.
- Frost P.G.H., 1984. The responses and survival of organisms in fire-prone environments / Ecological effects of fire on South African ecosystems. de Booyesen P.V., Tainton N.M. (eds) Ecological Studies, V. 48. Berlin: Springer Verl. P. 273-309.
- Fuhlendorf S.D., Engle D.M., 2004. Application of the fire–grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie // J. Appl. Ecol. V. 41. P. 604-614.
- Gandhi K.J.K., Spence J.R., Langor D.W., Morgantini L.E., 2001. Fire residuals as habitat reserves for epigeic beetles (Coleoptera: Carabidae and Staphylinidae) // Biol. Conserv. V. 102. P. 131-141.
- Gandhi K.J.K., Spence J.R., Langor D.W., Morgantini L.E., Cryer K.J., 2004. Harvest retention patches are insufficient as stand analogues of fire residuals for litter-dwelling beetles in northern coniferous forests // Can. J. For. Res. V. 34. P. 1319-1331.
- García-Oliva F., Sanford R.L., Kelly E., 1999. Effect of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter // Plant Soil. V. 206. P. 29-36.
- Gardner S.M., Usher M.B., 1989. Insect abundance on burned and cut upland *Calluna* heath // The Entomologist. V. 108. P. 147-157.
- Gavin D.G., Hallett D.J., Sheng Hu F., Lertzman K.P., Prichard S.J., Brown K.J., Lynch J.A., Bartlein P., Peterson D.L., 2007. Forest fire and climate change in western North America: insights from sediment charcoal records // Front. Ecol. Environ. V. 5. P. 499-506.

- Gilbert-Norton L., Wilson R., Stevens J.R., Beard K.H., 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness // *Conserv. Biol.* V. 24. P. 660-668.
- Gimeno-Garcia E., Andreu V., Rubio J.L., 2004. Spatial patterns of soil temperatures during experimental fires // *Geoderma*. V. 118. P. 17-38.
- Goldammer J.G., Furyaev V.V. (eds.), 1996. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 528 pp.
- Gongalsky K.B., Belorustseva S.A., Kuznetsova D.M., Matyukhin A.V., Pelgunova L.A., Savin F.A., Shapovalov A.S., 2009. Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates // *Insect Sci.* V. 16. P. 99-105.
- Gongalsky K.B., Gorshkova I.A., Karpov A.I., Pokarzhevskii A.D., 2008a. Do boundaries of soil animal and plant communities coincide? A case study of a Mediterranean forest in Russia // *Eur. J. Soil Biol.* V. 44. P. 355-363.
- Gongalsky K.B., Malmström A., Zaitsev A.S., Shakhob S.V., Bengtsson J., Persson T., 2012. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape // *Appl. Soil Ecol.* V. 59. P. 73-86.
- Gongalsky K.B., Midgaard F., Overgaard H., 2006. Effects of prescribed forest burning on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): a case study in south-eastern Norway // *Entomol. Fenn.* V. 17. P. 325-333.
- Gongalsky K.B., Persson T., 2013. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // *Soil Biol. Biochem.* V. 57. P. 182-191.
- Gongalsky K.B., Persson T., Pokarzhevskii A.D., 2008b. Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test // *Appl. Soil Ecol.* V. 39. P. 84-90.
- Gongalsky K.B., Wikars L.-O., Persson T., 2003. Dynamics of pyrophilous carabids in a burned pine forest in Central Sweden // *Baltic J. Coleopterol.* V. 3. P. 107-111.
- Gongalsky K.B., Wikars L.-O., Persson T., 2008c. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) responses to a forest wildfire in northern Europe // *Russ. Entomol. J.* V. 17. № 3. P. 273-282.
- Gonzalez-Perez J.A., Gonzalez-Vila F.J., Almendros G., Knicker H., 2004. The effect of fire on soil organic matter – a review // *Environm. Internat.* V. 30. P. 855-870.
- Goovaerts P., 1997. Geostatistics for natural resources evaluation. N.Y.: Oxford Univ. Press. 487 pp.
- Goulet H., 1974. Ecology and relationships of *Pterostichus adstrictus* Eschscholtz and *Pterostichus pensylvanicus* Leconte (Coleoptera: Carabidae) // *Quaest. Entomol.* V. 10. P. 3-33.
- Granström A., 2001. Fire management for biodiversity in the European boreal forest // *Scand. J. For. Res. Suppl.* № 3. P. 62-69.
- Grigulis K., Lavorel S., Davies I.D., Dossantos A., Lloret F., Vila M., 2005. Landscape-scale positive feedbacks between fire and expansion of the large tussock grass, *Ampelodesmos mauritanica* in Catalan shrublands // *Global Change Biol.* V. 11. P. 1042-1053.
- Grogan P., Baar J., Bruns T.D., 2000. Below-ground ectomycorrhizal community structure in a recently burned bishop pine forest // *J. Ecol.* V. 88. P. 1051-1062.
- Groven R., Niklasson M., 2005. Anthropogenic impact on past and present fire regimes in a boreal forest landscape of southeastern Norway // *Can. J. For. Res.* V. 35. P. 2719-2726.
- Grund K., Conedera M., Schroeder H., Walther G.-R., 2005. The role of fire in the invasion process of evergreen broad-leaved species // *Basic Appl. Ecol.* V. 6. P. 47-56.
- Guinto D.F., Xu Z.H., House A.P.N., Saffigna P.G., 2001. Soil chemical properties and forest floor nutrients under repeated prescribed-burning in eucalypt forests of south-east Queensland, Australia // *New Zeal. J. For. Sci.* V. 31. P. 170-187.
- Haimi, J., Fritze, H., Moilanen, P., 2000. Responses of soil decomposer animals to wood-ash fertilisation and burning in a coniferous forest stand // *For. Ecol. Manage.* V. 129. P. 53-61.

- Hanski I.*, 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes // *Trends Ecol. Evolut.* V. 9. P. 131-135.
- Hanski I.*, 1998. Metapopulation dynamics // *Nature.* V. 396. P. 41-49.
- Hanski I.*, 2005. The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute. 307 pp.
- Hamula J.L., Wade D.D.*, 2003. Influence of long-term dormant-season burning and fire exclusion on ground-dwelling arthropod populations in longleaf pine flatwoods ecosystems // *For. Ecol. Manag.* 175, 163–184.
- Harden J.W., Manies K.L., Turetsky M.R., Neff J.C.*, 2006. Effects of wildfire and permafrost on soil organic matter and soil climate in interior Alaska // *Global Change Biol.* V. 12. P. 2391-2403.
- Harper K.A., Bergeron Y., Drapeau P., Gauthier S., De Grandpre L.*, 2005. Structural development following fire in black spruce boreal forest // *For. Ecol. Manag.* V. 206. P. 293-306.
- Harvey A.E., Jurgensen M.F., Larsen M.J.*, 1980. Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana // *Can. J. For. Res.* V. 10. P. 300-303.
- Haskins K.E., Gehring C.A.*, 2004. Long-term effects of burning slash on plant communities and arbuscular mycorrhizae in a semiarid woodland // *J. Appl. Ecol.* V. 41. P. 379-388.
- Hauge E., Kvamme T.*, 1983. Spider from forest-fire areas in southeast Norway // *Fauna Norv. Ser. B.* V. 30. P. 39-45.
- Heliölä J., Koivula M., Niemelä J.*, 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) across a boreal forest – clearcut ecotone // *Conserv. Biol.* V. 15. P. 370-377.
- Hellberg E., Niklasson M., Granstrom A.*, 2004. Influence of landscape structure on patterns of forest fires in boreal forest landscapes in Sweden // *Can. J. For. Res.* V. 34. P. 332-338.
- Henig-Sever N., Poliakov D., Broza M.*, 2001. A novel method for estimation of wild fire intensity based on ash pH and soil microarthropod community // *Pedobiologia.* V. 45. P. 98-106.
- Herr D.G., Duchesne L.C., Tellier R., McAlpine R.S., Peterson R.L.*, 1994. Effect of prescribed burning on the ectomycorrhizal infectivity of a forest soil // *Int. J. Wildl. Fire.* V. 4. P. 95-102.
- Hiddink J.G., Kaiser M.J.*, 2005. Implications of Liebig's law of the minimum for the use of ecological indicators based on abundance // *Ecography.* V. 28. P. 264-271.
- Hingley M.R.*, 1971. The ascomycete fungus *Daldinia concentrica* as a habitat for animals // *J. Anim. Ecol.* V. 40. P. 17-32.
- Holderegger R., Thiel-Egenter C.*, 2009. A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography // *J. Biogeogr.* V. 36. P. 476-480.
- Holliday N.J.*, 1984. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) from a burned spruce forest (*Picea* spp.) // *Can. Entomol.* V. 116. P. 919-922.
- Holliday N.J.*, 1991. Species responses of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) during post-fire regeneration on boreal forest // *Can. Entomol.* V. 123. P. 1369-1389.
- Holliday N.J.*, 1992. The carabid fauna (Coleoptera: Carabidae) during postfire regeneration of boreal forest: properties and dynamics of species assemblages // *Can. J. Zool.* V. 70. P. 440-452.
- Hopkin S.P.*, 1997. Biology of the Springtails (Insecta: Collembola). Oxford: Oxford Univ. Press. 330 pp.
- Horion A.*, 1941. Faunistik der deutschen Käfer. Band I: Adephega – Caraboidea. Krefeld. 463 s.
- Huguenin M.T., Leggett C.G., Paterson R.W.* 2006. Economic valuation of soil fauna // *Eur. J. Soil Biol.* V. 42. P. S16-S22.
- Huhta V.*, 1971. Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning // *Ann. Zool. Fenn.* V. 8. P. 483-542.
- Huhta V.*, 1976. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates // *Ann. Zool. Fenn.* V. 13. P. 63-80.

- Huhta V., Karppinen E., Nurminen M., Valpas A., 1967. Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil // Ann. Zool. Fenn. V. 4. P. 87-145.
- Huhta V., Nurminen M., Valpas A., 1969. Further notes on the effect of silvicultural practices upon the fauna of coniferous forest soil // Ann. Zool. Fenn. V. 6. P. 327-334.
- Hurlbert S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments // Ecol. Appl. V. 54. P. 187-211.
- Ikeda H., Callaham M.A Jr., O'Brien J.J., Hornsby B.S., 2012. Management of invasive earthworms, *Amyntas agrestis*, with prescribed fire in forests of the southeastern United States / XVI International Colloquium on Soil Zoology. Book of Abstracts. Coimbra, Portugal. P. 35.
- Ingham E.R., Thies W.G., 1996. Responses of soil foodweb organisms in the first year following clearcutting and application of chloropicrin to control laminated root rot // Appl. Soil Ecol. V. 3. P. 35-47.
- Jacobs J., Bergeron C., Work T., Spence J., 2011. Low intensity surface fire instigates movement by *Calosoma frigidum* (Coleoptera, Carabidae) // ZooKeys. V. 147. P. 641-649.
- Jaloszynski P., Wanat M., Melke A., 2011. Faunistic review of Polish Micropeplinae (Coleoptera: Staphylinidae) // Polskie Pismo Entomol. V. 80. P. 397-409.
- Jentsch A., Beierkuhnlein C., White P.S., 2002. Scale, the dynamic stability of forest ecosystems, and the persistence of biodiversity // Silva Fenn. V. 36. P. 393-400.
- Jones M.D., Durall D.M., Cairney J.W.G., 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging // New Phytol. 157, 399-422.
- Jonsson L., Dahlberg A., Nilsson M.-C, Zackrisson O., Karen O., 1999. Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional Swedish boreal forests, and their composition following wildfire // Mol. Ecol. V. 8. P. 205-215.
- Jurgens G., Saano A., 1999. Diversity of Archaea in boreal forest before, and after clear-cutting and prescribed burning // FEMS Microbiol. Ecol. V. 29. P. 205-213.
- Karpiński J.J., Makólski J., 1954. Biegaczowate (Coleoptera, Carabidae) w biocenozie Białowieskiego Parku Narodowego // Roczniki Nauk Leśnych. V. 5. P. 105-136.
- Karppinen E., 1957. Die Oribatiden-Fauna einiger Schlag- und Brandflächen // Ann. Entomol. Fenn. V. 23. P. 181-203.
- Keeley J.E., 1986. Resilience of Mediterranean shrub communities to fire / B. Dell, A.J.M. Hopkins, B.B. Lamont (eds). Resilience in Mediterranean-type ecosystems. Dordrecht: Dr. W. Junk. P. 95-112.
- Kiss L., Magnin F., 2003. The impact of fire on some Mediterranean land snail communities and patterns of post-fire recolonization // J. Mollus. Stud. V. 69. P. 43-53.
- Kiss L., Magnin F., Torre F., 2004. The role of landscape history and persistent biogeographical patterns in shaping the responses of Mediterranean land snail communities to recent fire disturbances // J. Biogeogr. V. 31. P. 145-157.
- Koivula M., 2002. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) // For. Ecol. Manag. V. 167. P. 103-121.
- Koivula M., Cobb T.T., Déchéne A., Jacobs J.M., Spence J.R., 2006. Responses of two *Sericoda* Kirby, 1837 (Coleoptera: Carabidae) species to forest harvesting, wildfire, and burn severity // Entomol. Fenn. V. 17. P. 315-324.
- Koivula M., Niemelä J., 2003. Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) // Ecography. V. 26. P. 179-187.
- Kolbe W., Dorn K., 1982. Die Auswirkungen eines Waldbrandes auf die Arthropoden-Fauna in Kieferforsten im Raum Brügggen unter besonderer Berücksichtigung der Nematocera (Diptera) // Jahresberichte des Naturwissenschaftliches Vereins im Wuppertal. V. 35. P. 23-31.

- Koponen S., 1995. Postfire succession of soil arthropod groups in a subarctic birch forest // *Acta Zool. Fenn.* V. 196. P. 243-245.
- Korb J.E., Johnson N.C., Covington W.W., 2003. Arbuscular mycorrhizal propagule densities respond rapidly to ponderosa pine restoration treatments // *J. Appl. Ecol.* V. 40. P. 101-110.
- Kotze D.J., Niemelä J., O'Hara R.B., Turin H., 2003. Testing abundance-range size relationships in European carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) // *Ecography.* V. 26. P. 553-566.
- Kovalenko Y.N., 2011. Acanthocnemidae (Coleoptera), a family of beetles new to Russia // *Zoosyst. Ross.* V. 20. P. 71-73.
- Krogerus R., 1946. Iakttagelser över brandinsekter // *Notulae Entomol.* V. 26. P. 103-104.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G., 1995. A checklist of the ground beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia-Moscow: Pensoft Publ. 272 pp.
- Lamotte M., 1975. The structure and function of a tropical savanna ecosystem / *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research.* Golley F.B., Medina E. (eds). Berlin: Springer Verl. P. 179-222.
- Langlands P.R., Brennan K.E.C., Framenau V.W., Main B.Y., 2011. Predicting the post-fire responses of animal assemblages: testing a trait-based approach using spiders // *J. Anim. Ecol.* 80, 558-568
- Lappalainen H., Simola H., 1998. The fire-adapted flatbug *Aradus laeviusculus* Reuter (Heteroptera, Aradidae) rediscovered in Finland (North Karelia, Koli National Park) // *Entomol. Fenn.* V. 9. P. 3-4.
- Larrivée M., Drapeau P., Fahrig L., 2008. Edge effects created by wildfire and clear-cutting on boreal forest ground-dwelling spiders // *For. Ecol. Manag.* V. 255. P. 1434-1445.
- Larrivée M., Fahrig L., Drapeau P., 2005. Effects of recent wildfire and clearcuts on ground-dwelling boreal forest spider assemblages // *Can. J. For. Res.* V. 35. P. 2575-2588.
- Launonen T.M., Ashton D.H., Keane P.J., 1999. The effect of regeneration burns on the growth, nutrient acquisition and mycorrhizae of *Eucalyptus regnans* F. Muell. (mountain ash) seedlings // *Plant Soil.* V. 210. P. 273-283.
- Lavelle P., Decaëns T., Aubert M., Barot S., Blouin M., Bureau F., Margerie P., Mora P., Rossi J.-P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services // *Eur. J. Soil Biol.* V. 42. P. S3-S15.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001. *Soil ecology.* Dordrecht: Kluwer Academic Publ. 654 pp.
- Legendre P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? // *Ecology.* V. 74. P. 1659-1673.
- Lehmitz R., Russell D., Hohberg K., Christian A., Xylander W.E.R., 2012. Active dispersal of oribatid mites into young soils // *Appl. Soil Ecol.* V. 55. P. 10-19.
- Lehmitz R., Russell D., Hohberg K., Christian A., Xylander W.E.R., 2011. Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration // *Pedobiologia.* V. 54. P. 201-207.
- Lehtonen H., Kolström T., 2000. Forest fire history in Viena Karelia, Russia // *Scand. J. For. Res.* V. 15. P. 585-590.
- Leonard B., 1977. The effect of forest fire on the ecology of leaf litter organisms // *Victorian Natur.* V. 94. P. 119-122.
- Liebherr J.K., 1991. Phylogeny and revision of the *Anchomenus* clade: the genera *Tetraleucus*, *Anchomenus*, *Sericoda*, and *Elliptoleucus* (Coleoptera, Carabidae, Platynini) // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* V. 202. P. 1-163.
- Lindberg N., Bengtsson J., 2005. Population responses of oribatid mites and collembolans after drought // *Appl. Soil Ecol.* V. 28. P. 163-174.
- Lindroth C.H., 1961–1969. The ground-beetles of Canada and Alaska // *Opuscula Entomologica (Supplement).* V. 20, 24, 29, 33. P. 1-1192.

- Lindroth C.H.*, 1992. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A zoogeographic study. P. I. Specific knowledge regarding species. Andover: Intercept.
- Lucarotti C.J., Kelsey C.T., Auclair A.N.D.*, 1978. Microfungal variations relative to post-fire changes in soil environment // *Oecologia*. V. 37. P. 1-12.
- Lundberg S.*, 1984. The beetle fauna of burnt forest in Sweden. (In Swedish with English summary) // *Entomol. Tidskr.* V. 105. P. 129-141.
- Lundkvist H.*, 1983. Effects of clear-cutting on the enchytraeids in a Scots pine forest soil in central Sweden // *J. Appl. Ecol.* V. 20. P. 873-885.
- Lussenhop J.*, 1976. Soil arthropod response to prairie burning // *Ecology*. V. 57. P. 88-98.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1967. The theory of island biogeography. NY: Princeton Univ. Press.
- Magurran A.E.*, 1996. Ecological diversity and its measurement. London: Chapman and Hall.
- Mah K., Tackaberry L.E., Egger K.N., Massicotte H.B.*, 2001. The impacts of broadcast burning after clearcutting on the diversity of ectomycorrhizal fungi associated with hybrid spruce seedlings in central British Columbia // *Can. J. For. Res.* V. 31. P. 224-235.
- Malmström A.*, 2008. Temperature tolerance in soil microarthropods: Simulation of forest-fire heating in the laboratory // *Pedobiologia*. V. 51. P. 419-426.
- Malmström A.*, 2010. The importance of measuring fire severity: Evidence from microarthropod studies // *For. Ecol. Manag.* V. 260. P. 62-70.
- Malmström A., Persson T., Ahlström K.*, 2008. Effects of fire intensity on survival and recovery of soil microarthropods after clearcut burning // *Can. J. For. Res.* V. 38. P. 2465-2475.
- Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J.*, 2009. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // *Appl. Soil Ecol.* V. 43. P. 61-74.
- Maravalhas, J., Vasconcelos H.L.*, 2014. Revisiting the pyrodiversity-biodiversity hypothesis: long-term fire regimes and the structure of ant communities in a Neotropical savanna hotspot // *J. Appl. Ecol.* V. 51. P.1661-1668.
- Matalin A.V., Makarov K.V.*, 2011. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // *Zookeys*. V. 100, Special Issue: SI. P. 223-254
- Mather J.G., Christensen O.M.*, 1992. Surface migration of earthworms in grassland // *Pedobiologia*. V. 36. P. 51-57.
- Matlack G.R.*, 2001. Factors determining the distribution of soil nematodes in a commercial forest landscape // *For. Ecol. Manag.* 146, 129-143.
- Mayr E.*, 1965. Summary / The genetics of colonizing species. Baker H.G., Stebbins G.L. (eds). N.Y.: Academic Press. P. 553-562.
- McCann D.P., McGill D.W., Schuler T.M., Ford W.M.*, 2006. Short-term effects of springtime prescribed fires on adult populations of soil-emerging weevils in Central Appalachian hardwood stands / General Technical Report - Southern Research Station, USDA Forest Service (SRS-92). P. 490-495.
- McCullough D.G., Werner R.A., Neumann D.*, 1988. Fire and insects in northern and boreal forest ecosystems of North America // *Ann. Rev. Entomol.* V. 43. P. 107-127.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M.*, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits // *Trends Ecol. Evolut.* 21, 178-185.
- McIntire E.J.B., Fortin M.J.*, 2006. Structure and function of wildfire and mountain pine beetle forest boundaries // *Ecography*. V. 29. P. 309-318.
- McKenzie D., Gedalof Z.E., Peterson D.L., Mote P.*, 2004. Climatic change, wildfire, and conservation // *Conserv. Biol.* V. 18. P. 890-902.
- McSorley R.*, 1993. Short-term effects of fire on the nematode community in a pine forest // *Pedobiologia*. V. 37. P. 39-48.

- Meiners S.J., Cadenasso M.L., Pickett S.T.A.*, 2007. Succession on the Piedmont of New Jersey and its implications for ecological restoration / Old fields: dynamics and restoration of abandoned farmland. Cramer V.A., Hobbs R.J. (eds). Washington: Island Press. 145–161.
- Metz L.J., Dindal D.L.*, 1980. Effects of fire on soil fauna in North America / Soil biology as related to land use practices. Dindal D.L. (ed). Washington: EPA. P. 450-459.
- Metz L.J., Farrier M.H.*, 1973. Prescribed burning and populations of soil mesofauna // *Environ. Entomol.* V. 2. P. 433-440.
- Moretti M., Conedera M., Duelli P., Edwards P.J.*, 2002. The effects of wildfire on ground-active spiders in deciduous forests on the Swiss southern slope of the Alps // *J. Appl. Ecol.* V. 39. P. 321-336.
- Moretti M., Duelli P., Obrist M.*, 2006. Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests // *Oecologia.* V. 149. P. 312-327.
- Moretti M., Obrist M.K., Duelli P.*, 2004. Arthropod biodiversity after forest fires: winners and losers in the winter fire regime of the southern Alps // *Ecography.* V. 27. P. 173-186.
- Morris M.G.*, 1975. Preliminary observations on the effects of burning on the Hemiptera (Heteroptera and Auchenorrhyncha) // *J. Appl. Ecol.* V. 18. P. 107-123.
- Muona J., Rutanen I.*, 1994. The short-term impact of fire on the beetle fauna in boreal coniferous forest // *Ann. Zool. Fenn.* V. 31. P. 109-121.
- Neal J.L. Jr., Wright E., Bollen W.B.*, 1965. Burning Douglas-fir slash. Physical, chemical, and microbial effects in soil. Oregon State Univ. For. Res. Lab Res. Paper 1. 32 pp.
- Neumann F.G., Tolhurst K.*, 1991. Effects of fuel reduction burning in epigeal arthropods and earthworms in dry sclerophyll eucalypt forest of west-central Victoria // *Aust. J. Ecol.* V. 16. P. 315-330.
- Niemelä J., Haila Y., Halme E., Pajunen T., Punttila P.*, 1989. The annual activity cycle of carabid beetles in southern Finnish taiga // *Ann. Zool. Fenn.* V. 26. P. 35-41.
- Niklasson M., Granström A.*, 2000. Numbers and sizes of fires: long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape // *Ecology.* V. 81. P. 1484-1499.
- Nuutinen V., Butt K.R.*, 2005. Homing ability widens the sphere of influence of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. // *Soil Biol. Biochem.* V. 37. P. 805-807.
- O'Connor F.B.*, 1962. The extraction of Enchytraeidae from soil / *Progress in soil zoology.* Murphy P.W. (ed). London: Butterworths. P. 279-285.
- Oakley B.B., North M.P., Franklin J.F.*, 2003. The effects of fire on soil nitrogen associated with patches of the actinorhizal shrub *Ceanothus cordulatus* // *Plant Soil.* V. 254. P. 35-46.
- Öberg S., Ekbohm B., Bommarco R.*, 2007. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems // *Agric. Ecosyst. Environm.* V. 122. P. 211-219.
- Ojala R., Huhta V.*, 2001. Dispersal of microarthropods in forest soil // *Pedobiologia.* V. 45. P. 443-450.
- Owen-Smith N.*, 2008. The refuge concept extends to plants as well: storage, buffers and regrowth in variable environments // *Oikos.* V. 117. P. 481-483.
- Palm T.*, 1951. Die Holz- und Rindenkäfer der Nordschwedischen Laubbäume. Meddelanden, Statens Skogsforskningsinstitut 40 (2), Stockholm.
- Panzer R.*, 2003. Importance of in situ survival, recolonization, and habitat gaps in the postfire recovery of fire-sensitive prairie insect species // *Natural Areas J.* V. 23. P. 14-21.
- Parke J.L., Linderman R.G., Trappe J.M.*, 1984. Inoculum potential of ectomycorrhizal fungi in forest soils of southwest Oregon and northern California // *For. Sci.* V. 30. P. 300-304.
- Paulian R.*, 1988. Biologie des Coleopteres. Paris: Editions Lechevalier.
- Pausas J.G., Llovet J., Rodrigo A., Vallejo R.*, 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? A review // *Int. J. Wildland Fire.* V. 17. P. 713-723.

- Pearce J.L., Venier L.A., Eccles G., Pedlar J., McKenney D., 2005. Habitat islands, forest edge and spring-active invertebrate assemblages // *Biodiv. Conserv.* V. 14. P. 2949-2969.
- Perliński S., 2001. Możliwość wykorzystania spreżykowatych (Coleoptera, Elateridae) jako bioindykatorów przekształceń w ekosystemach // *Sylwan.* V. 145. P. 45-50.
- Perry D.A., 1998. The scientific basis of forestry // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29. P. 435-466.
- Perry J.N., 1998. Measures of spatial pattern for counts // *Ecology.* V. 79. P. 1008-1017.
- Persson T., Bååth E., Clarholm M., Lundkvist H., Söderström B.E., Sohlenius B., 1980. Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism of soil organisms in a Scots pine forest // *Ecol. Bull.* V. 32. P. 419-459.
- Phillips D.H., Foss J.E., Buckner E.R., Evans R.M., FitzPatrick E.A., 2000. Response of surface horizons in an oak forest to prescribed burning // *Soil Sci. Soc. Amer. J.* V. 64. P. 754-760.
- Phillips I.D., Cobb T.P., 2005. Effects of habitat structure and lid transparency on pitfall catches // *Environm. Entomol.* V. 34. P. 875-882.
- Pietikäinen J., Fritze H., 1995. Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification // *Soil Biol. Biochem.* V. 27. P. 101-109.
- Pilz D.P., Perry D.A., 1984. Impact of clearcutting and slash burning on ectomycorrhizal associations of Douglas-fir seedlings // *Can. J. For. Res.* V. 14. P. 94-100.
- Pugh P.J.A., Convey P., 2008. Surviving out in the cold: Antarctic endemic invertebrates and their refugia // *J. Biogeogr.* V. 35. P. 2176-2186.
- Rainio J., Niemelä J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // *Biodiv. Conserv.* V. 12. P. 487-506.
- Ramanathan V., Carmichael G., 2008. Global and regional climate changes due to black carbon // *Nature GeoSci.* V. 1. P. 221-227.
- Rantalainen M.L., Fritze H., Haimi J., Pennanen T., Setälä H., 2005. Colonisation of newly established habitats by soil decomposer organisms: the effect of habitat corridors in relation to colonisation distance and habitat size // *Appl. Soil Ecol.* V. 28. P. 67-77.
- Rantalainen M.-L., Haimi J., Fritze H., Pennanen T., Setälä H., 2008. Soil decomposer community as a model system in studying the effects of habitat fragmentation and habitat corridors // *Soil Biol. Biochem.* V. 40. P. 853-863.
- Rees D.C., Juday G.P., 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in central Alaska // *For. Ecol. Manag.* V. 155. P. 291-302.
- Renkin R.A., Despain D.G., 1992. Fuel moisture, forest type, and lightning-caused fire in Yellowstone national Park // *Can. J. For. Res.* 22: 37-45.
- Resco V., Ferrio J.P., Carreira J.A., Calvo L., Casals P., Ferrero-Serrano A., Marcos E., Moreno J.M., Ramirez D.A., Sebastie M.T., Valladares F., Williams D.G., 2011. The stable isotope ecology of terrestrial plant succession // *Plant Ecol. Divers.* Vol. 4. P. 117-130.
- Richardson R.J., Holliday N.J., 1982. Occurrence of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in a boreal forest damaged by fire // *Can. Entomol.* V. 114. P. 509-514.
- Rodrigo A., Retana J., 2006. Post-fire recovery of ant communities in Submediterranean *Pinus nigra* forests // *Ecography.* V. 29. P. 231-239.
- Römbke J., Sousa J.-P., Schouten T., Riepert F. 2006. Monitoring of soil organisms: a set of standardized field methods proposed by ISO // *Eur. J. Soil Biol.* V. 42. P. S61-S64.
- Rull V., 2009. Microrefugia // *J. Biogeogr.* V. 36. P. 481-484.
- Rull V., Schubert C., Aravena R., 1988. Palynological studies in the Venezuelan Guayana Shield: preliminary results // *Curr. Res. Pleistocene.* V. 5. P. 54-56.
- Ryoma R., Laaka-Lindberg, S., 2005. Bryophyte recolonization on burnt soil and logs // *Scand. J. For. Res.* Vol. 20. P. 5-16.

- Saint-Germain M., Drapeau P., Buddle C.M.*, 2008. Persistence of pyrophilous insects in fire-driven boreal forests: population dynamics in burned and unburned habitats // *Diversity and Distributions*. Vol. 14. P. 713-720.
- Saint-Germain M., Drapeau P., Hebert C.*, 2004. Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America // *Biol. Conserv.* V. 118. P. 583-592.
- Saint-Germain M., Larrivée M., Drapeau P., Fahrig L., Buddle C.M.*, 2005. Short-term response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to fire and logging in a spruce-dominated boreal landscape // *For. Ecol. Manag.* V. 112. P. 118-126.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hasting S.A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I., Rice W.R.*, 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions // *Trends Ecol. Evolut.* V. 22. P. 465-471.
- Schaefer M.*, 1980. Sukzession von Arthropoden in verbrannten Kiefernforsten. II. Spinnen (Araneida) und Weberknechte (Opiliona) // *Forstwiss. Centralbl.* 99, 341-356.
- Schimmel J., Granström A.*, 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // *Ecology*. V. 77. P. 1436-1450.
- Schmitz H., Bleckmann H.*, 1998. The photomechanic infrared receptor for the detection of forest fires in the beetle *Melanophila acuminata* (Coleoptera: Buprestidae) // *J. Compar. Physiol. Part A*. V. 182. P. 647-657.
- Schneider K., Scheu S., Maraun M.*, 2007. Microarthropod density and diversity respond little to spatial isolation // *Basic Appl. Ecol.* V. 8. P. 26-35.
- Schoenberger M.M., Perry D.A.*, 1982. The effect of soil disturbance on growth and ectomycorrhizae of Douglas-fir and western hemlock seedlings: a greenhouse bioassay // *Can. J. For. Res.* 12: 343-353.
- Schutz S.B.W., Hummel H.E., Apel K.H., Schmitz H., Bleckmann H.*, 1999. Insect antenna as a smoke detector // *Nature*. V. 398. P. 298-299.
- Sgardelis S., Margaris N.S.*, 1993. Effects of fire on soil microarthropods of a phryganic ecosystem // *Pedobiologia*. V. 37. P. 83-94
- Sgardelis S., Pantis J., Argyropoulou M., Stamou G.*, 1995. Effects of fire on soil macroinvertebrates in a Mediterranean phryganic ecosystem // *Int. J. Wildland Fire*. V. 5. P. 113-121.
- Siira-Pietikäinen A., Pietikäinen J., Fritze H., Haimi J.*, 2001. Short-term responses of soil decomposer communities to forest management: clear felling versus alternative forest harvesting methods // *Can. J. For. Res.* V. 31. P. 88-99.
- Simberloff D.*, 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity // *For. Ecol. Manag.* V. 115. P. 101-111.
- Smith J.E., McKay D., Brenner G., McIver J., Spatafora J.W.*, 2005. Early impacts of forest restoration treatments on the ectomycorrhizal fungal community and fine root biomass in a mixed conifer forest // *J. Appl. Ecol.* V. 42. P. 526-535.
- Sohlenius B.*, 1982. Short-term influence of clear-cutting on abundance of soil microfauna (Nematoda, Rotatoria and Tardigrada) in a Swedish pine forest soil // *J. Appl. Ecol.* V. 19. P. 349-359.
- Spence J.R., Niemelä J.K.*, 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: The madness and the method // *Can. Entomol.* V. 126. P. 881-894.
- Spires S., Bendell J.F.*, 1983. Early postfire effects on some invertebrates, small mammals and birds in north-central Ontario / *Resources and dynamics of the boreal forest*. Wein R.W., Riewe R.R., Methren I.R. (eds). Assoc. Can. Univ. Northern Studies. P. 308-318.
- Springett J.A.*, 1976. The effect of prescribed burning on the soil fauna and on litter decomposition in Western Australian forests // *Austral. J. Ecol.* V. 1. P. 77-82.

- Stendell E.R., Horton T.R., Brans T.D.*, 1999. Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest // *Mycol. Res.* V. 103. P. 1353-1359.
- Suda I., Voolma K., Ounap H.*, 2009. Short-term monitoring of fire-adapted Coleoptera in burnt pine forest of northern Estonia // *Acta Biol. Univ. Daugavpils.* V. 9. P. 43-48.
- Swengel A.B.*, 2001. A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat // *Biodiv. Conserv.* V. 10. P. 1141-1169.
- Szujecki A.*, 1980. *Ekologia owadów leśnych.* Warszawa. 603 pp.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P.*, 1998. CANOCO 4.0 – Reference manual and user's guide to CANOCO for Windows. Software for Canonical Community Ordination. Wageningen: Centre of Biometry.
- Thiele H.-U.*, 1977. *Carabid beetles in their environments.* New-York: Springer Verlag.
- Thies C., Tscharnke T.*, 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems // *Science.* V. 285. P. 893-895.
- Tinker D.B., Knight D.H.*, 2000. Coarse woody debris following fire and logging in Wyoming lodgepole pine forests // *Ecosystems.* V. 3. P. 472-483.
- Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth A.R., Vsevolodova-Perel T.S.*, 2006. Invasion patterns of Lumbricidae into the previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America // *Biol. Invas.* V. 8. P. 1223-1234.
- Toivanen T., Heikkilä T., Koivula M.J.*, 2014. Emulating natural disturbances in boreal Norway spruce forests: Effects on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // *For. Ecol. Manag.* V. 314. P. 64-74.
- Torres P., Honrubia M.*, 1997. Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest // *For. Ecol. Manag.* V. 96. P. 189-196.
- Treseder K.K., Mack M.C., Cross A.*, 2004. Relationships among fires, fungi, and soil dynamics in Alaskan boreal forests // *Ecol. Appl.* V. 14. P. 1826-1838.
- van der Drift J.*, 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor // *Tijdschrift voor Entomologie.* V. 94. P. 1-168.
- van der Werf G.R., Randerson J.T., Collatz G.J., Giglio L.*, 2003. Carbon emissions from fires in tropical and subtropical ecosystems // *Global Change Biol.* V. 9. P. 547-562.
- van Straalen N.M.*, 1998. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities // *Appl. Soil Ecol.* V. 9. P. 429-437.
- van Straalen N.M., Rijninks P.C.*, 1982. The efficiency of Tullgren apparatus with respect to interpreting seasonal changes in age structure of soil arthropod populations // *Pedobiologia.* V. 24. P. 197-209.
- Vilarifio A., Arines J.*, 1992. The influence of aqueous extracts of burnt or heated soil on the activity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi propagules // *Mycorrhiza.* V. 1. P. 79-82.
- Visser S.*, 1995. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire // *New Phytol.* V. 129. P. 389-401.
- Wagner H.*, 1949. Interessante Funde aus der Mark Branderburg // *Koleopt. Z.* V. 1. P. 86-87.
- Walker J., Thompson C.H., Fergus I.F., Tunstall B.R.*, 1981. Plant succession and soil development in coastal sand dunes of subtropical eastern Australia / *Forest succession: concepts and application.* West D.C., Shugart H.H., Botkin D.B. (eds). N.Y.: Springer. P. 107-131.
- Walker L.R., del Moral R.*, 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Walker L.R., Wardle D.A., Bardgett R.D., Clarkson B.D.*, 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development // *J. Ecol.* V. 98. P. 725-736.

- Wallenius T.H., Kuuluvainen T., Vanha-Majamaa I., 2004. Fire history in relation to site type and vegetation in Vienansalo wilderness in eastern Fennoscandia, Russia // *Can. J. For. Res.* V. 34. P. 1400-1409.
- Wallin H., Ekblom B.S., 1988. Movements of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields – a field tracing study // *Oecologia*. V. 77. P. 39-43.
- Wanner M., Xylander W.E.R., 2003. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (Testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany // *Ecol. Engineer.* V. 20. P. 113-119.
- Wardle D.A., Hornberg G., Zackrisson O., Brundin M.K., Coomes D.A., 2003. Long-term effects of wildfire on ecosystem properties across an island area gradient // *Science*. V. 300. P. 972-975.
- Wardle D.A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., 2008. Fire-derived charcoal causes loss of forest humus // *Science*. V. 320. P. 629-629.
- Wardle D.A., Zackrisson O., Nilsson M.-C., 1998. The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences // *Oecologia*. V. 115. P. 419-426.
- Watling J.I., Donnelly M.A., 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness // *Conserv. Biol.* V. 20. P. 1016-1025.
- Weber G., Prescher S., Ulefors S.-O., Viklund B., 2007. Fifty-eight species of scuttle flies (Diptera, Phoridae: *Megaselia* spp.) new to Sweden from the Tyresta National Park and Nature Reserve // *Studia Dipterol.* V. 13. P. 231-240.
- Wellings P.W., 1994. How variable are rates of colonisation? // *Eur. J. Entomol.* V. 91. P. 121-125.
- Whelan R.J., 1995. The ecology of fire. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 346 pp.
- Whitlock C., 2004. Forests, fires and climate // *Nature*. V. 432. P. 28-29.
- Wicklow D.T., Whittingham W.F., 1978. Comparison of soil microfungus populations in disturbed and undisturbed forests in northern Wisconsin // *Can. J. Bot.* V. 56. P. 1702-1709.
- Wiedemann H.T., Slosser J.E., Ansley R.J., 2005. *Tabanus abactor* Philip responses to chaining and burning redberry juniper stands // *Southwestern Entomol.* P. 30. P. 203-214.
- Wikars L.-O., 1995. Clear-cutting before burning prevents establishment of fire-adapted *Agonum quadripunctatum* (Coleoptera, Carabidae) // *Ann. Zool. Fenn.* V. 32. P. 375-384.
- Wikars L.-O., 1997. Effects of forest fire and the ecology of fire adapted insects. Ph.D. thesis. Uppsala Univ. 35 pp.
- Wikars L.-O., 2002. Dependence on fire in wood-living insects: An experiment with burned and unburned spruce and birch logs // *J. Insect Conserv.* V. 6. P. 1-12.
- Wikars L.-O., Ahlund H., Viklund B., 2004. *Atomaria strandi* Johnson, en brandgynnad fuktbagge ny för Sverige // *Entomologisk Tidskrift*. V. 125. P. 57-59.
- Wikars L.-O., Schimmel J., 2001. Immediate effects of fire severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests // *For. Ecol. Manag.* V. 141. P. 189-200.
- Winter K., Schauermann J., Schaeffer M., 1980. Sukzession von Arthropoden in verbrannten Kieferforsten. I. Methoden und allgemeiner Überblick // *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. V. 99. P. 324-340.
- Wood G.W., 1970. Survival of blueberry casebeetle adults in burned blueberry fields // *J. Econ. Entomol.* V. 63. P. 1364-1367.
- Wool D., Inbar M., 1998. Colonization of ecological islands: Galling aphid populations (Sternorrhyncha: Aphidoidea: Pemphigidae) on recovering *Pistacia* trees after destruction by fire // *Eur. J. Entomol.* V. 95. P. 41-53.
- Yeates G.W., Lee W.G., 1997. Burning in a New Zealand snow-tussock grassland: effects on vegetation and soil fauna // *New Zealand Journal of Ecology*. V. 21. P. 73-79.
- Zackrisson O., 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest // *Oikos*. V. 29. P. 22-32.

- Zackrisson O., Nilsson M.-C., Wardle D.A.*, 1996. Key ecological function of charcoal from wildfire in the boreal forest // *Oikos*. V. 77. P. 10-19.
- Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Persson T., Bengtsson J.*, 2014a. Connectivity of litter islands remaining after a fire and unburnt forest determines the recovery of soil fauna // *Appl. Soil Ecol.* V. 83. P. 101-108.
- Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Nakamori T., Kaneko N.* 2014b. Ionizing radiation effects on soil biota: Application of lessons learned from Chernobyl accident for radioecological monitoring // *Pedobiologia*. V. 57. P. 5-14.
- Zaitsev A.S., Wolters V., Waldhard R., Dauber J.*, 2006. Long-term succession of oribatid mites after conversion of croplands to grasslands // *Appl. Soil Ecol.* V. 34. P. 230-239.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Численность мезофауны (экз./м², n=2) на гари в Национальном парке Тюреста в Швеции в 2001–2009 гг.

	2001			2002			2003			2005			2006			2007		
	F	E	C	F	E	C	F	E	C	F	E	C	F	E	C	F	E	C
Lumbricidae	10						10	10	10							10		
Araneae	310	20	70	580	80	60	600	80	100	410	220	60	550	230	190	530	298	270
Pseudoscorpiones	10			10			30	20		20			20			10		
Julidae	520	110	110	540	130	70	1180	540	80	1270	850	20	1280	220	30	2400	825	330
Polyxenidae																	10	
Diptopoda, всего	520	110	110	540	130	70	1180	540	80	1270	850	20	1280	220	30	2400	835	330
Lithobiidae	50	30		10			40	50	20	40	10		40	70	30	60	75	50
Geophilidae								10	10	10	70	90	210	150	150	60	145	50
Chilopoda, всего	50	30	0	10	0	20	40	60	30	50	80	90	250	220	180	120	220	100
Thysanoptera	310	90	60	1160	510	150	410	820	780	280	130	150	750	170	1480	830	1220	3060
Hemiptera	30			30	20	10	90			70	20	40	50	40	30	10	65	60
Aphidinea	180			110	30		60	20	210	120	20	100	90	210	310	1100	33	30
Coccinea	550	10	40	80			90	470	10	20			200			120		
Cicadellidae				80		1180				50	480	90		1130	130	160	63	560
Homoptera, всего	730	10	40	270	30	1180	150	490	1040	190	500	190	290	1340	440	1380	95	590
Asilidae L	20	10					10	40	10	70	70	20	100	20		40		10
Bolitophilidae L																50		
Cecidomyiidae L	1100	220	160	340	370	120	600	610	250	1180	160	220	820	130	60	710	248	390
Ceratopogonidae L	10	150		10			10						10	10		30	13	10
Chironomidae L	610	130	120	10	10	50	110	20	220	10	70	20	10	50	30	0	288	70
Dolichopodidae L	10			10	230			70	10									
Empididae L	130	20	20							40	50					40		
Limoniidae L		50	150															
Muscidae L	10			40	10	10	40	170	190	20	20	20		10	10	20	25	30
Psychodidae L	70																	
Rhagionidae L	20	10	10							50	10	10	20			10		
Sciaridae L	10			10	140			80	30				10	10	10	20	20	
Tipulidae L					30	10		10	40									
Diptera, L, всего	1900	590	470	400	570	450	770	1000	760	1370	390	360	1030	270	110	920	593	510

ПРИЛОЖЕНИЕ I (продолжение)

	2001			2002			2003			2005			2006			2007		
	F	E	C	F	E	C	F	E	C	F	E	C	F	E	C	F	E	C
Carabidae I	10	10	10	20		20			20	50	110	90	20	40	150			
Chrysomelidae I							10											
Ciidae I			20							40	30	10						
Clambidae I			10												20			
Coccinellidae I											10							
Curculionidae I				10												10		
Elateridae I				10		10			10			10					25	
Pselaphidae I				20		10											10	
Ptinidae I	10																	
Scarabaeidae I																10		
Scolytidae I				20								10						
Staphylinidae I	60	10		40		20	20	30	30	110	40	20	10	20	10	60	13	10
Coleoptera sp. I	10			20											30			
Coleoptera I,	90	20	40	140	0	40	30	110	110	200	210	180	50	60	210	100	68	40
всего	330	170	150	390	130	60	900	60	180	1010	90	180	470	180	200	1070	388	930
Cantharidae L													10		10			
Byrrhidae L																		
Carabidae L	20		10	20	20		80	30	10	60		10	40	30	50	50	13	20
Curculionidae L														10		20	10	
Elateridae L	430	50	30	110	60	40	300	20		260	60	30	730	190	100	660	260	430
Staphylinidae L	110	40	60				60		10		10	20			20	20		20
Lagriidae L																		
Malachiidae L										40	10	10	10			10		10
Coleoptera sp. L																		

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (окончание)

Coleoptera L, всего	890	260	250	520	210	100	1340	110	50	1370	170	250	1260	410	390	1840	670	1400
Coleoptera I+L, всего	980	280	290	660	210	140	1370	220	160	1570	380	430	1310	470	600	1940	738	1440
Noctuidae L							20	10		40	20	40	20	10	10	10	55	
Geometridae L															10			
Lepidoptera, L, всего	0	0	0	0	0	0	20	10	0	40	20	40	20	20	10	10	55	0
Rhaphidioptera, L																		
Mutillidae L		10																
Argonidae								10				20						
Общая численность	4940	1140	1040	3660	1550	2080	4660	3250	2950	5270	2600	1390	5550	3000	3070	8160	4108	6410

Пожар произошел в 2001 г. F – лес, E – край гари, C – центр гари, I – имаго, L – личинки насекомых.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Численность мезофауны (экз./м², n=2) на гари в Карелии
в 2004–2007 гг.

	2004			2005			2006			2007		
	F	E	C	F	E	C	F	E	C	F	E	C
Lumbricidae	13	13	13	80		13	80	13	13	80	40	27
Araneae	16	186	93	146	67	13	346	186	21	42	186	226
Opiliones	13											
Julidae	67			27	13		120	13		21	13	
Diplopoda, всего	67	0	0	27	13	0	120	13	0	21	13	0
Lithobiidae	40	53	13	67	27	27	53	13	13	53	27	40
Chilopoda, всего	40	53	13	67	27	27	53	13	13	53	27	40
Psocoptera				13								
Thysanoptera	71	705	293	918	372	37	678	239	31	34	93	106
Hemiptera	67	13		27	13		40	27	13	27		67
Aphidinea							13	27		40		67
Coccinea	23	13	13	226		27	173		27	13	53	
Cicadellidae	13	13		13				13	27		13	
Homoptera, всего	25	27	13	239	0	27	186	40	53	17	67	67
Asilidae L	27		27	53			40	27	13	13	13	40
Bibionidae L	27											
Cecidomyiidae L	13	13		80	40	53	67	120	40	40	133	53
Ceratopogonidae L	13				27					13		
Chironomidae L								13	27		13	
Empididae L							27	13		40		
Muscidae L										13	27	
Psychodidae L			13									
Rhagionidae L	67	27	93	13	13	27	27	27	27			13
Stratiomyiidae L		13	13									
Tabanidae L		120										
Diptera, L, всего	14	173	146	146	80	80	160	200	10	12	186	106
Pselaphidae I	13	27		27	0	40		27	13	13		
Scarabaeidae I								13				
Scolytidae I		13								13		
Staphylinidae I	80	80	27	13		40	67	27	27		27	13
Coleoptera I, всего	93	120	27	40	0	80	80	67	53	40	40	13
Cantharidae L	37	146	173	200	146	20	479	239	21	45	253	266
Carabidae L	53			53	13	13	13	27	13	13	40	13
Chrysomelidae L	13									13		
Curculionidae L				67		13						
Elatерidae L	27	13	40	27	13	40	67	27	40	67	27	27
Staphylinidae L		13	13		27					13	40	40
Scarabaeidae L						13						
Coleoptera L, всего	46	173	226	346	200	27	559	293	266	559	359	346
Coleoptera I+L, всего	559	293	253	386	200	359	638	359	319	599	399	359
Pyralidae L												13
Lepidoptera, L, всего	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13
Arionidae	13	40					13					13
Общая численность	2048	1503	825	2048	771	1011	2314	1091	1064	2035	1011	1024

Пожар произошел в 2001 г. F – лес, E – край гари, C – центр гари. I – имаго, L – личинки насекомых.

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Численность мезофауны (экз./м², n=2) на горелой и нетерелой вырубке в районе Бьюрокер в Швеции в 1999-2009 гг. .

	1999			2000			2001			2002			2003		
	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F
Lumbricidae		25	8	25	25	8	17	8	42	25	17	42	17	8	
Araneae	8	133	442	25	100	300	75	375	417	42	242	450	92	317	383
Pseudoscorpiones			17					42		8	17			17	17
Julidae					8			58		8	58			8	17
Polydesmidae					8					17				50	17
Lithobiidae				8										17	
Blattellidae				8											
Gryllidae L										8					
Thysanoptera			8	8	8	8	25	50		50	75		17	208	258
Psocoptera	8			8				8							
Cicadellidae								1192				1158		208	75
Orthoptera		83	325	33	1225			225	575		58	683		42	950
Aphidinea						17	8	167					17		
Номoptera, всего	0	83	325	0	41	1225	233	742	1158	66	683	225	117	950	
Hemiptera			33			25	25	25		8	33			75	33
Asilidae L				8			8	8		8			25		
Cecydomyidae L	33	58	142	58	175	800	75	225	1808	183	125	333	150	317	875
Ceratopogonidae L			17	25	50		42	150			17			17	8
Chironomidae L	50	150	150	17	575	167	33	658	58		183	8		150	417
Dolichopodidae L											8		17		
Empididae L	25	42	133	33	92	167	67	150	108			17	8	8	17
Muscidae L	8		8	8	33	42		17		25	33	58	42	92	167
Rhagionidae L	8	8		25	8		8					17		25	25

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 (продолжение)

	1999			2000			2001			2002			2003		
	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F
Tipulidae L				8									8		
Diptera L sp.				8											
Diptera, всего	149	258	450	148	925	1259	183	1125	2157	216	357	583	258	609	1517
Cantharidae L	50	67	208,3	0	100	292	8	25	642	17	50	983	67	83	433
Carabidae L		8	8		8	17		17	25	42	8	17	17	8	33
Cerambycidae L															8
Curculionidae L				8											
Elatерidae L	25	17	92	42	167	67	67	42	50	17	108	83	67	208	
Lagridae L														25	
Scarabaeidae L										50			58		
Staphylinidae L		8		8	92	42	8	17	42		17	17		67	25
Coleoptera L sp.					8	17				8					25
Coleoptera L, всего	75	100	308,3	58	375	435	83	101	759	134	183	1108	209	391	524
Anthicidae I										75			50		8
Byrrhidae I														8	
Carabidae I						8					8				
Ciidae I	42		8												
Clambidae I												8			
Coccinellidae I														8	8
Cryptophagidae I															8
Curculionidae I		17	33	8	25	67		8	17				8		50
Dermestidae I															
Elatерidae I					8	8									
Leiodidae I					8	8									
Nitidulidae I															17
Pselaphidae I								8	8						8

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 (продолжение)

	1999			2000			2001			2002			2003		
	В	С	Ф	В	С	Ф	В	С	Ф	В	С	Ф	В	С	Ф
Colcoptera I sp.						17			8						
Colcoptera I, всего	42	33	157	25	66	166	0	107	92	75	108	74	99	382	109
Trichoptera L															8
Noctuidae L			17			42		17	25		8	25		8	25
Agonidae			17			8									
Mollusca sp			8			8									
Общая численность	283	633	1792	275	1550	3500	1617	1983	4375	1700	1117	3092	1000	2217	3975
Среднее число групп	8,0	11,0	17,0	10,0	16,5	22,5	10,0	16,5	18,5	11,0	14,5	18,0	16,5	20,5	20,5

В - горелая вырубка, С - негорелая вырубка, Ф - ненарушенный лес. I – имаго, L – личинки насекомых

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 (продолжение)

	2004			2005			2006			2008			2009		
	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F
Lumbricidae															
Araneae	92	317	383				59	225	442	117	192	308	150	267	642
Pseudoscorpiones															
Julidae							8	42	25	8	75	50		25	17
Polydesmidae							8	25	25	8	17	17		8	
Lithobiidae								8	8		8			17	
Blattellidae									8			8			
Thysanoptera	17	208	258				25	83	275	142	200	908	17	59	350
Aphidinea	17			475			33		408	250	8		442		8
Cicadellidae	208	75					25	108	17	83	42			42	
Ortheziidae		42	950					92	1233		1242	1558	17	300	2783
Homoptera, всего	225	117	950	475	167	2324	58	200	1250	333	1292	1558	459	342	2791
Lygaeidae										17					
Tingidae				67	59	0	50	92	25	17	92	25	8		75
Hemiptera, sp.		75	33	808	2867	4967							17	125	8
Hemiptera, всего	0	75	33	67	59	0	858	2959	4992	34	92	25	25	125	83
Anthomyiidae L				8		33									
Asilidae L	25			8	8		17	25	33	17	25	33	17	17	67
Bibionidae L							17							267	
Bolitophilidae L													8		
Cecydomyiidae L	150	317	867	83	650	1950	75	975	842	92	367	967	67	783	5075
Ceratopogonidae L	0	17	8	33	117	192		67	167	25	325	92	150	1108	100
Chironomidae L	0	150	417		100	158	17	83	150		75	200		67	642
Dolichopodidae L	17			8	8		8	17							

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 (продолжение)

	2004			2005			2006			2008			2009		
	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F
Rhagionidae L															
Sciariidae L	8		8	8	358	92	8	42	75	59	200	83		400	25
Tipulidae L	8														
Diptera L, всего	258	584	1484	581	1234	2474	201	1284	1367	285	1159	1450	376	2966	6143
Byrrhidae, L							8			8					
Cantharidae L	67	83	408	67	642	1142	150	358	1058	108	308	792	392	567	1142
Carabidae L	17	8	33	17	33	42	8	25	17	8	42	42	33	133	83
Cerambycidae L			8												
Chrisomelidae									42						8
Curculionidae L						25			8		17	50			25
Elatridae L	67	209	109	83	342	100	108	267	200	150	250	192	525	283	325
Lagritidae L		25			59			17							
Melyridae L							25	8		42	25		42	92	
Scarabaeidae L	59														
Staphylinidae L		67	25		600	125	8	158	17	42	375	83	17	200	75
Trogossitidae L															8
Coleoptera L sp.		25		25	17	25									8
Coleoptera L, всего	210	392	608	192	1693	1459	307	833	1342	358	1017	1159	1009	1283	1666
Anthicidae I	17														
Byrrhidae I	8			8						8					
Carabidae I				17	8					25			8		
Chrisomelidae I							8								8
Clambidae I								8							
Coccinellidae I	8	8			8										
Cryptophagidae I		8													
Curculionidae I	8		42			67			42		17	75		8	83

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 (окончание)

	2004			2005			2006			2008			2009		
	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F	B	C	F
Pselaphidae I	33	8	8						8						8
Scolytidae I		8													
Staphylinidae I	25	350	42	67	133	117	17	17	100	59	83	42	33	33	59
Coleoptera I sp.							8	8	8	8	8	8			
Coleoptera I, всего	158	390	126	142	149	184	42	49	150	108	124	142	66	49	150
Tenthredinidae									8						17
Chrysopidae, L															
Trichoptera L			8												
Geometridae L												8			
Noctuidae L				59	25	25	50	17	8	17	8	8			33
Pyralidae L		25	25												
Lepidoptera L, всего	0	25	25	59	0	25	50	17	0	17	16	8	0	0	33
Arionidae					8	8			8						
Mollusca sp						8			25						
Общая численность	958	2109	3875	1542	3800	7200	1617	5733	9933	1425	4208	5667	2117	5192	11958
Среднее число групп	16,0	16,5	18,0	17,0	24,5	20,5	18,5	25,0	24,5	20,0	24,5	20,5	17,0	24,0	24,0

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Введение	7
Предмет изучения – почвенная мезофауна	10
Глава 1. Роль пожаров в лесных экосистемах	13
1.1. Частота и распространение лесных пожаров	14
1.2. Лесные пожары и изменение климата	14
1.3. Пирогенные экосистемы	15
1.4. Роль пожаров в распространении биологических инвазий	16
1.5. Изменение структуры экосистем пожарами	17
1.6. Изменение свойств почв после лесных пожаров	18
1.7. Изменение структуры растительности после лесных пожаров	26
Глава 2. Последствия пожаров для почвенной фауны	28
2.1. Острые последствия пожаров	28
2.1.1. Выживание	28
2.1.2. Иммиграция. Пирофильные виды	36
2.2. Краткосрочные последствия пожаров	42
2.3. Долгосрочные последствия пожаров	43
2.4. Географические особенности восстановления почвенной фауны после пожара в европейской части средней тайги	60
Глава 3. Влияние пожаров на различные группы почвенных животных	63
3.1. Почвенная нано- и микрофауна	63
3.2. Почвенная мезофауна	65
Глава 4. Пространственная структура восстановления гарей	84
4.1. Размеры гарей	84
4.2. Краевой эффект	86
4.3. Пространственная неоднородность гарей	90
Глава 5. Практическое значение лесных пожаров	109
Глава 6. Синтез: Роль неоднородности экосистем в восстановлении сообществ почвенных животных после пожаров	127
6.1. Рефугиумы, микрорефугиумы, станции переживания и перфугиумы	128
6.2. Модель восстановления почвенной мезофауны на гарях	132
Заключение	134
Литература	137
Приложение 1	159
Приложение 2	162
Приложение 3	163



Рис. 2. Экстрактор Туллгрена в модификации ван Страалена – Райнинкса, используемый в Департаменте экологии Шведского университета сельскохозяйственных наук (г. Уппсала).



Рис. 4. Почвенная проба, отобранная буром диаметром 10 см на гари в Петрозаводске на третий год после пожара (2004).



А



Б

Рис. 8. Проведение эксперимента с выжиганием: (А) выжигание почвенной пробы в течение 1 минуты газовой горелкой, (Б) тлеющие пробы.

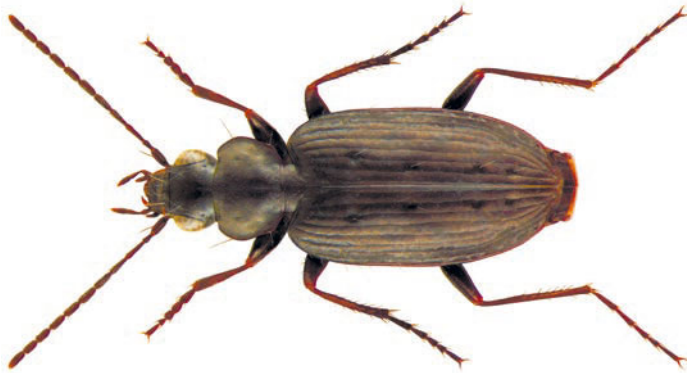


Рис. 13. Жужелица *Sericoda quadripunctata* – типичный пирофильный вид (фото U. Schmidt).



Рис. 14. Схема расположения районов исследования:

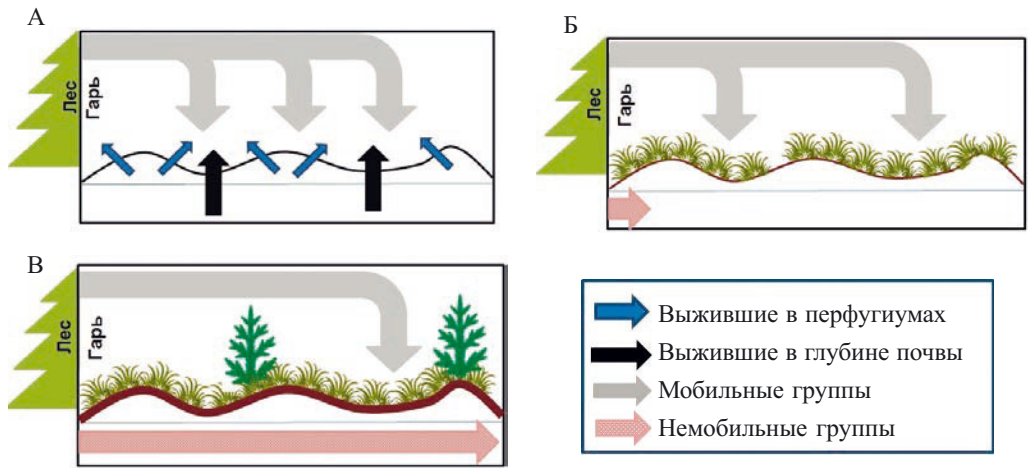


Рис. 72. Модель восстановления сообществ мезопедобионтов после пожара: острые (А), краткосрочные (Б) и долгосрочные (В) последствия.

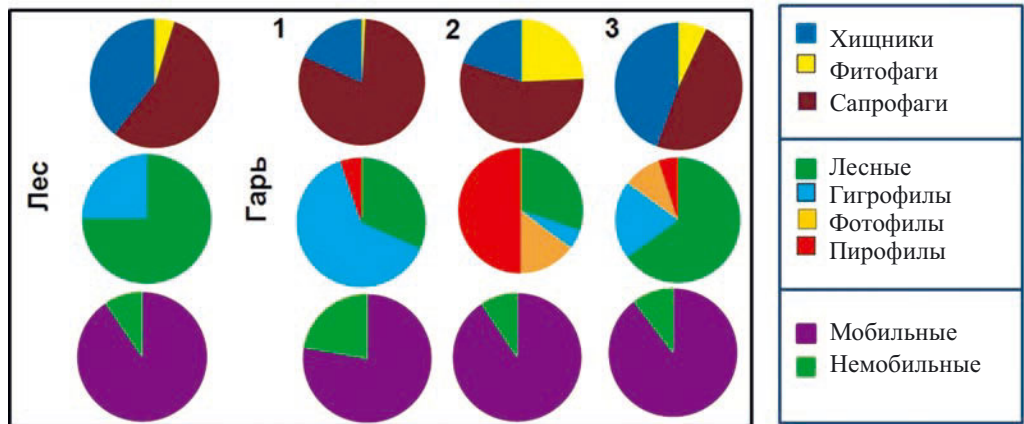


Рис. 73. Соотношение экологических групп мезопедобионтов при восстановлении сообществ после пожара: острые (А), краткосрочные (Б) и долгосрочные (В) последствия.