



**Московский государственный университет имени
М. В. Ломоносова**

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

КАФЕДРА БИОГЕОГРАФИИ

ЛЕБЕДЕВ Юрий Михайлович

**Биоразнообразие почвенной фауны как фактор
функционирования лесов после пожаров**

ВЫПУСКНАЯ РАБОТА БАКАЛАВРА

Работа допущена к защите
«__» _____ 20__ г.

(подпись)

Научный руководитель:
в.н.с., д.б.н.
Константин Брониславович
Гонгальский

Рецензент:
с.н.с., к.г.н.
Максим Викторович Бочарников

Москва 2019

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Особенности лесных экосистем европейской части России	4
Физико-географическая характеристика исследуемых территорий	4
Почва как среда обитания живых организмов и особенности почвенной биоты как компонента экосистем	8
Подходы к изучению почвенного биоразнообразия	12
Подходы к оценке функционирования экосистем	14
Последствия воздействия пожаров на лесные экосистемы	17
Глава 2. Материал и методы.....	22
Методы обработки полевых и лабораторных данных	22
Методы анализа биоразнообразия модельных групп почвенной фауны	24
Расчет индекса мультифункциональности экосистем	24
Глава 3. Роль почвенной фауны в функционировании лесов европейской территории России после пожаров	26
Особенности почвенной биоты изученных экосистем	26
Взаимосвязь биоразнообразия почвенной фауны и экосистемных функций	27
Географические особенности связи функционирования экосистем и биоразнообразия почвенной фауны.....	30
Оценка использованного метода выявления связи между биоразнообразием и функционированием экосистемы	40
Выводы	45
Список литературы.....	46

Введение

С почвами связан жизненный цикл почти 90% всех живых организмов, обитающих в наземных экосистемах. Обитатели почв создают сложные трофические цепи, напрямую влияя на круговорот различных биогенных элементов, на выполнение экосистемами их функций. Экосистемные функции – это процессы, проходящие в экосистеме, которые можно оценить количественно для дальнейшего сравнения между различными экосистемами (Barnes et al., 2018). В настоящий момент активно изучается влияние биоразнообразия на выполнение экосистемами их функций, однако до сих пор нет количественной оценки влияния разнообразия различных групп почвенных организмов на функционирование экосистем. Цель данной работы - оценить влияние изменения биоразнообразия почвенной фауны после пожаров на выполнение экосистемных функций лесами европейской части России. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- Оценить таксономическое разнообразие модельных групп почвенной биоты (Testacea, Collembola, Diplopoda, Chilopoda, Isopoda, Elateridae, Aranea, Lumbricidae) и вычислить индекс мультифункциональности для горелых и негорелых лесов
- Выявить взаимосвязь биоразнообразия почвенной фауны и экосистемных функций
- Изучить географические особенности изменения влияния видового разнообразия почвенной фауны на мультифункциональность экосистем на примере одной модельной группы

Автор выражает благодарность К.Б Гонгальскому. (МГУ им. М. В. Ломоносова, ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН) за профессиональные советы и постоянную поддержку во время выполнения работы, сотрудникам лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН А.С. Зайцеву, Д.И. Коробушкину, А.Ю. Горбуновой, Р.А. Сайфутдинову, М.И. Дегтяреву за предоставленный материал для исследования.

Глава 1. Особенности лесных экосистем европейской части России

Физико-географическая характеристика исследуемых территорий

Исследованные гари и контрольные участки были выбраны в 4 различных равнинных биомах и одном оробииоме на Европейской территории России (Огуреева и др., 2018).

Кольско-Карельский гипоарктическо-таежный биом

Территории, исследованные в Кольско-Карельском бореальном биоме, располагаются в южной части Кольского полуострова. В основании территории лежит гранитно-гнейсовый выступ докембрийского фундамента (Балтийский щит). По всему биому обнаруживается влияние валдайского оледенения, наиболее ярко выраженное в специфичном рельефе (широко встречаются как гляциальные, так и флювиогляциальные формы рельефа) (Гвоздецкий, 1968).

Юг Кольского полуострова целиком расположен в умеренном климатическом поясе. Климат здесь влажный и довольно мягкий, что связано с бóльшим влиянием атлантических воздушных масс в сравнении с арктическими. Суммарная радиация обычно варьирует в пределах от 65 до 80 ккал/см², радиационный баланс от 20 до 30 ккал/см² (Гвоздецкий, 1968). Средняя температура января – около -10°C, средняя температура июля обыкновенно 10 – 12°C. Годовая сумма осадков изменяется от 400 до 500 мм, снежный покров сохраняется до 5 месяцев с мощностью до 70 см (Макунина, 1985).

Основной тип почв на территории – Podzol (FAO, 2014). На них располагается кольско-карельский вариант северной тайги, отличающийся от прочих вариантов северной тайги присутствием в сосновых лесах вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris*). На исследованной территории произрастают преимущественно еловые (*Picea obovata*) и сосновые (*Pinus sylvestris*, *P. friesiana*) леса. В кустарничковом и травянистом ярусах обыкновенны водяника гермафродитная (*Empetrum hermaphroditum*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*V. vitis-idaea*), голубика обыкновенная (*V. uliginosum*), багульник болотный (*Ledum palustre*). Биом в целом характеризуется значительной обводненностью, в связи с чем на равнинных территориях распространены грядово-

мочажинные травяно-сфагново-гипновые болота (Карта зон и типов поясности..., 1999).

Ладожско-Вычегодский среднетаежный биом

Территории, исследованные в Ладожско-Вычегодском биоме, располагаются к западу от Онежского озера в районе Петрозаводска. Исследуемая часть биома относится к области ледникового сноса, в современном рельефе это денудационные равнины, частично прикрытые мореной. Данные территории имеют преимущественно грядовый и холмисто-моренный рельеф, в основании залегают гранитно-гнейсовые породы со складчатыми архейскими и карельскими структурами. Характерны ледниковые формы рельефа – камы, озы и некоторые другие. Колебания относительных высот не превышают первых десятков метров (Гвоздецкий, 1968).

Климат слабо континентальный, зима обычно мягкая и снежная, лето влажное и прохладное. Средняя температура января – около -10 - -12°C, средняя температура июля обычно не превышает 16 – 17°C. Годовая сумма осадков изменяется от 550 до 700 мм. Из-за низкой испаряемости территория переувлажнена и отличается высокой обводненностью (Гвоздецкий, 1968).

Основные типы почв на территории – Podzol и Leptosol (FAO, 2014). Для них типична восточноевропейская средняя тайга, в которой еловые леса преобладают над сосновыми. Древесный ярус в еловых лесах представлен *P. abies*, *P. abies* и *P. obovata*, *P. obovata*, *Betula pendula*, *B. pubescens* с *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis* в травяно-кустарничковом ярусе, однако встречается и незначительная примесь неморальных видов. Для еловых лесов характерен высокий бонитет. Для территории характерна высокая лесистость, достигающая 87%. Значительные площади заняты водно-болотными угодьями. Типичны грядово-мочажинные сфагновые верховые и травяно-сфагново-гипновые болота (Карта зон и типов поясности..., 1999; Гвоздецкий, 1968).

Смоленско-Приволжский широколиственно-хвойнолесной биом

Биом располагается на докембрийской Русской равнине, осадочные породы дочетвертичного возраста повсеместно покрыты чехлом рыхлых четвертичных отложений. Рассматриваемая часть биома занимает западное крыло Московской

синеклизы. Для исследуемой территории характерны покровные безвалунные суглинки, супеси и пески. Рельеф равнинный, возвышенный, сложен известняками девона и карбона. Происхождение ледниковое, однако следы оледенений были сглажены вторичным моренным рельефом. Равнинность рельефа обусловлена в первую очередь жесткостью фундамента. Абсолютные высоты междуречий колеблются в пределах 200-240 м (Гвоздецкий, 1968).

Климат умеренно континентальный и относительно влажный. Зима обыкновенно холодная и снежная (высота снежного покрова в среднем составляет 0,5 м), лето умеренно теплое. Средняя температура января – около -8 - -10°C, средняя температура июля обычно не превышает 17 – 18°C. Сумма атмосферных осадков – около 640 мм в год (Гвоздецкий, 1968).

Основные типы почв на территории – Gleyic Cambisol и Retisol (FAO, 2014). Для территории характерны восточноевропейские хвойно-широколиственные (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*, *U. glabra*, *P. abies*, *Pinus sylvestris*) леса, грядово-мочажинные и травяные болота. Небольшие участки территории заняты сложными ельниками, которые наиболее близки к коренным лесам биома болота (Карта зон и типов поясности..., 1999; Гвоздецкий, 1968).

Днепровско-Приволжский лесостепной биом

Днепровско-Приволжский биом также целиком расположен в пределах Русской равнины. Исследуемые территории находятся в пределах центральной части Воронежской антеклизы. Главную роль в строении поверхности играют известняки девонского и каменноугольного происхождения, в междуречьях они перекрываются более молодыми юрскими отложениями. На небольших участках сохранилась Днепровская морена, прикрытая лессовидными суглинками, однако чаще всего последние располагаются непосредственно над коренной породой. Основные формы рельефа – эрозионные: долины, балки, овраги (Гвоздецкий, 1968).

Климат континентальный, зима умеренно холодная, лето умеренно теплое.

Средняя температура января – около -9 - -11°C, средняя температура июля обычно не превышает 19 – 21°C. Годовая сумма осадков изменяется от 550 до 600 мм (Гвоздецкий, 1968).

Основные типы почв на территории – Lamellic Arenosol и Phaeozem (FAO, 2014). Большинство лесов на данный момент сведены в результате хозяйственной деятельности, территория подвергается мощной антропогенной нагрузке (распашки, вырубки). Лесостепь представляет собой чередующиеся участки широколиственных лесов (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*), чередующиеся с луговыми степями и остепненными лугами (*Stipa pulcherrima*, *S. tirsia*, *S. dasyphylla*, *S. pennata*, *Bromopsis riparia*, *B. inermis*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Helictotrichon schellianum*, *Carex humilis*, *Filipendula vulgaris*, *Salvia stepposa*, *Galium verum*, *Trifolium montanum*, *T. alpestre*). Как правило, леса сохраняются лишь на территориях, неудобных для распашки (Карта зон и типов поясности..., 1999; Гвоздецкий, 1968).

Утришко-Туапсинский оробиом

Самая характерная геологическая особенность Большого Кавказа – антиклинальное строение. Складчатая зона, к которой он относится, является краевой зоной мегантиклинорий Альпийской геосинклинальной области. Исследуемая территория была сформирована в меловое, палеоген-неогеновое и юрское время, сложена фанерозойскими деформированными складчатыми комплексами. Основные формы рельефа – денудационно-тектонические (складчатые и складчато-надвиговые хребты, возвышенности и горные массивы). Характерные четвертичные отложения – нерасчлененные элювиальные и делювиальные, верхнеплейстоценовые голоценовые дельтовые и лагунные, нерасчлененные плейстоценовые пролювиальные (Гвоздецкий, 1968).

Для исследуемой территории характерен средиземноморский тип климата с сухим летом и дождливой зимой. Средние температуры января составляют от 1 до 2°C, июля – от 22 до 24°C. Средняя годовая сумма осадков достигает 1000 мм (Гвоздецкий, 1968).

Основной тип почв на территории – Rendzic Leptosol (FAO, 2014). Преобладающая растительность на исследуемой территории – широколиственные дубовые (*Q. pubescens*, *Q. petraea*, *Fagus orientalis*) леса с вечнозеленым подлеском (*Juniperus excelsa*, *J. oxycedrus*, *J. foetidissima*) и темнохвойные леса с елью восточной (*Picea orientalis*) и пихтой Нордмана (*Abies nordmanniana*) в высокогорьях (Грибова,

1980). Территория характеризуется ярко выраженной высотной поясностью ландшафтов с господством горнолесных и высокогорных (Гвоздецкий, 1968).

Почва как среда обитания живых организмов и особенности почвенной биоты как компонента экосистем

В почвах обитают представители всех известных на настоящий момент царств живой природы. Множество известных видов архей было обнаружено именно в почве. Бактерии, простейшие и водоросли обитают в её водной фазе, в почве развиваются высшие растения и, в дальнейшем, их корневые системы. Почва является средой обитания как для многих беспозвоночных, так и для ряда позвоночных животных. Большая часть грибов проводит свой жизненный цикл в почвах. Совокупность этих живых организмов принято называть почвенной биотой (Бабьева, Зенова, 1983).

С почвами связан жизненный цикл почти 90% всех живых организмов, обитающих в наземных экосистемах. Обитатели почв создают сложные трофические цепи, напрямую влияя на круговорот различных биогенных элементов (в частности, углерода). Деятельность почвенных сообществ управляет биогеохимическими циклами, проходящими в экосистемах, контролируя выполнение многих экологических функций почв (Гиляров, 1965; Гончаров, Тиунов, 2013; Bardgett, van der Putten, 2014; de Vries et al., 2013).

Экологическими функциями почв называют учение об участии почв в динамике и функционировании природных систем, разработанное Г.В. Добровольским и Е.Д. Никитиным (2012). Экологические функции почв разделяются на две группы: биогеоценоотические и глобальные. Биоценоотические же в свою очередь разделяют на физические, биохимические, химические, физико-химические, информационные и целостные; внутри глобальных функций выделяются литосферные, гидросферные, общебиосферные и некоторые другие (Добровольский, Никитин, 2012).

Для разных типов организмов разных размеров почва выступает как среда различных типов благодаря своему сложному строению (Гиляров, 1965). Наиболее мелкие представители почвенной биоты (водоросли, бактерии и др.) обитают в водной среде гравитационной воды или в пленках, образующихся на поверхностях частиц почвы. Более крупные организмы (клещи, коллемболы) воспринимают

почву как совокупность ходов и полостей, по которым они способны перемещаться. Для более крупных животных (дождевые черви, личинки жуков, многоножки, позвоночные животные) почва является однородной средой обитания, в которой они могут относительно свободно перемещаться. Подобного рода гетерогенность почвы как среды обитания приводит к тому, что в ней встречаются практически все экологические ниши (Добровольский, Никитин, 2012).

При рассмотрении почвы как среды обитания обнаруживается, что она дифференцирована во всех направлениях. Например, при снижении увлажненности некоторые поверхностно живущие животные перемещаются вглубь почвы, а горизонты активности собственно почвенных животных могут изменяться в течение разных сезонов или даже суточных колебаний тепла и влажности (Гиляров, 1965).

Почва выполняет роль убежища и жилища для многих живых организмов. Она защищает их от переохлаждения, перегрева, хищников. Температура и влажность в почве колеблются куда меньше, чем на поверхности. Особенно важна эта особенность почвенного покрова в регионах с экстремальными условиями на поверхности: тундры, арктические и настоящие пустыни. Также к физическим функциям почв относят опорную (позволяющая растениям сохранять устойчивое вертикальное положение) и функцию сохранения семян (Добровольский, Никитин, 2012).

К химическим и биохимическим функциям почв относят возможность почвы быть источником питательных элементов, возможность депонировать влагу и иные химические соединения, стимуляцию и подавление некоторых биохимических процессов. Питательные элементы в почве находятся в виде растворов или ионов. Они поглощаются высшими растениями, при этом сложные химические соединения чаще всего растениями не используются. Основные получаемые из почвы элементы – азот, фосфор, калий, кальций, железо, сера, медь, молибден и некоторые другие. В почве депонируется влага, энергия и элементы питания, что возможно благодаря имеющемуся резерву данных компонентов. Эта функция позволяет существовать организмам несмотря на непостоянность поступления влаги, опада и удобрений. Чем выше возможность того или иного типа почв депонировать влагу и химические соединений, тем устойчивее почвенные

сообщества к внешним воздействиям. Благодаря поступлению в почву различных продуктов метаболизма растений, микроорганизмов и животных почва способна выполнять роль ингибитора или стимулятора в некоторых процессах (Добровольский, Никитин, 2012).

К физико-химическим функциям почв относят сорбцию тонкодисперсного вещества, поступающего из атмосферы, а также микроорганизмов, обитающих в почве. К информационным функциям причисляют возможность сигнализировать начало сезонных и других биологических процессов, регуляцию численности, состава и структуры сообществ, а также возможность запускать некоторые механизмы сукцессий. Сигнальная функция контролируется такими параметрами как тепловой, солевой, пищевой и водный режимы. Все информационные функции почвы важны для понимания процессов, проходящих в экосистемах, однако их изученность пока находится на невысоком уровне (Добровольский, Никитин, 2012).

Одной из целостных функций почв является возможность трансформировать вещество и энергию, которые в экосистеме или уже находятся, или поступают в нее. В ходе почвообразовательного процесса преобразуются исходная материнская порода и вещества, поступающие из атмосферы, гидросферы или с растительными остатками. В результате почва как субстрат становится благоприятна для экосистем, образующихся на ней. Важнейшую роль в этом играет геохимическая работа почвенных живых организмов – именно они трансформируют органические остатки и материнскую породу. В результате их деятельности освобождается большое количество энергии, которая была аккумулирована при фотосинтезе зелеными частями растений. Благодаря всему вышеперечисленному почвы существуют как динамичные системы со значительным количеством свободной энергии (Добровольский, Никитин, 2012).

Еще одна целостная функция почв – санитарная. Во-первых, почвенные организмы участвуют в деструкции органических остатков растений и животных. Подвергая опад разложению и дальнейшей минерализации, почвенная биота защищает экосистемы от коллапса. При этом для перевода вещества в доступную для микроорганизмов форму необходима деятельность представителей более крупных групп почвенной фауны. Считается, что торфонакопление происходит именно при

малой численности сапрофагов. Во-вторых, почва имеет антисептические свойства, что препятствует развитию болезнетворных бактерий. Обычно число патогенных микроорганизмов в незагрязненных почвах чрезвычайно мало. При этом возможности к самоочищению во многом определяются механическим составом почвы, а также формой поступления патогена в среду. Процессы, проходящие в почвах, препятствуют сохранению и распространению болезнетворных бактерий. Другой важный аспект санитарной функции – разрушение почвенной биотой продуктов жизнедеятельности живых организмов. Благодаря активности почвенных сообществ токсические вещества не накапливаются чрезмерно в прикорневых зонах растений (Добровольский, Никитин, 2012).

Последняя целостная функция почв – защитная, или буферного экрана для экосистем. Она позволяет сохранить устойчивость во времени зональным экосистемам. Гомеостатическое регулирование позволяет сохранять устоявшееся функционирование наземных экосистем. Почвенный покров способен сглаживать резкие изменения в поступлении вещества и энергии, защищать экосистемы от механических повреждений, запасать семена растений, что важно при сукцессионных процессах. Почвенное плодородие же определяется взаимодействием всех ранее упомянутых функций (Добровольский, Никитин, 2012).

Литосферная функция почвы относится глобальным. Стоит отметить, что долгое время она не выделялась исследователями; влияние литосферы на почвенный покров представлялось вполне очевидным, обратная же связь считалась слишком незначительной. Наибольшее влияние почвы оказывают на кору выветривания и осадочные породы. Также почва является защитным слоем литосферы, играет важную роль в экзогенных геологических процессах. На границе почвенного покрова и литосферы активно протекает преобразование литосферы в ходе биохимического воздействия органических кислот. Гидросферная функция почв заключается по большей части в их активном участии в круговороте воды – почва трансформирует поверхностные воды в грунтовые, участвует в формировании речного стока, защищает водоемы от загрязнений и повышает биопродуктивность водных объектов за счет приносимых в них почвенных органических и неорганических соединений. Почвы выполняют также и атмосферную функцию,

регулируя влагооборот и газовый режим в атмосфере, поглощая и отражая солнечную радиацию (Добровольский, Никитин, 2012).

Почва выполняет общебиосферную функцию, относящуюся к глобальным. Во-первых, о чем уже было упомянуто выше, она является средой обитания для множества живых организмов. Во-вторых, почва является связующим звеном между геологическим и биологическим круговоротами вещества.

В-третьих, она является важным фактором биологической эволюции. Считается, что почва может выполнять роль промежуточной среды для перехода от водного образа жизни к наземному (Гиляров, 1965). Необходимость приспособления к почвенной среде, несомненно, повлияла на эволюцию многих групп живых организмов. В то же время считается, что эволюция самих почвенных животных замедлена в сравнении с представителями тех же групп, обитающих в иных условиях. Имеются факты, которые свидетельствуют о возможности сохранения в почве древних реликтовых форм (Добровольский, Никитин, 2012).

Подходы к изучению почвенного биоразнообразия

Почвенные сообщества крайне сложны и разнообразны, в одной экосистеме могут обитать миллионы видов, начиная от бактерий и грибов и заканчивая дождевыми червями, многоножками и позвоночными животными. Изученность этого «скрытого» биоразнообразия на данный момент мала, особенно в сравнении с видовым разнообразием поверхностных видов. В последние годы растет понимание важности сохранения разнообразия почвенной биоты, так как от него зависит выполнение многих экосистемных функций и экосистемных услуг. Постоянно появляются методы, которые помогают по-новому взглянуть на проблемы почвенного биоразнообразия и изучить его особенности с нового ракурса (Bargett, van der Putten, 2014).

Существует устоявшееся убеждение, что и биоразнообразие почв, и организмов, обитающих над ней возрастает при движении от полюсов к тропикам. Имеющиеся данные позволяют утверждать, что несмотря на то, что видовое разнообразие почвенной фауны связано с конкретным типом экосистем, прямой зависимости между видовым богатством экосистемы и широтой, на которой она расположена, нет. Единственной группой, разнообразие которой достоверно выше в тропиках, чем где-либо еще, являются термиты. Большинство же групп почвенных животных

сохраняют высокий уровень разнообразия везде за исключением полюсов. Таким образом, так называемые «горячие точки» биоразнообразия могут являться таковыми только для поверхностных живых организмов, что указывает на различные факторы, которые влияют на уровень биоразнообразия в почве и над ней (Bargett, van der Putten, 2014).

Неоднородность почвенного биоразнообразия обуславливается рядом причин: внутривидовые процессы, факторы среды, нарушенность экосистем. Все эти факторы изменяются в различных пространственных и временных масштабах. На расстояниях в несколько микрометров эта неоднородность обусловлена главным образом гетерогенной структурой почвы, отношениями хищник-жертва, наличием пор в почве и их размерами. В зависимости от масштаба ведущие факторы влияния изменяются, и если на расстояниях в несколько сантиметров изменение биоразнообразия может быть вызвано эксудатами корней растений, но на расстояниях в десятки и сотни километров ведущую роль уже играют климат, pH почв, подстилающие породы (Bargett, van der Putten, 2014).

Сложность изучения биоразнообразия почвенной биоты связана и с большим разбросом размеров особей изучаемых групп (Гончаров, Тиунов, 2013). В русскоязычной литературе принято выделять 4 размерных группы почвенных животных: нанофауна (до 0,1 мм), микрофауна (0,1-2 мм), мезофауна (2 мм - 3 см), макрофауна (от 3 см). Таким образом, размеры бактерий могут составлять не более двух микрометров, дождевые черви могут достигать длины в первые десятки сантиметров, микориза грибов же может занимать площади в несколько гектаров. Также отличаются и механизмы, и скорость распространения почвенных организмов – микроорганизмы могут переноситься ветром, нематоды же обычно не преодолевают более одного метра в год. В лесу мозаичность участков с разным уровнем биоразнообразия может быть вызвана различным качеством опада под определенными видами деревьев, в пустынях наибольшее разнообразие наблюдается близ малочисленной растительности, в регионах, где растительность отсутствует (например, арктические и антарктические пустыни) на биоразнообразии будут влиять влажность почв и содержание углерода в почве (Bargett, van der Putten, 2014).

Почвенные сообщества также имеют и собственные временные циклы. Изменения могут происходить в зависимости от сезона, времени суток или года. Некоторые изменения имеют период в десятки лет. Эти изменения во времени влекут за собой как изменение численности популяции почвенных живых организмов, так и изменение их видового состава. Особенно сезонной изменчивости подвержены микробные сообщества, состав которых может изменяться концептуально (Bargett, van der Putten, 2014).

Динамика и характер растительности могут изменяться в зависимости от деятельности почвенной биоты, особенно «экосистемных инженеров». К последним обычно относят группы животных, наиболее значительно трансформирующих ландшафты (например, дождевых червей). Разнообразие почвенной фауны влияет также и на разнообразие растительности, причем влияние может быть как положительным, так и отрицательным. В краткосрочной перспективе воздействие почвенной биоты на растения изменяет их возможность конкурировать, размножаться; в долгосрочной перспективе это приводит к особым эволюционным адаптациям (Bargett, van der Putten, 2014).

На данный момент антропогенное влияние на почвенное биоразнообразие чрезвычайно сильное, однако пока что нет возможности предсказать, как почвенная биота будет адаптироваться к изменяющимся условиям среды. Существуют исследования, показывающие, что почвенная биота быстро реагирует на изменения климата. Показано, что изменение климата может влиять на жизненный цикл грибов, изменять действие антисептической функции почв, снижать негативную реакцию почвенной биоты на инвазивные виды (Bargett, van der Putten, 2014).

Подходы к оценке функционирования экосистем

Экосистемные функции – это процессы, проходящие в экосистеме, которые можно оценить количественно для дальнейшего сравнения между различными экосистемами (Barnes et al., 2018). Под экосистемными услугами (сервисами, ecosystem service) обычно понимают такие экосистемные функции, из которых человек может извлекать пользу (напрямую или опосредованно). В качестве подобных экосистемных услуг могут рассматриваться не только урожай грибов,

ягод или запасы древесины, но и поглощение парниковых газов, фиксация азота в почве и прочие функции, косвенно приносящие выгоду человеку (Тишков, 2005). В последние годы для оценки функционирования экосистем все чаще используется понятие мультифункциональности. Мультифункциональностью называют возможность выполнения нескольких функций экосистемой одновременно (Zavaleta et al., 2010). Для расчета индекса мультифункциональности – безразмерного показателя, отражающего влияние некоторого выбранного для анализа фактора на мультифункциональность экосистемы – применяется несколько методов (Byrnes et al., 2014). Стоит отметить, что все описанные ниже методы могут применяться только при наличии нескольких измерений на различных участках разных экосистем.

Первый, наиболее простой метод – метод «одиночных функций» (single functions approach). В нем для оценки индекса мультифункциональности экосистемы рассчитывается влияние выбранного фактора на каждую интересующую функцию отдельно. Далее оценивается, как изменяется выполнение различных экосистемных функций при различных изменениях фактора. Делается это чаще всего либо с помощью полученных коэффициентов корреляции, либо при визуальном сравнении графиков зависимости изменения функционального показателя от фактора (Byrnes et al., 2014; Duffy et al., 2003).

Также применяется метод «средних значений» (averaging approach). Для применения этого метода необходимо стандартизовать все исследуемые функции. В общем виде формула для расчета индекса мультифункциональности этим методом может быть выражена как

$$MF_a = \frac{1}{F} \sum_{i=1}^F g(r_i(f_i)).$$

где F – количество измеряемых функций, f_i – значение измеряемой функции, r_i – математическая функция, используемая для отражения f_i как положительной функции (если необходимо), g – показатель, используемый для стандартизации функции. Однако минус этого метода заключается в равнозначности двух функций, выполняемых на среднем уровне и двух функций, одна из которых имеет высокий уровень, а другая – низкий (Byrnes et al., 2014; Hooper, Vitousek, 1998).

Другой используемый метод – метод «единого порога» (single threshold approach). Для расчета индекса мультифункциональности этим методом сначала необходимо определить «порог» - некоторую долю от максимального полученного значения каждой функции. Также вместо максимального значения может использоваться среднее от нескольких наибольших значений функции. Порог для каждой функции рассчитывается отдельно. Таким образом, индекс мультифункциональности складывается из количества функций, которые превысили установленный «порог». Однако у метода есть очевидный недостаток – «порог» выбирается случайно, потому нет возможности оценить его объективность (Byrnes et al., 2014; Gamfeldt et al., 2008).

Один из наиболее современных методов для расчета индекса мультифункциональности – метод «множественных порогов» (multiple threshold approach). В его основе лежит метод «единого порога», однако индекс рассчитывается не для одного выбранного исследователем «порога», а для всех возможных «порогов» от 0 до 100%. Таким образом, получившийся результат отражает, как исследуемый фактор влияет на выполнение нескольких функций одновременно, однако не дает точного числового значения. Результатом расчета методом «множественных порогов» является кривая (Byrnes et al., 2014).

Известно, что почвенная биота имеет значительное влияние на выполнение экосистемой её функций, в особенности это касается круговорота углерода и питательных веществ. Считается, что наибольший вклад вносят микроорганизмы, так как непосредственно участвуют в разложении детрита. Также важную роль играют «экосистемные инженеры», деятельность которых влияет на механический состав почв. Увеличение числа почвенных организмов ведет к увеличению продуктивности экосистем (Bender et al., 2016).

На экосистемные функции и мультифункциональность влияет и биоразнообразие. Например, в лесах с большим количеством видов деревьев отмечается более высокий индекс мультифункциональности (Gamfeldt et al., 2013). Также мультифункциональность экосистемы увеличивается с ростом разнообразия почвенных микроорганизмов (Delgado-Baquerizo, 2016). Уменьшение биоразнообразия приводит к снижению качества выполняемых экосистемных функций (Isbell et al., 2018).

Последствия воздействия пожаров на лесные экосистемы

Пожары во многих биомах играют важную роль в качестве естественного фактора изменения наземных сообществ. Их частота и интенсивность зависят во многом от региона. Таким образом, в хвойно-широколиственных лесах пожары происходят с частотой в 50–200 лет, в лесах горных же и таежных происходят с периодом в несколько сотен лет (Гонгальский, 2014). Куда чаще наблюдаются пожары небольшой интенсивности на ограниченной территории; мощные пожары, охватывающие значительные площади, составляют не более 10% от всех случаев (Борисенков, Пасецкий, 1988). Частота наблюдаемых пожаров, а также некоторые иные косвенные факты указывают на то, что большинство лесных экосистем, существующих в настоящий момент, имеют пирогенное происхождение.

Антропогенная деятельность приводит к учащению случаев лесных пожаров, а также к увеличению их площадей. На сегодняшний день подавляющее большинство пожаров имеют именно антропогенный характер возникновения (Lehtonen, 2000). Также возможное изменение режима лесных пожаров связывают с изменением климата. Увеличение континентальности климата, как реальное, так и прогнозируемое, неминуемо приводит к учащению лесных пожаров (Flannigan et al., 2000). Известно, что при выгорании лесов в атмосферу выделяются значительные объемы парниковых газов, в результате чего можно ожидать и влияния пожаров на изменение климата, однако исследования показывают, что увеличение альбедо нивелирует этот эффект (Randerson et al., 2006).

Существует, тем не менее, целый ряд экосистем, для которых пожары являются частью естественного цикла их существования. Так в саваннах на севере Австралии пожары необходимы для вскрывания плодов ряда растений, и, понижая в краткосрочной перспективе продуктивность экосистем, в долгосрочной влияют на этот показатель положительно (Beringer et al., 2007). Таким же образом пожарам подвержены и некоторые другие экосистемы Средиземноморья, Южной Африки и некоторых других территорий. Считается, что 24% суши заняты пирогенными экосистемами (Archibald et al., 2013). Как правило, растения и животные, обитающие в подобных экосистемах, имеют специальные адаптации к повторяющимся пожарам. Так, некоторые виды сосен (*Pinus resinosa*, *P. maritima*)

имеют утолщенную кору, которая помогает им успешно пережить лесной пожар (van Wagner, 1970; Fernandes, Rigolot, 2007).

Включение в сообщества новых видов, не являющихся характерными для этих сообществ – важная проблема для экологии и ряда других смежных дисциплин (Гонгальский, 2014). Инвазивные виды могут возникать в сообществах также и в результате пожаров, когда на первой стадии сукцессии вселяются на территорию вместо (или вместе с) аборигенными видами (D'Antonio, Vitousek, 1992). Уже описаны случаи инвазий растений, грибов (в том числе патогенных) и беспозвоночных животных в результате лесных пожаров (Keeley, 2000; Сафонов, 2006; Гонгальский и др., 2013). Однако лесные пожары могут быть и сдерживающим фактором для инвазивных видов – широко применяется выжигание некоторых территорий для уничтожения видов-вселенцев, что позволяет сохранить первоначальное состояние экосистем (Ikeda et al., 2015).

Пожары разделяют на верховые, низовые и почвенные (или подземные) в зависимости от состава растительности, характера возгорания. Также по интенсивности горения выделяют сильные, средние и слабые пожары, а по характеру горения беглые и устойчивые (Валендик и др., 1979).

При низовых пожарах не затрагиваются кроны деревьев, однако выгорает лесная подстилка, травянистые растения и мхи, лишайники. Если низовой пожар продвигается с высокой скоростью, затрагивая только подрост, подлесок и верхнюю часть напочвенного покрова, то такой пожар называется беглым. Происходят такие пожары обычно весной. Устойчивые низовые пожары полностью уничтожают напочвенный покров, подрост и подлесок, оказывают значительное разрушающее воздействие на корни и кору деревьев.

Распространяются такие пожары медленно и возникают обычно не раньше середины лета (Гонгальский, 2014).

Из низовых пожаров в свою очередь могут развиваться верховые, затрагивающие стволы, кроны, хвою и листья деревьев. Если при верховом пожаре происходит вал деревьев, также может выгорать напочвенный покров. Беглые верховые пожары распространяются с высокой скоростью, захватывая главным образом кроны деревьев. При устойчивом же пожаре распространение происходит медленнее, выгорают также стволы деревьев, зачастую охватывая весь лес. Такие пожары

являются завершающей стадией лесного пожара и являются наиболее опасными, так как температура горения может достигать от 900 до 1200°C (Гонгальский, 2014).

При возгорании торфа могут возникать подземные пожары, что чаще всего является следствием осушения болот. Почвенные пожары распространяются крайне медленно, малозаметны, крайне трудны для тушения. При этом почва может прогорать на глубину в несколько метров, а горение продолжается даже под водой и без доступа воздуха (Гонгальский, 2014).

Лесные сообщества, подвергшиеся воздействию пожара, восстанавливаются через производные ассоциации, последовательно сменяющие друг друга. Ряд ассоциаций зависит от условий, в которых произрастают леса (Ильина, 1981). Стадия восстановления сообщества может быть определена достаточно точно по геоботаническим данным, потому их сбор необходим для изучения подвергшихся пожарам экосистем вне зависимости от объекта (Гонгальский, 2014).

Пожары изменяют физические, химические, физико-химические и минералогические свойства почв. При горении температура на поверхности почвы может достигать 700-900°C, однако уже на глубине 15-20 см она не превышает 200°C, а чаще бывает существенно ниже. Водоотталкивающая способность почв увеличивается, из-за чего усиливается сток, активно развиваются эрозионные процессы. Уменьшается стабильность структуры почв, из-за разрушения агрегаций и заполнения пор золой увеличивается плотность. Стоит отметить, что минералогические свойства почв изменяются только после пожаров с температурой выше 500°C. Изменяется количество и качество органического вещества, краткосрочно возрастает доступность питательных веществ (в частности, азота). Также пожары влияют на pH почв, их температурный режим и обменную способность, а также на некоторые иные их свойства (Гонгальский, 2014).

Оценка влияния пожаров на различные группы живых организмов, обитающих в почве, зависит главным образом от продолжительности жизненного цикла изучаемой группы. Так для оценки сукцессии сообществ микроорганизмов может быть достаточно нескольких дней, когда же для сообществ гетеротрофных организмов может потребоваться до нескольких лет (Гонгальский, 2014). У крупных почвенных беспозвоночных жизненный цикл обычно продолжается от нескольких

месяцев до 3 лет (Гиляров, 1965). Таким образом, в первые недели и месяцы проявляются острые последствия пожара для почвенной мезофауны, через 1-5 лет – краткосрочные, а после – долгосрочные. Сроки могут варьировать в зависимости от географических условий (Гонгальский, 2014).

При пожаре представители почвенной фауны могут гибнуть как непосредственно от высокой температуры, так и в течение нескольких последующих дней от интоксикации разлагающимися в почве веществами. Во время пожара может погибнуть до 100% почвенных животных. Трудной представляется задача оценить после пожара, какие особи его пережили, а какие мигрировали на сгоревшие участки после. Для спасения от пожара различные группы почвенных организмов используют разные стратегии: членистоногие убегают или улетают от пожара, закапываются в почву; ногохвостки, клещи и личинки некоторых насекомых выживают за счет теплоизолирующих свойств почвы, если оказываются достаточно глубоко. Фрагменты допожарного сообщества обычно сохраняются в перфугиумах – локальных слабонарушенных участках небольшой площади в пределах гари. Пионерными группами на горях являются именно те, кто смог пережить лесной пожар. Одно из основных острых последствий пожара – упрощение структуры биоценозов, что вызвано выгоранием подстилки и растительности (Гонгальский, 2018).

Длительность возвращения численности беспозвоночных к значениям до пожара изменяется в зависимости от географических условий территории, на которой происходит сукцессия. Долгосрочные последствия пожара проявляются, как правило, если почва и подстилка не вернулись за первые несколько лет после пожара к исходному состоянию (Гонгальский, 2014).

При лесном пожаре структура сообществ раковинных амёб становится более выровненной. Общая биомасса и видовое разнообразие значительно уменьшаются после пожара, однако в некоторых экосистемах восстановление до исходного уровня происходит в течение 1-2 лет. Также стоит отметить, что к пожарам оказываются более устойчивы те виды раковинных амёб, у которых раковинка более прочная за счет инкрустирования песчинками (Гонгальский, 2014).

Структура сообществ коллембол претерпевает серьезные изменения после лесных пожаров. Численность значительно сокращается, однако существуют группы

коллембол, увеличивающих при этом свое видовое разнообразие. Обыкновенно восстановление сообществ ногохвосток происходит в первые 3-4 года после пожара (Гонгальский, 2014).

Глава 2. Материал и методы

Методы обработки полевых и лабораторных данных

Сбор материала был проведен сотрудниками лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН в период между 18 апреля и 20 июня 2015 года. Всего было обследовано 40 модельных участков (20 гарей, 20 контрольных негорелых участков). Таким образом, материал собрали на 4 парах участков в каждом из пяти обследованных биомов: Кольско-Карельский, Ладожско-Вычегодский, Смоленско-Приволжский, Днепровско-Приволжский, Утришско-Туапсинский. Пары обследованных участков отображены на картосхеме (Рис.1).

Ряд параметров экосистемных функций оценивался непосредственно в поле. Продукцию ягод оценивали как относительное проективное покрытие каждого вида ягод на участке 20*20 м. Для оценки запасы древесины измерялась толщина и длина стоящих и лежащих на земле стволов деревьев и ветвей. Для оценки запаса подстилки с участка 50*50 см подстилку собирали, далее собранный материал высушивался в лаборатории до воздушно-сухого веса и с точностью до 1 г взвешивался (Гонгальский, 2018).

Оценка прочих экосистемных функций (запасы углерода в почве и в подстилке, потенциальная и актуальная денитрификация, актуальная эмиссия метана, актуальная и потенциальная эмиссия углекислого газа) определялись стандартными методами в лабораторных условиях сотрудниками лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН (Гонгальский, 2018).

Образцы почвы для учета почвенной мезофауны отбирались случайным образом буром диаметром 20 см, высота почвенного монолита – до 15 см. Для выгонки прочих почвенных животных меньших размерных групп отбирались случайным образом буром диаметром 5 см пробы глубиной до 15 см (Гонгальский, 2018).

Для анализа сообществ раковинных амёб (Testacea) 1 грамм почвы смешивался со 100-150 мл дистиллированной воды, затем полученную смесь трясли и процеживали (размер ячеек сита 0,5-1 мм). Осадок от полученной суспензии декантировалась, после чего исследовалась покапельно под световым

микроскопом. Определение раковинных амёб проводилось до вида (Рахлеева, Корганова, 2005).

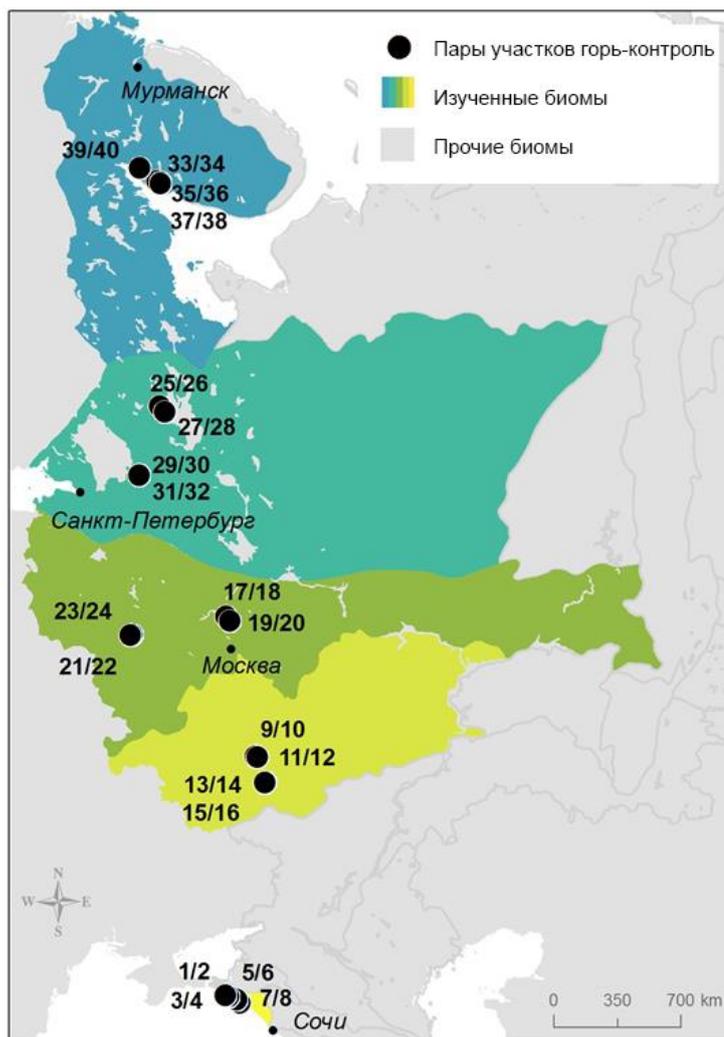


Рис. 1. Расположение пар контрольных и горелых участков в пяти биомах (карта-основа: Карта зон и типов поясности..., 2018).

С использованием эклекторов Тулльгрена почвенная микрофауна и мезофауна экстрагировалась в смесь спирта, воды и этиленгликоля (соотношение 80:15:5) на протяжении 4 дней. Животных отсортировывали под биноклем и определяли до вида в случае коллембол (*Collembola*), пауков (*Aranea*), губоногих многоножек (*Chilopoda*), двупарноногих многоножек (*Diploroda*), дождевых червей (*Lumbricidae*), мокриц (*Isopoda*) и личинок шелкоунов (*Elateridae*). Определение проводилось сотрудниками лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН (Гонгальский, 2018).

Методы анализа биоразнообразия модельных групп почвенной фауны

Для оценки биоразнообразия исследованных участков и дальнейшего анализа была составлена сводная таблица, в которой для каждого из обследованных участков указывалась численность определенных до вида животных (Testacea, Collembola, Aranea, Diplopoda, Chilopoda, Isopoda, Elateridae, Lumbricidae), а также измеренные параметры 11 экосистемных функций (содержание углерода в почве; содержание углерода в подстилке; биомасса упавших стволов деревьев; биомасса стоящих мертвых деревьев; биомасса опавших веток; проективное покрытие ягодных кустарников и кустарничков; актуальная и потенциальная эмиссия углекислого газа; актуальная и потенциальная активность денитрификации; актуальная эмиссия метана). Животные были разделены на 3 размерные группы: нанофауна (раковинные амебы), микрофауна (коллемболы) и мезофауна (все остальные таксономические группы). Также было рассчитано общее биоразнообразие для каждого участка, складывающееся из суммы видов всех размерных групп.

Расчет индекса мультифункциональности экосистем

Индекс мультифункциональности был рассчитан методом «множественных порогов». Для этого в среде разработки RStudio 3.5.2 для языка программирования R была написана программа, рассчитывающая индекс мультифункциональности. Все вычисления были проведены при помощи функций из пакета `multifunc`, разработанного специально для оценки влияния биоразнообразия на мультифункциональность экосистемы (Burnes et al., 2014). Визуализация полученных результатов была выполнена при помощи стандартного пакета функций `ggplot2`. Расчет индекса мультифункциональности (MFt) был проведен для горелых и негорелых участков, отдельно для каждого из четырех различных факторов: видовое разнообразие раковинных амеб, видовое разнообразие коллембол, видовое разнообразие мезофауны, общее видовое разнообразие. Порог был рассчитан относительно пяти наибольших значений каждой функции. Для всех факторов были рассчитаны значения T_{\min} (нижнее пороговое значение, при котором биоразнообразие начинает влиять на мультифункциональность), T_{\max} (пороговое значение после которого биоразнообразие перестает влиять на мультифункциональность), T_{mde} (пороговое значение при котором биоразнообразие оказывает наибольшее влияние на мультифункциональность) и R_{mde} (значение,

отражающее силу влияния биоразнообразия на мультифункциональность). Таблица с полученными значениями находится в Приложении 1.

Также был рассчитан индекс мультифункциональности для различных биомов отдельно для горелых и негорелых участков. Для изучения географических особенностей изменения влияния видового разнообразия почвенной фауны на мультифункциональность экосистем в качестве модельной группы были выбраны коллемболы, так как именно они оказывают наибольшее влияние на функционирование горелых лесных экосистем. Второй модельной группой стала мезофауна, так как для неё сохраняется влияние разнообразия на функционирование негорелых лесов при высоких пороговых значениях. Порог был рассчитан относительно одного максимального значения каждой функции. Для всех факторов во всех биомах были рассчитаны значения T_{min} , T_{max} , T_{mde} и R_{mde} . Все полученные значения также указаны в таблице в Приложении 1.

Для демонстрации преимущества метода «множественных порогов» над оценкой влияния биоразнообразия на отдельные экосистемные функции в среде разработки RStudio 3.5.2 для языка программирования R была написана программа, рассчитывающая зависимость различных отдельных функций от разнообразия коллембол групп. Для каждой зависимости был рассчитан скорректированный коэффициент корреляции. Статистическая значимость зависимости проверялась расчетом р-значения.

Глава 3. Роль почвенной фауны в функционировании лесов европейской территории России после пожаров

Особенности почвенной биоты изученных экосистем

На обследованных гарях Кольско-Карельского биома разнообразие раковинных амёб составляло от 5 до 11 видов (всего 17 видов), на контрольных участках – от 3 до 9 (всего 18 видов); видовое разнообразие коллембол на тех же гарях составило от 12 до 15 видов (всего 26 видов), на контрольных участках – от 17 до 24 (всего 39 видов); разнообразие мезофауны на горелых участках составляло от 4 до 7 видов (всего 15 видов), на контрольных – от 11 до 13 (всего 29 видов).

Для гарей Ладожско-Вычегодского биома разнообразие раковинных амёб составляло от 4 до 10 видов (всего 19 видов), на контрольных участках – от 6 до 14 (всего 19 видов); видовое разнообразие коллембол на тех же гарях составило от 12 до 25 видов (всего 43 вида), на контрольных участках – от 17 до 32 (всего 50 видов); разнообразие мезофауны на горелых участках составляло от 12 до 21 вида (всего 35 видов), на контрольных – от 10 до 16 (всего 32 вида).

На обследованных гарях Смоленско-Приволжского биома разнообразие раковинных амёб составляло от 6 до 13 видов (всего 21 вид), на контрольных участках – от 11 до 15 (всего 28 видов); видовое разнообразие коллембол на тех же гарях составило от 24 до 30 видов (всего 58 видов), на контрольных участках – от 15 до 34 (всего 58 видов); разнообразие мезофауны на горелых участках составляло от 7 до 26 видов (всего 39 видов), на контрольных – от 11 до 29 (всего 47 видов).

Для гарей Днепровско-Приволжского биома разнообразие раковинных амёб составляло от 0 до 5 видов (всего 8 видов), на контрольных участках – от 0 до 9 (всего 11 видов); видовое разнообразие коллембол на тех же гарях составило от 17 до 28 видов (всего 52 вида), на контрольных участках – от 18 до 24 (всего 51 вид); разнообразие мезофауны на горелых участках составляло от 6 до 12 видов (всего 28 видов), на контрольных – от 8 до 14 (всего 25 видов).

На обследованных гарях Утришко-Туапсинского оробеома разнообразие раковинных амёб составляло от 0 до 6 видов (всего 6 видов), на контрольных участках – от 1 до 7 (всего 9 видов); видовое разнообразие коллембол на тех же гарях составило от 21 до 27 видов (всего 54 вида), на контрольных участках – от 20 до 26

(всего 51 вид); разнообразие мезофауны на горелых участках составляло от 8 до 17 видов (всего 34 вида), на контрольных – от 16 до 28 (всего 49 видов).

Картосхемы, отображающие изменение видового разнообразия в различных биомах представлены в Приложении 2.

Взаимосвязь биоразнообразия почвенной фауны и экосистемных функций

Для контрольных участков при расчете влияния разнообразия всех размерных групп на мультифункциональность одновременно значения T_{\min} и T_{\max} получены не были, что может быть связано с тем, что разнообразие оказывает влияние на мультифункциональность только при низких пороговых значениях. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 9%, R_{mde} равно 0.04.

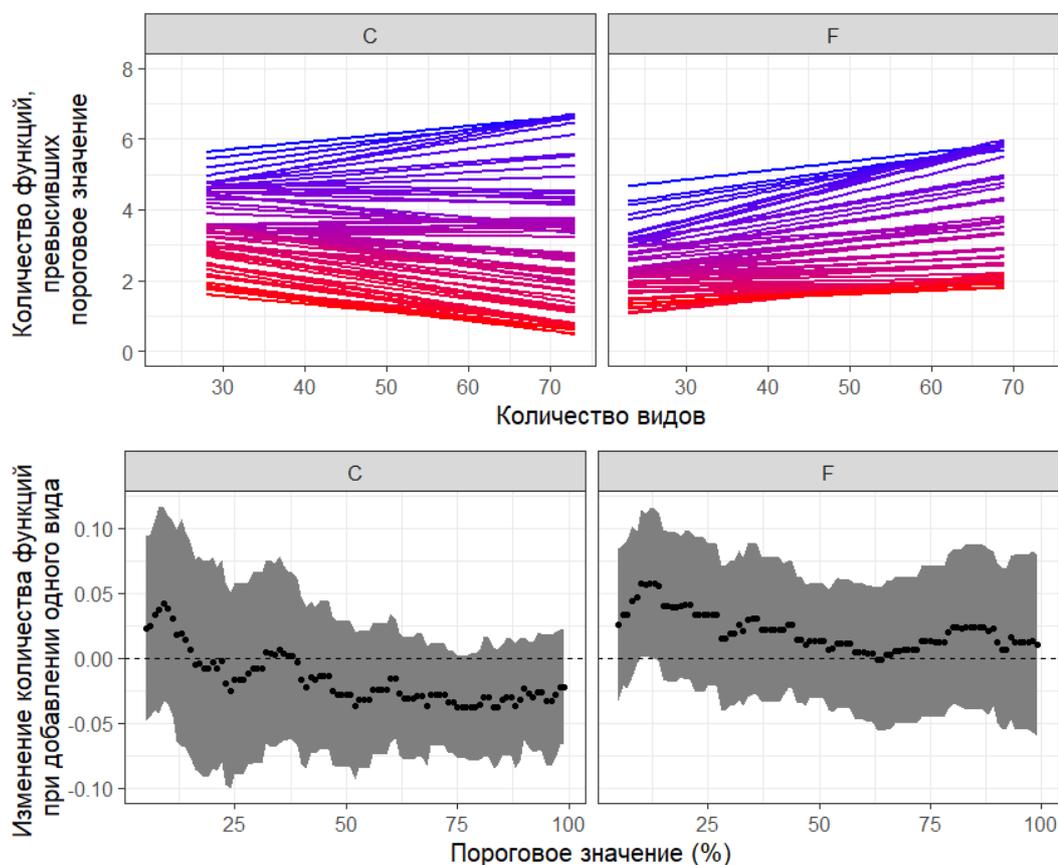


Рис. 2. Влияние изменения видового разнообразия (все рассмотренные группы) на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для гарей значения T_{\min} и T_{\max} составили 9 и 13% соответственно. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 12%, R_{mde} равно 0.06. Таким образом, влияние биоразнообразия всех размерных групп невелико как для контрольных участков, так и для гарей, однако на гарях отмечается влияние при всех

пороговых значениях; влияние разнообразия на горях несколько выше, чем на контрольных участках (Рис.2).

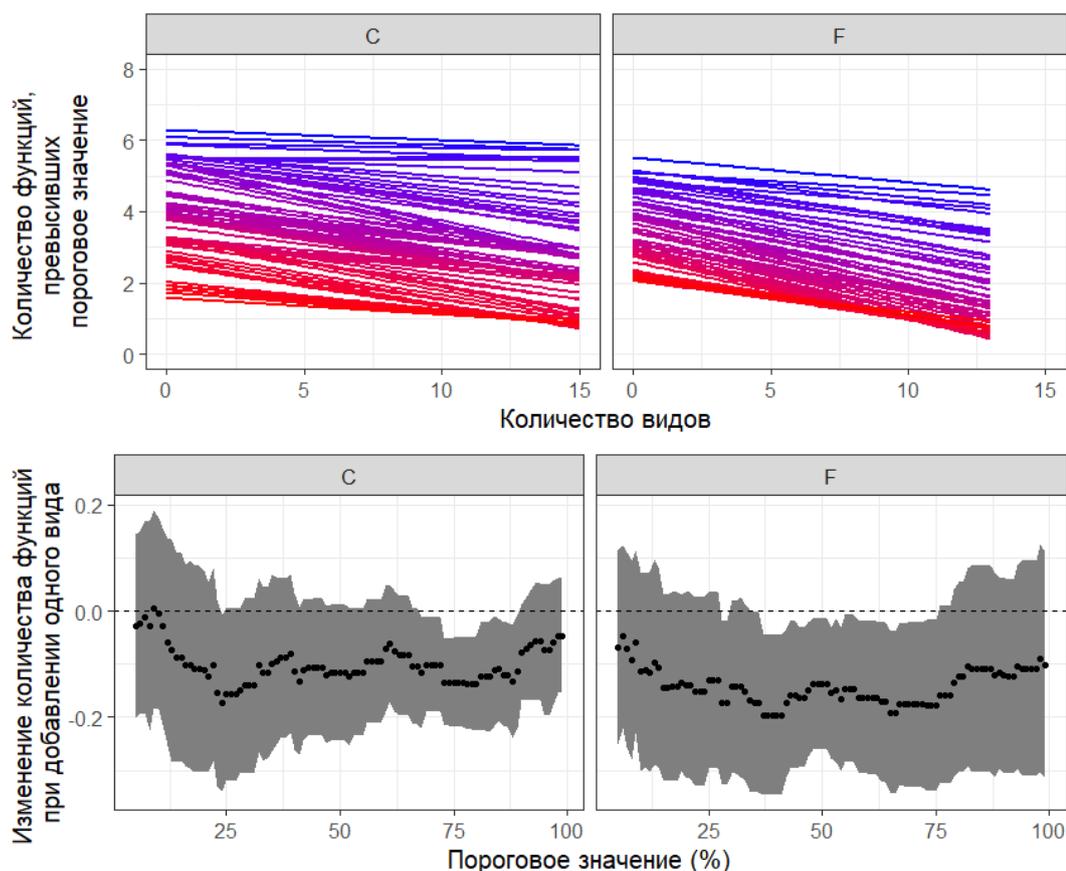


Рис. 3. Влияние изменения видового разнообразия раковинных амоб на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

При расчете влияния разнообразия раковинных амоб на мультифункциональность на горях были получены значения T_{\min} и T_{\max} (27 и 76% соответственно); для контрольных участков значения составили 23 и 90% соответственно. Однако ни для контрольных участков, ни для гарей не были получены значения T_{mde} и R_{mde} . Таким образом, видовое разнообразие раковинных амоб не оказывает влияния на мультифункциональность ни на горях, ни на контрольных участках (Рис. 3).

Для контрольных участков при расчете влияния разнообразия коллембол на мультифункциональность значения T_{\min} и T_{\max} составили 68 и 73% соответственно, однако наибольшее влияние отмечается при пороговом значении 8%, R_{mde} равно 0.1. При этом влияние разнообразия коллембол на контрольных участках отмечается при

относительно невысоких пороговых значениях (до 45%). На горях значение T_{\min} определено не было, T_{\max} равно 90%. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 12%, R_{mde} равно 0.19. Сильное влияние разнообразия коллембол на мультифункциональность на горях отмечается при всех пороговых значениях (Рис. 4).

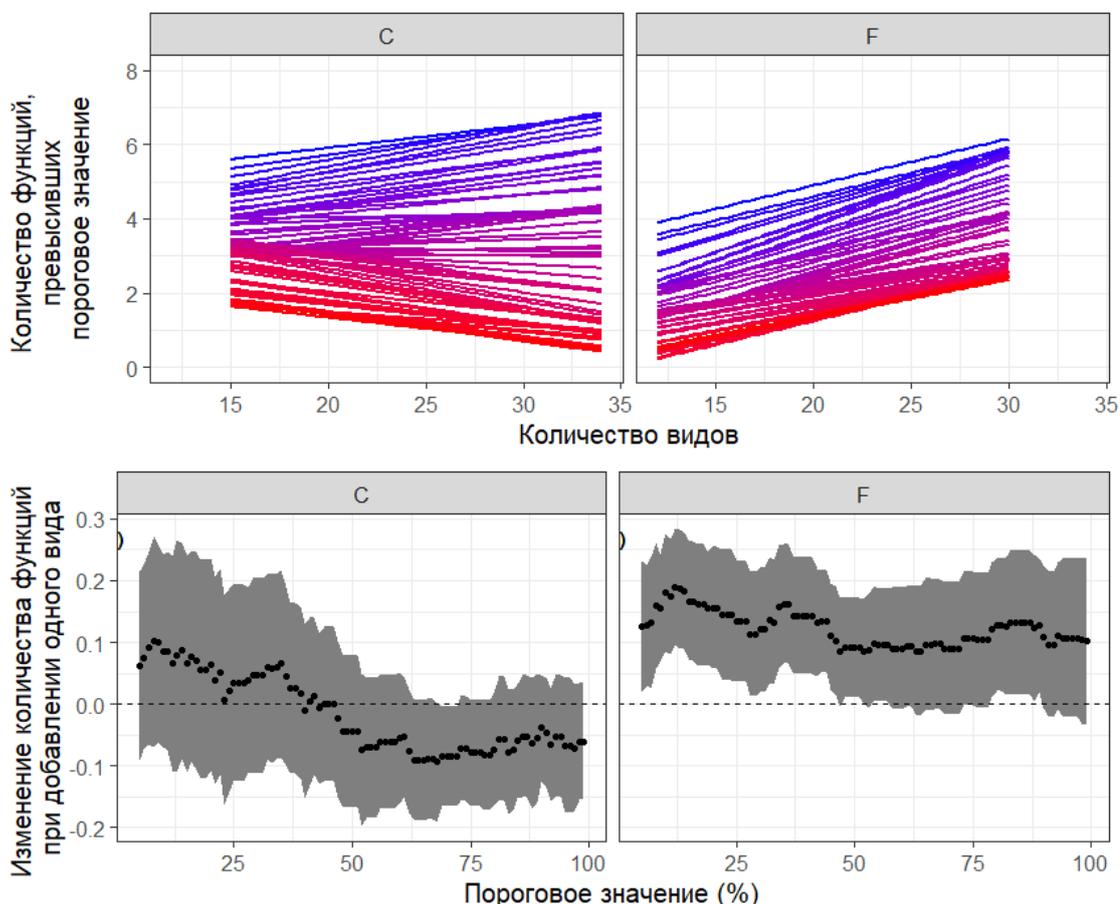


Рис. 4. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Как для контрольных участков, так и для гарей при расчете влияния разнообразия мезофауны на мультифункциональность значения T_{\min} и T_{\max} получены не были. Наибольшее влияние разнообразия отмечается при пороговом значении 8% на контрольных участках и 11% на горях. Значение R_{mde} на контрольных участках и на горях равно 0.06 и 0.1 соответственно. При высоких пороговых значениях как на горях, так и на контрольных участках влияние разнообразия невысоко (Рис. 5).

Таким образом, наибольшее влияние видового разнообразия на мультифункциональность экосистем отмечается на горях для коллембол. При этом

влияние сохраняется на значительном уровне при высоких пороговых значениях, чего не отмечается для прочих размерных групп. Из этого следует, что выполнение экосистемных функций на гарях на высоком уровне связано с видовым богатством коллембол.

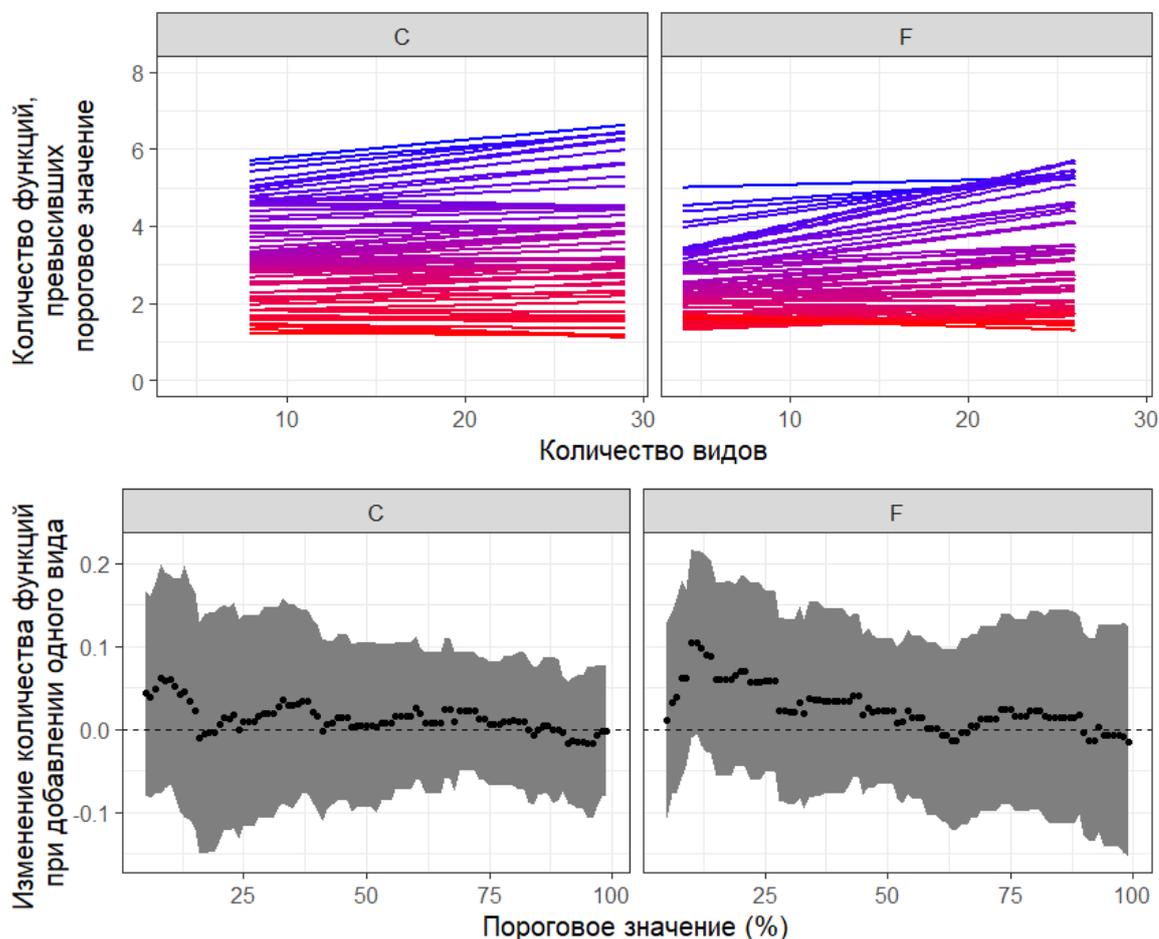


Рис. 5. Влияние изменения видового разнообразия почвенной мезофауны на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Географические особенности связи функционирования экосистем и биоразнообразия почвенной фауны

Для контрольных участков в Кольско-Карельском биоме ни одно из значений, показывающих влияние разнообразия коллембол на мультифункциональность, получено не было. Это может быть связано с отсутствием влияния видового богатства коллембол на функционирование контрольных участков. Для гарей значения T_{\min} и T_{\max} составили 28 и 30% соответственно, однако наибольшее влияние отмечается при пороговом значении 95%, R_{mde} равно 0.83. Влияние отмечается

практически при всех пороговых значениях, несколько увеличиваясь от меньших значений к большим (Рис. 6).

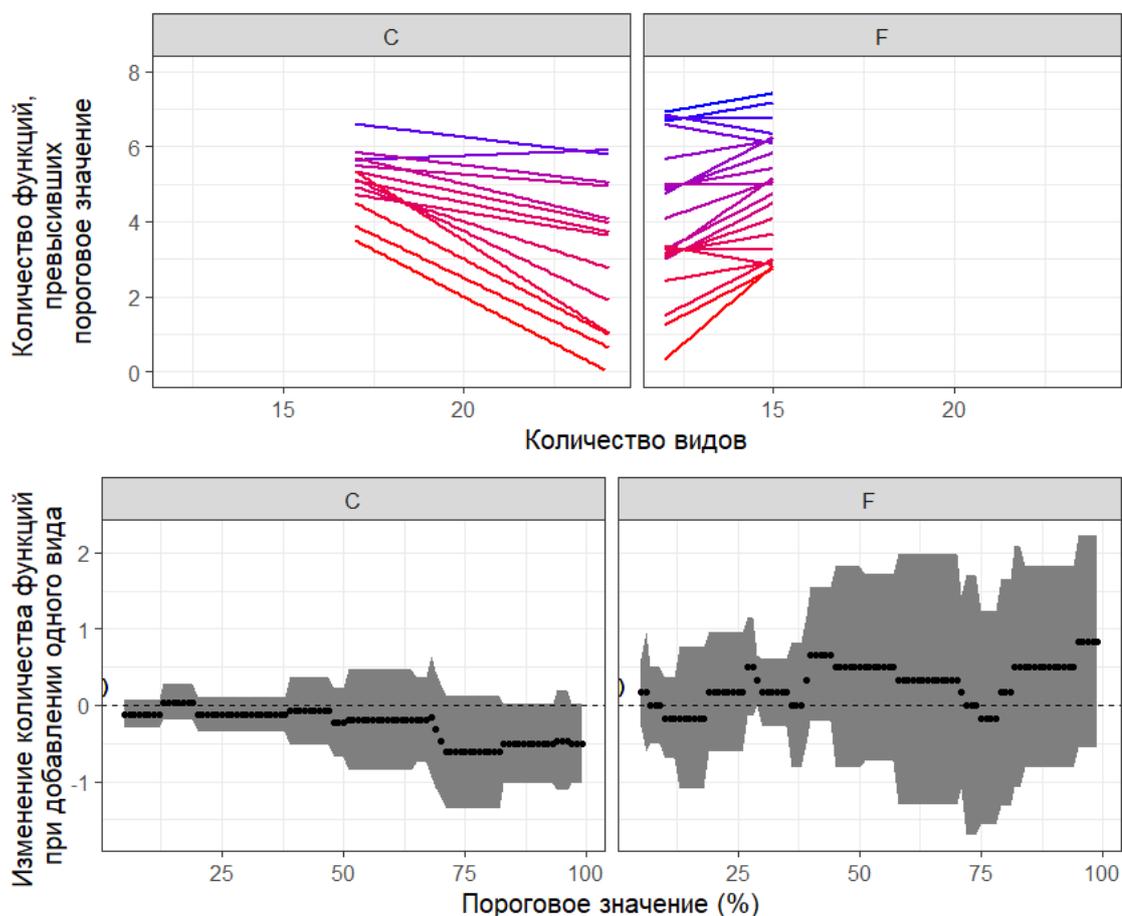


Рис. 6. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Кольско-Карельского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для контрольных участков в Ладожско-Вычегодском биоме при расчете влияния разнообразия коллембол на мультифункциональность значения T_{\min} и T_{\max} получены не были. Наибольшее влияние отмечается при пороговом значении 30%, R_{mde} равно 0.37. Влияние отмечается для всех пороговых значений. Для гарей значения T_{\min} и T_{\max} также получены не были. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 19%, R_{mde} равно 0.18. Таким образом, влияние биоразнообразия коллембол наблюдается для всех пороговых значений и на гарях, однако на контрольных участках оно несколько выше (Рис.7).

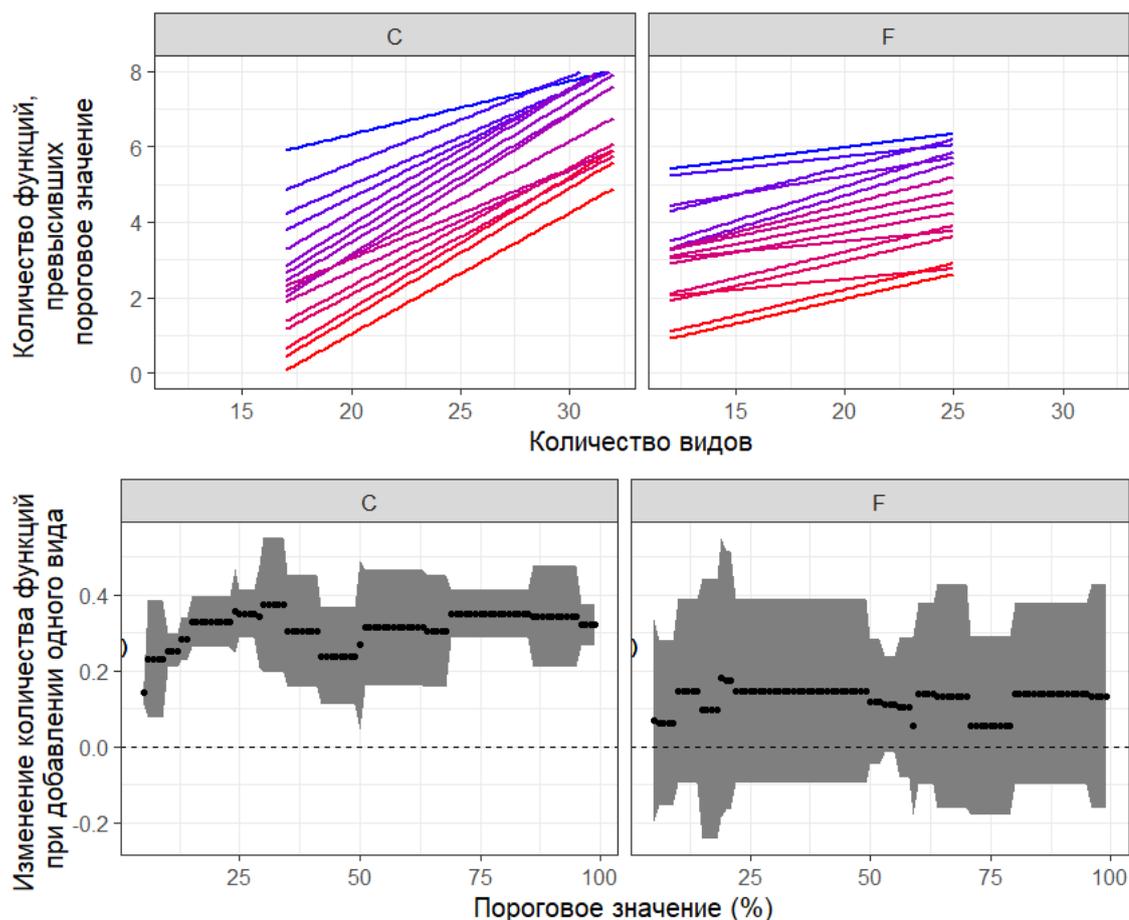


Рис. 7. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Ладожско-Вычегодского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для контрольных участков в Смоленско-Приволжском биоме при расчете влияния разнообразия коллембол на мультифункциональность значение T_{max} определено не было, T_{min} составило 56%. Прочие значения также не были получены, что может быть связано с отсутствием в данном случае связи между разнообразием коллембол и функционированием экосистем. На гарях значения T_{min} и T_{max} составили 7 и 31% соответственно, наибольшее влияние отмечается при пороговом значении 15%, R_{mde} равно 0.5. Для низких (до 25%) и высоких (от 60%) пороговых значений отмечается значительное влияние разнообразия коллембол на мультифункциональность горелых лесов Смоленско-Приволжского биома (Рис. 8).

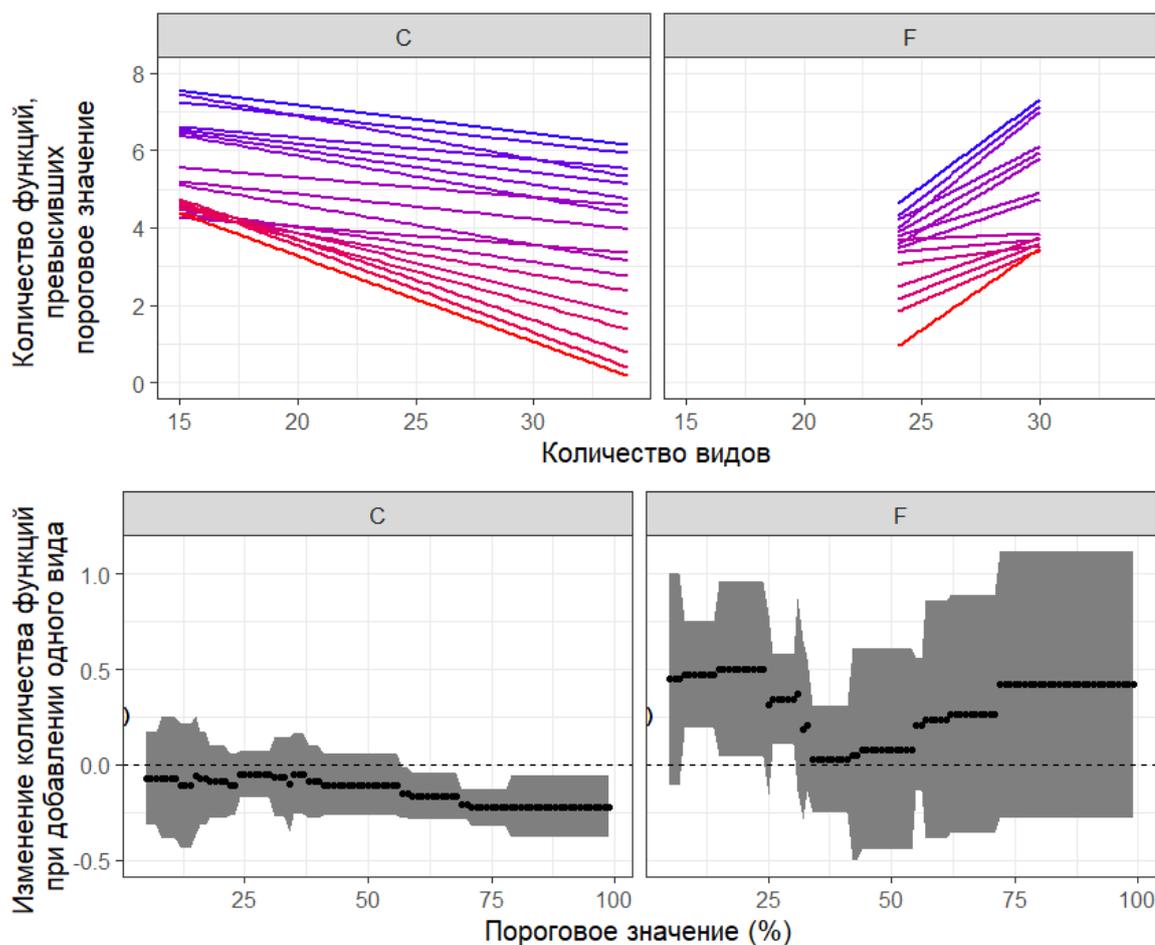


Рис. 8. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Смоленско-Приволжского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для горелых участков Днепровско-Приволжского биома при расчете влияния разнообразия коллембол на мультифункциональность значения T_{\min} и T_{\max} получены не были. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 37%, R_{mde} равно 0.34. Влияние разнообразия отмечается для всех пороговых значений, оставаясь при этом на относительно невысоком уровне. Для контрольных участков значения T_{\min} и T_{\max} составили 5 и 42% соответственно. Однако для контрольных участков не были получены значения T_{mde} и R_{mde} . Таким образом, видовое разнообразие коллембол не влияет на функционирование данных экосистем (Рис. 9).

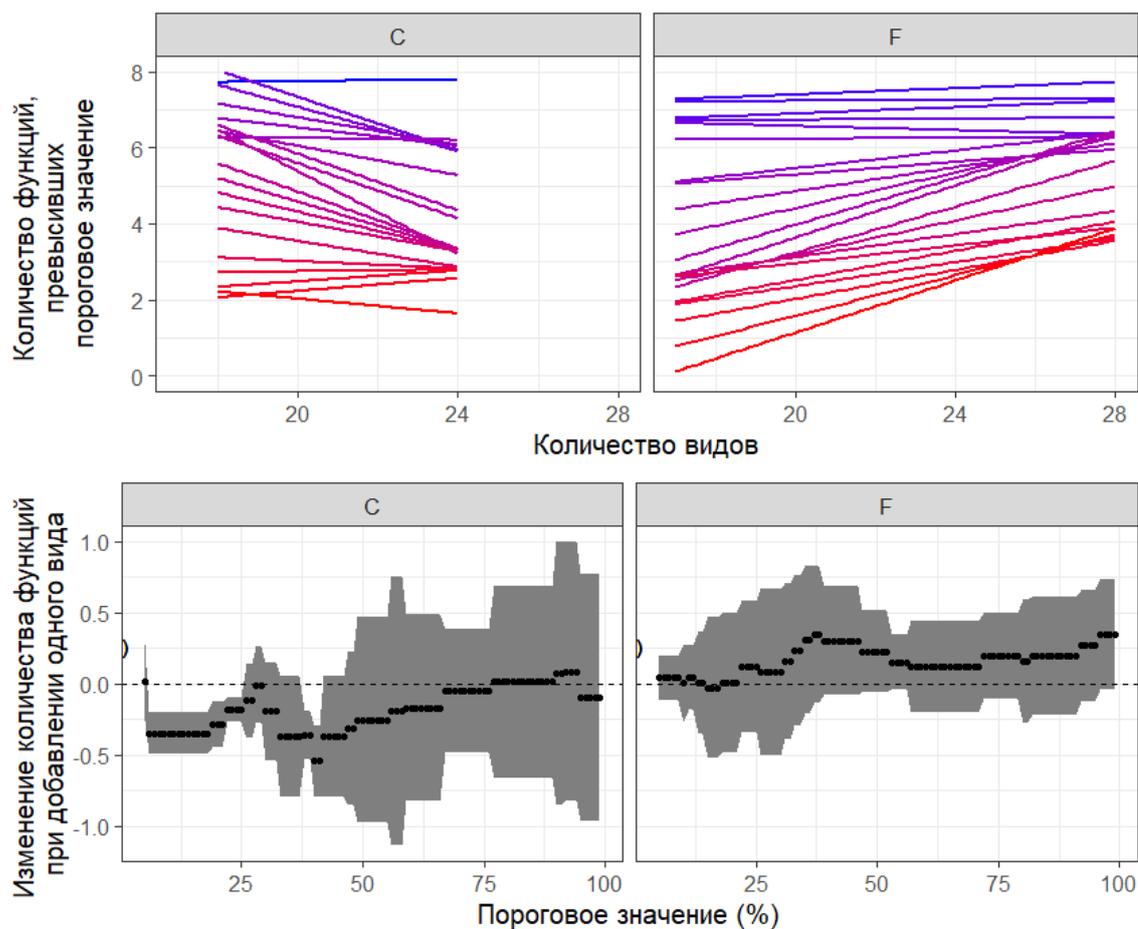


Рис. 9. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на multifunctionality горелых (F) и негорелых (C) экосистем Днепровско-Приволжского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для контрольных участков Утришко-Туапсинского оробилома при расчете влияния разнообразия коллембол на multifunctionality значения T_{\min} и T_{\max} составили 8 и 16% соответственно, однако наибольшее влияние отмечается при пороговом значении 35%, R_{mde} равно 0.31. При этом влияние разнообразия коллембол на контрольных участках отмечается в основном при средних пороговых значениях (от 25 до 65%). На гарях значение T_{\max} определено не было, T_{\min} равно 27%. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 28%, R_{mde} равно 0.19. Отмечается высокое влияние биоразнообразия коллембол в горелых лесах рассматриваемого биома при всех пороговых значениях.

Таким образом, видовое разнообразие коллембол имеет влияние на multifunctionality всех исследуемых гарей при высоких пороговых значениях. Наиболее высокие значения отмечаются для Кольско-Карельского и

Утришко-Туапсинского биомов. При этом для контрольных участков сильная связь между показателями обнаруживается только в Ладожско-Вычегодском биоме.

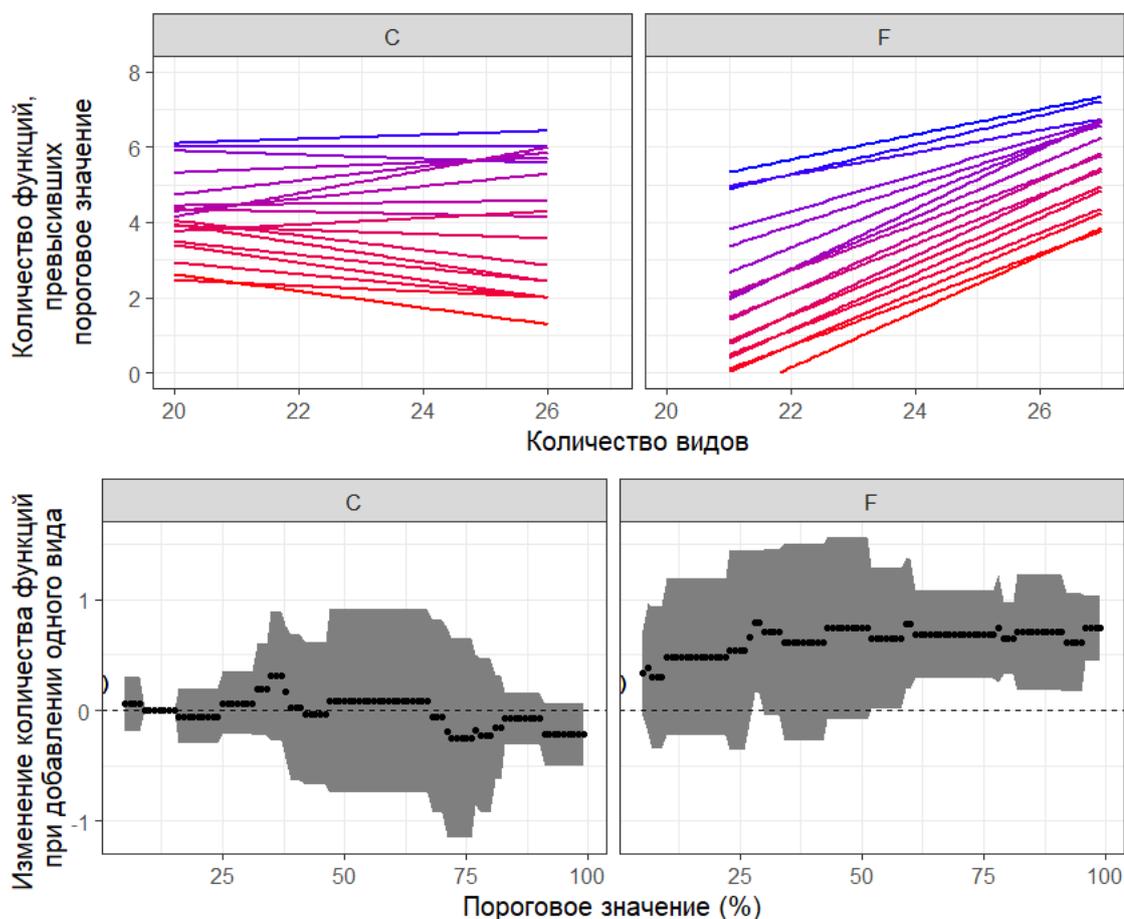


Рис. 10. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Утришко-Туапсинского оробиома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для контрольных участков Кольско-Карельского биома при расчете влияния разнообразия мезофауны на мультифункциональность значения T_{\min} и T_{\max} получены не были. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 68%, R_{mde} равно 1. В свою очередь для гарей значения T_{\min} и T_{\max} составили 71 и 84% соответственно. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом значении 82%, R_{mde} равно 1.2. Таким образом, мезофауна оказывает сильное влияние при высоких пороговых значениях на мультифункциональность в горелых лесах биома, однако в негорелых лесах наибольшее влияние наблюдается при средних пороговых значениях, что свидетельствует о большей важности группы на гарях нежели на контрольных участках (Рис. 11).

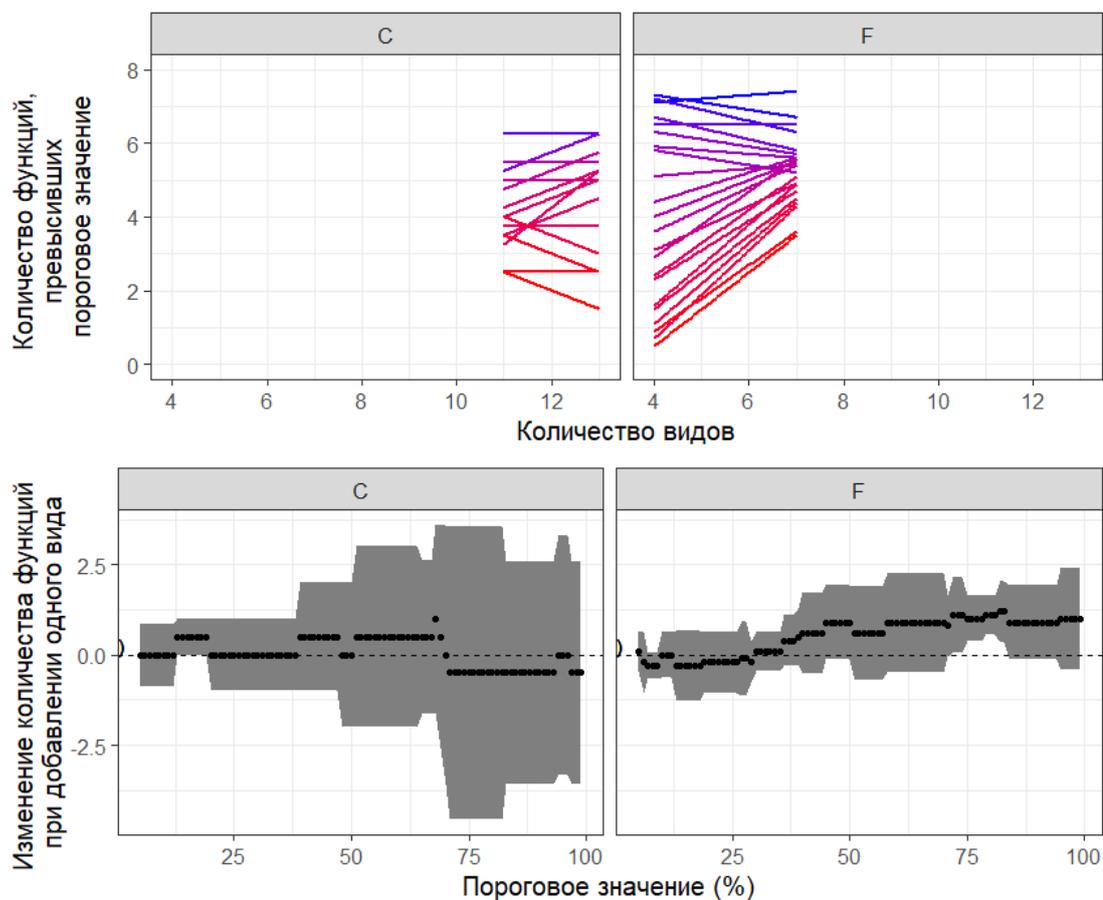


Рис. 11. Влияние изменения видового разнообразия почвенной мезофауны на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Кольско-Карельского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для контрольных участков в Ладожско-Вычегодском биоме ни одно из значений, показывающих влияние разнообразия мезофауны на мультифункциональность, получено не было. Это может быть связано с отсутствием влияния видового богатства мезофауны на функционирование контрольных участков. Для гарей значения T_{\min} и T_{\max} получены не были. Наибольшее влияние отмечается при пороговом значении 64%, R_{mde} равно 0.14. Таким образом, отмечается относительно невысокое влияние разнообразия мезофауны на функционирование горелых лесов биома, более всего проявляющееся при средних пороговых значениях (Рис. 12).

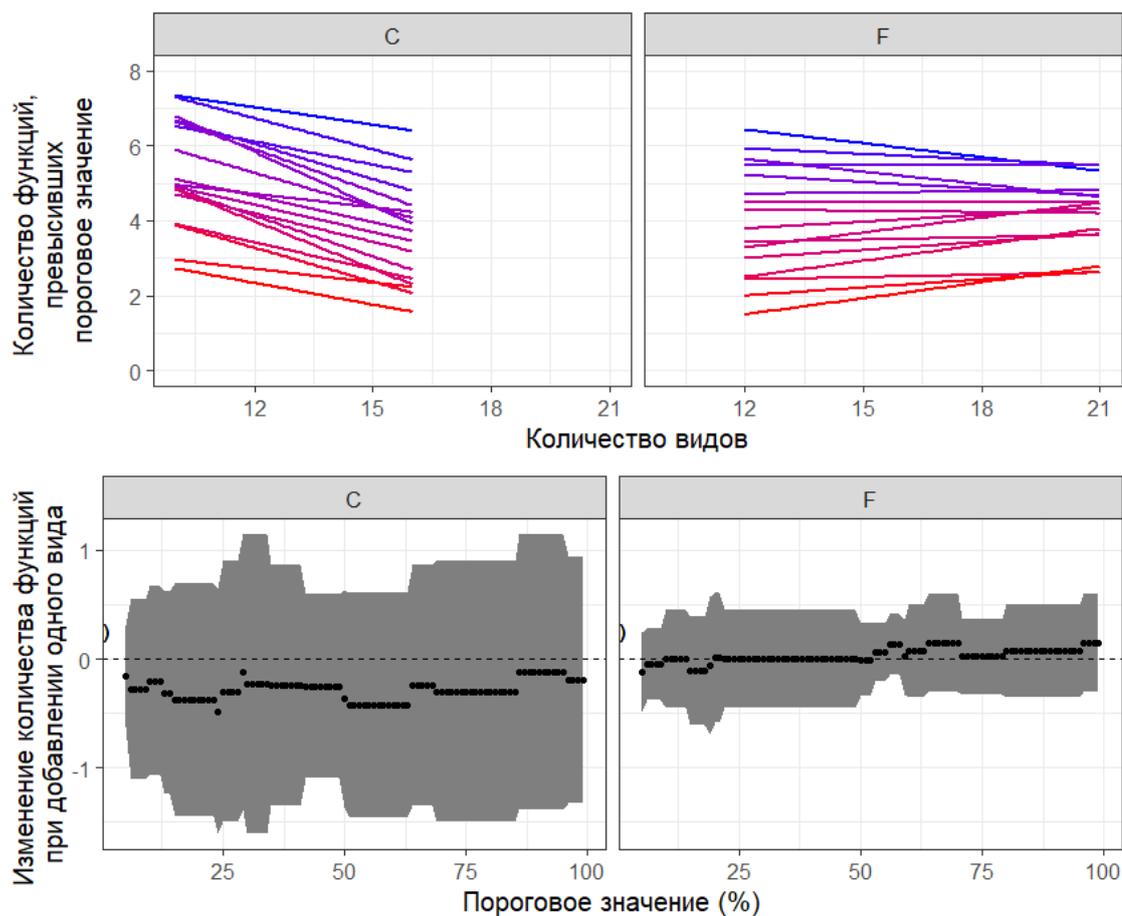


Рис. 12. Влияние изменения видового разнообразия почвенной мезофауны на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Ладожско-Вычегодского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

При расчете влияния разнообразия мезофауны на мультифункциональность на контрольных участках Смоленско-Приволжского биома были получены значения T_{\min} и T_{\max} (21 и 57% соответственно); для гарей значения получены не были. Наибольшее влияние на гарях достигается при пороговом значении 62%, R_{mde} равно 0.11; наибольшее влияние на контрольных участках достигается при пороговом значении 34%, R_{mde} равно 0.17. Таким образом, видовое богатство мезофауны в Смоленско-Приволжском биоме влияет как на функционирование горелых лесов, так и негорелых, так как сохраняет высокие значения связи и при высоких пороговых значениях (Рис. 13).

Для горелых участков Днепровско-Приволжского биома при расчете влияния разнообразия мезофауны на мультифункциональность значения T_{\min} и T_{\max} получены не были. Наибольшее влияние разнообразие оказывает при пороговом

значении 39%, R_{mde} равно 0.22. Влияние разнообразия отмечается для всех пороговых значений, за исключением самых низких (до 10%), оставаясь при этом на относительно невысоком уровне. Для контрольных участков значения T_{min} и T_{max} составили 5 и 42% соответственно. На графике тем не менее отмечается значительное влияние разнообразия мезофауны при пороговых значениях выше 55%, что может свидетельствовать о недостоверности полученных результатов (Рис. 14).

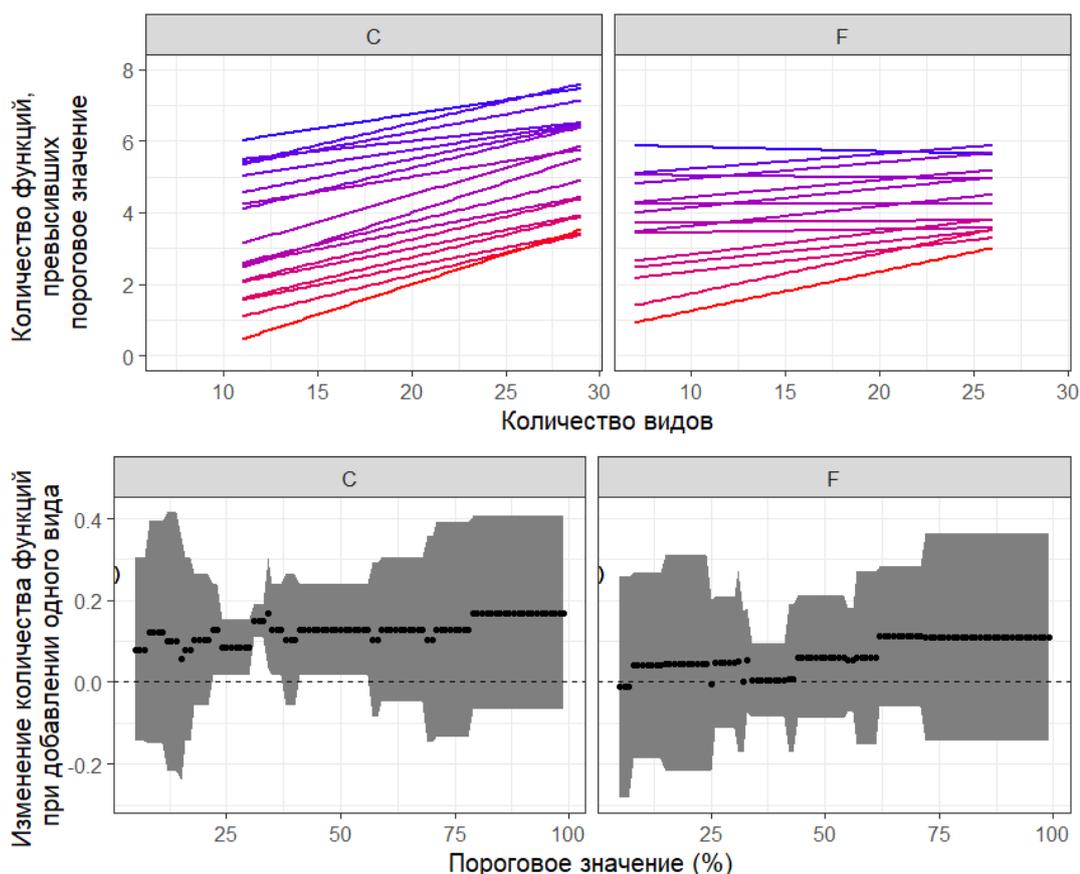


Рис. 13. Влияние изменения видового разнообразия почвенной мезофауны на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Смоленско-Приволжского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Для контрольных участков Утришко-Туапсинского оробитома при расчете влияния разнообразия мезофауны на мультифункциональность значения T_{min} и T_{max} составили 8 и 16% соответственно, однако наибольшее влияние отмечается при пороговом значении 35%, R_{mde} равно 0.17. При этом влияние разнообразия мезофауны на контрольных участках отмечается при средних пороговых значениях (от 25 до 75%). На горячих значения T_{min} и T_{max} определены не были. Наибольшее

влияние на гаях разнообразие оказывает при пороговом значении 59%, R_{mde} равно 0.35. Отмечается значительное влияние разнообразия мезофауны на функционирование горелых экосистем биома (Рис. 15).

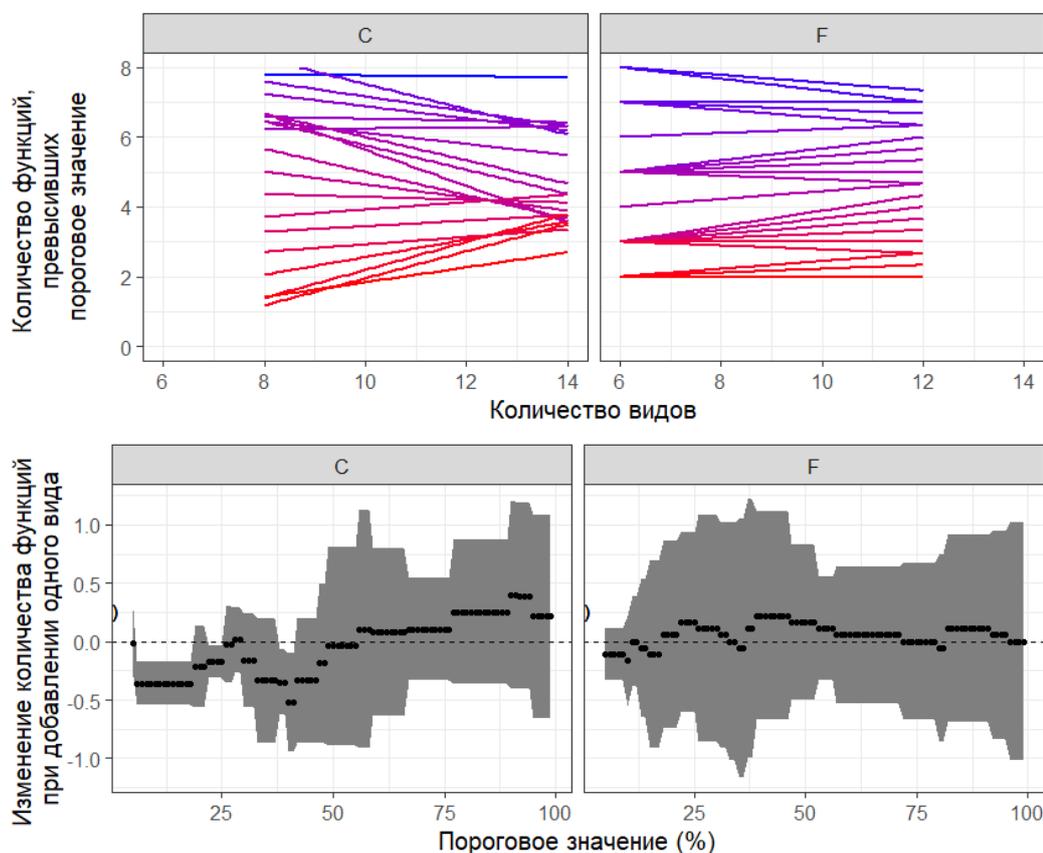


Рис. 14. Влияние изменения видового разнообразия почвенной мезофауны на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Днепровско-Приволжского биома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Разнообразие почвенной мезофауны играет важную роль в функционировании как горелых, так и негорелых лесов Кольско-Карельского биома. Также отмечено значительное влияние видового богатства мезофауны на мультифункциональность гарей Утришко-Туапсинского оробеома.

По результатам анализа влияния двух различных групп почвенной биоты на функционирование различных экосистем находящихся в различных по природным условиям биомах отмечается, что влияние разнообразия группы на мультифункциональность группы изменяется в различных биомах, однако

изменение уровня этого влияния не происходит согласно закону географической зональности.

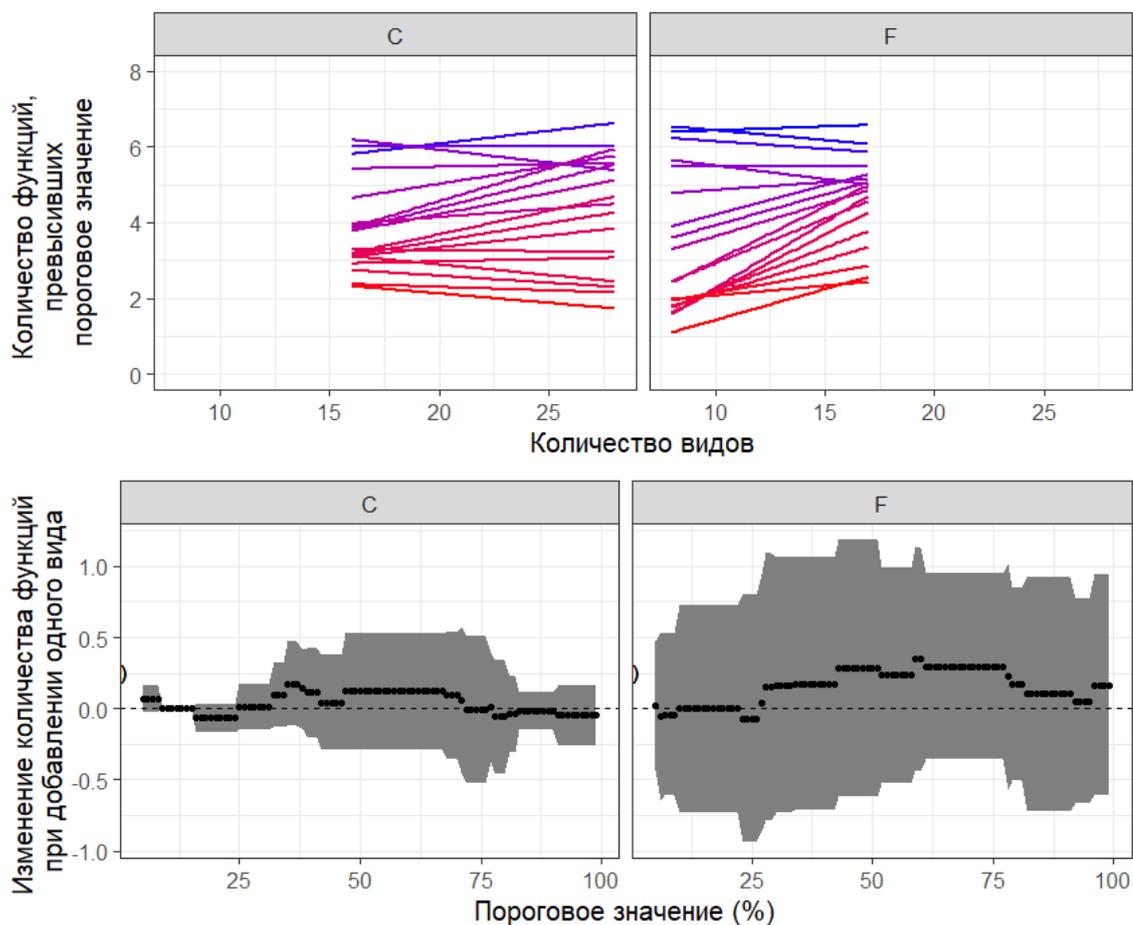


Рис. 15. Влияние изменения видового разнообразия почвенной мезофауны на мультифункциональность горелых (F) и негорелых (C) экосистем Утришко-Туапсинского оробиома (от синего к красному увеличивается пороговое значение)

Оценка использованного метода выявления связи между биоразнообразием и функционированием экосистемы

Для контрольных участков ни для одной из функций не было выявлено достоверного ($p < 0.05$) влияния видового разнообразия коллембол (Рис. 16, 17). Однако при расчете индекса мультифункциональности было показано, что влияние разнообразия коллембол на функционирование негорелых участков имеется (Рис. 4).

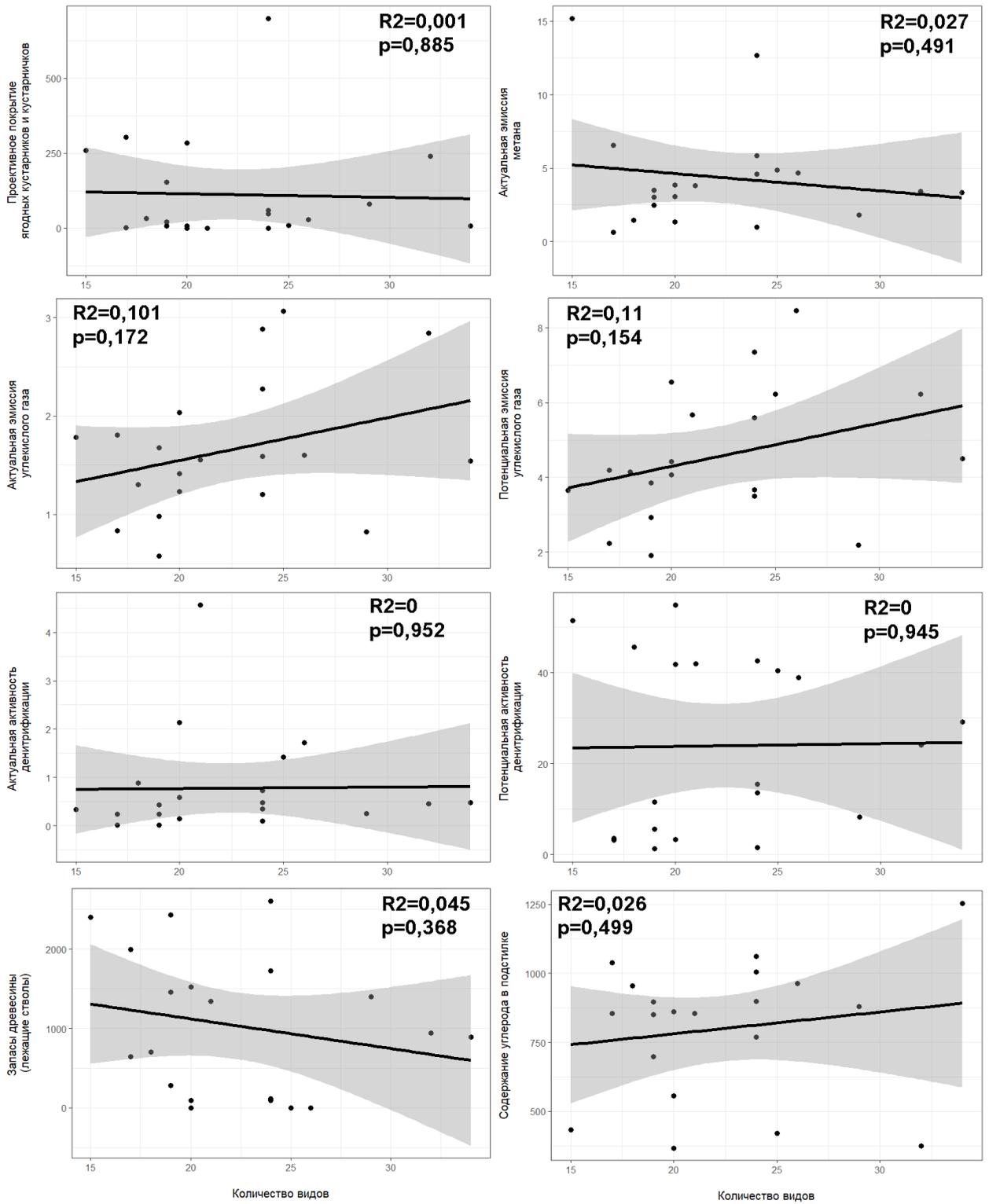


Рис. 16. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на выполнение некоторых экосистемных функций негорелых лесов

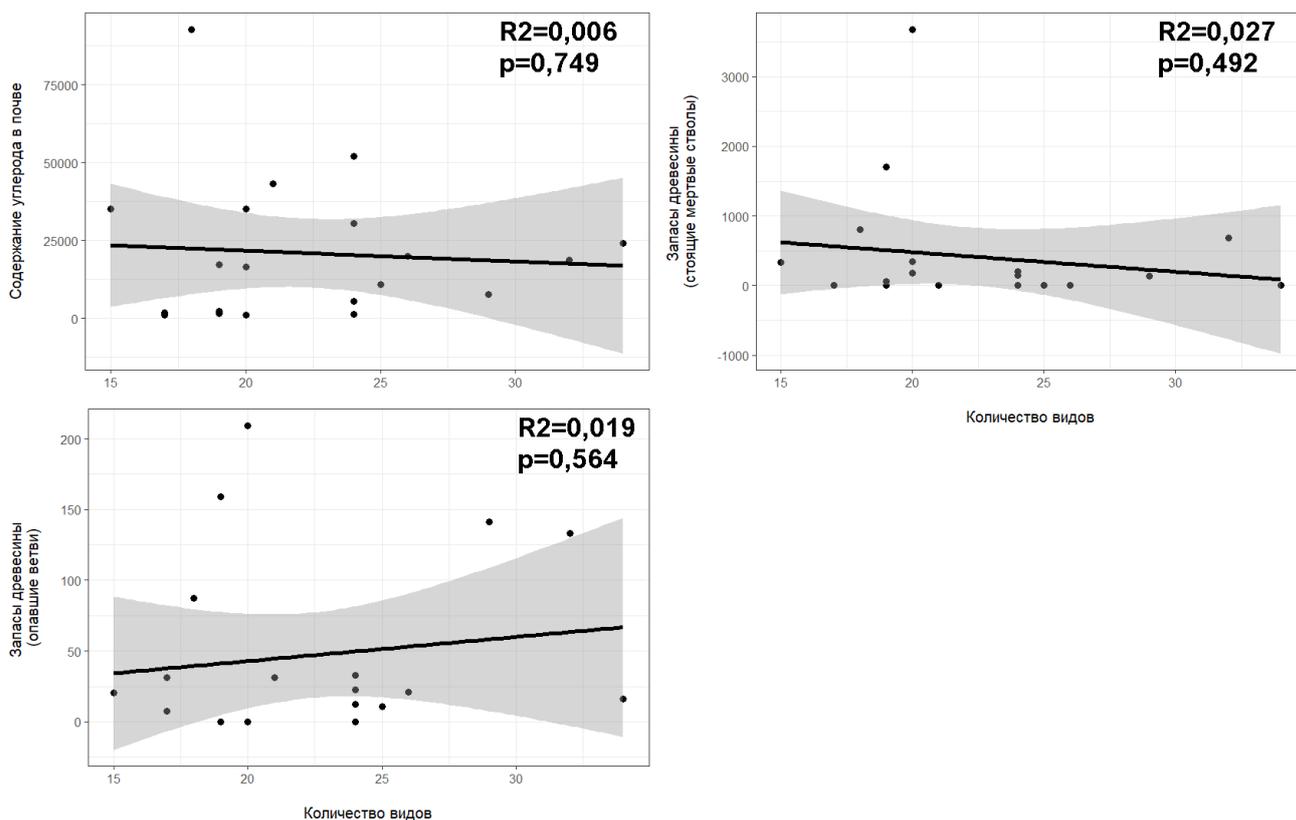


Рис. 17. Влияние изменения видового разнообразия (коллемболы) на выполнение некоторых экосистемных функций негорелых лесов

На горях разнообразие коллембол статистически значимо влияло только на потенциальную активность денитрификации ($p = 0.001$) и содержание углерода в почве ($p = 0.022$), однако коэффициенты корреляции для обеих функций относительно невысоки (0.44 и 0.26 соответственно). Таким образом, по результатам оценки влияния разнообразия на отдельные функции сильной связи не обнаруживается (Рис. 18, 19). Однако при расчете индекса мультифункциональности было выявлено, что видовое богатство коллембол оказывает достаточно сильное влияние на функционирование лесных экосистем после пожаров (Рис. 4).

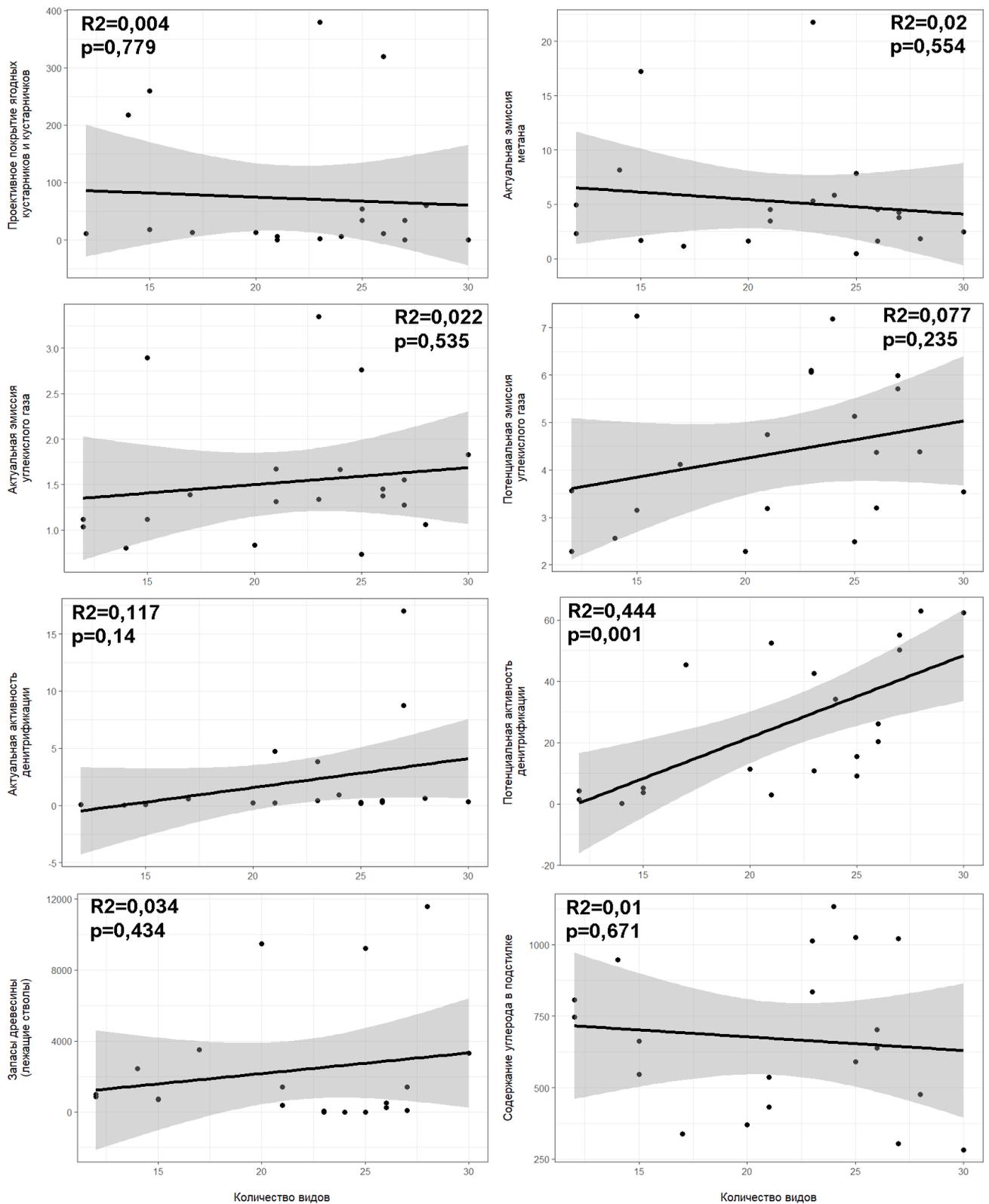


Рис. 18. Влияние изменения видового разнообразия коллембол на выполнение некоторых экосистемных функций горелых лесов

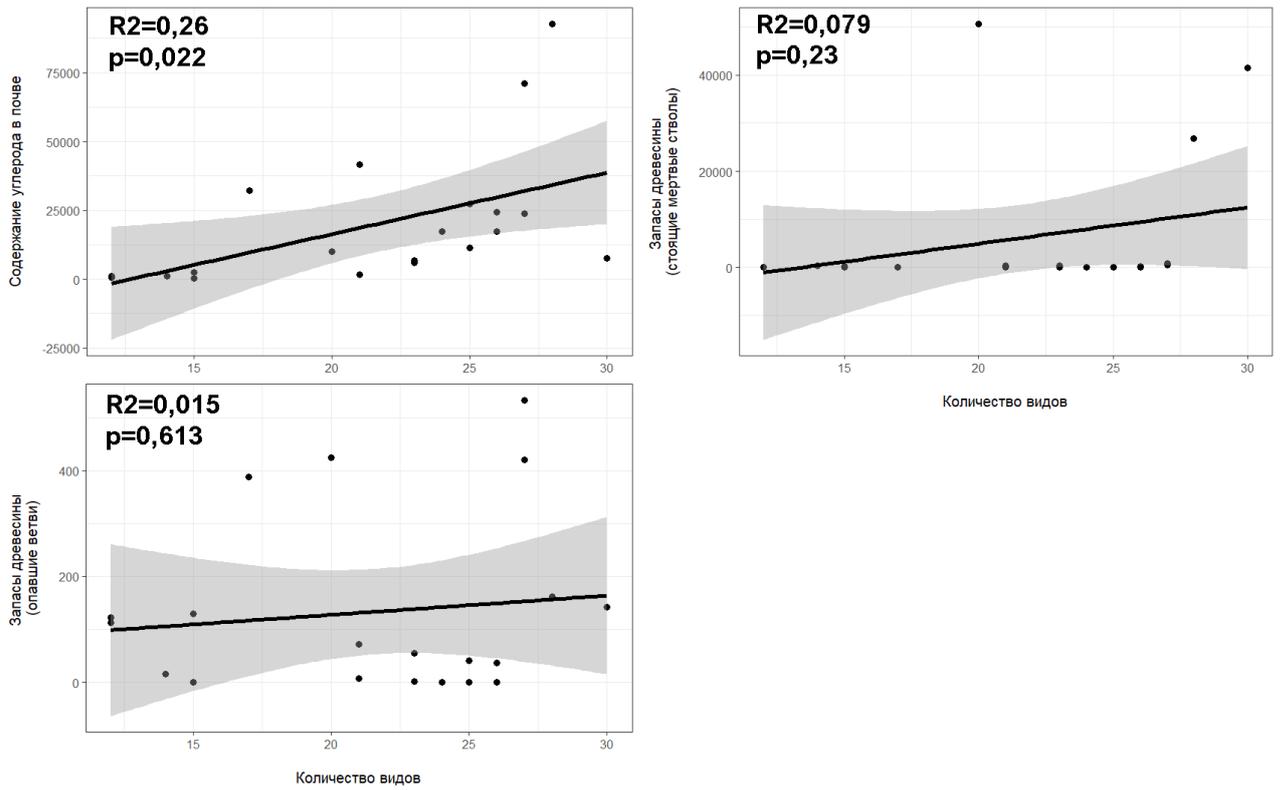


Рис. 19. Влияние изменения видового разнообразия (коллемболы) на выполнение некоторых экосистемных функций горелых лесов

Выводы

1. Почвенная фауна (раковинные амебы, коллемболы, мезофауна) является одним из факторов функционирования горелых и негорелых лесов в европейской части России
2. Наибольшее влияние на функционирование лесных экосистем после пожаров среди изученных групп почвенной фауны оказывает видовое разнообразие коллембол; для негорелых участков отмечается влияние разнообразия мезофауны. Видовое разнообразие раковинных амеб не влияет ни на функционирование горелых, ни контрольных участков.
3. Видовое разнообразие коллембол положительно влияет на мультифункциональность всех исследуемых гарей, наибольшие значения отмечены для Кольско-Карельского и Утришко-Туапсинского биомов. При этом для контрольных участков сильная связь между разнообразием коллембол и функционированием экосистем обнаруживается только в Ладожско-Вычегодском биоме.
4. Разнообразие почвенной мезофауны положительно связано с индексом мультифункциональности как горелых, так и негорелых лесов Кольско-Карельского биома, а также гарей Утришко-Туапсинского биобиома.

Список литературы

1. Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. – Издательство Московского университета, 1983. – 249 с.
2. Борисенков Е. П., Пасецкий В. М. Тысячелетняя летопись необычайных явлений природы – М.: Мысль, 1988.– 524 с.
3. Валендик Э. Н., Матвеев П. М., Софронов М. А. Крупные лесные пожары – М.: Наука, 1979. – 198 с.
4. Гвоздецкий Н. А. Физико-географическое районирование СССР: характеристика реиональных единиц. – Издательство Московского университета, 1968. – 575 с.
5. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. – М.: Наука, 1965. – 278 с.
6. Гонгальский К. Б. Лесные пожары и почвенная фауна. – КМК Scientific Press, 2014. – 174 с.
7. Гонгальский К. Б. Структурно-функциональная организация почвенной биоты после лесных пожаров. Дис. док. биол. наук. – М., 2018. – 334 с.
8. Гонгальский К. Б., Кузнецова Д. М., Филимонова Ж. В., Шахаб С. В. Распространение и экология инвазивного вида мокриц *Hyloniscus riparius* (C. Koch, 1838) (Isopoda, Oniscida, Trichoniscidae) в России // Росс. журн. биол. инвазий. – 2013. – №1. – С. 2–7.
9. Гончаров А. А., Тиунов А. В. Трофические цепи в почве // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74(6). – С. 450–462.
10. Грибова С. А., Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. (ред.). Растительность европейской части СССР. – Наука, 1980. – 236 с.
11. Добровольский Г. В., Никитин Е. Д. Экологические функции почвы – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 136 с.
12. Ильина Л. В. Растительность в послепожарной сукцессии (по наблюдениям в Окском заповеднике) // Природные экосистемы и их охрана. Сборник научных трудов. – М.: ВНИИприрода, 1981. – С. 67–72.

13. Карта "Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий" (м.1: 800 000) // Серия карт природы для высшей школы / гл. ред. Огуреева Г.Н. - М.: Экор, 1999.
14. Макунина А.А. Физическая география СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 135 с.
15. Огуреева Г. Н. и др. Карта "Биомы России". – 2018.
16. Рахлеева А. А., Корганова Г. А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амеб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – №. 12. – С. 1427-1436.
17. Сафонов М. А. Пирогенные сукцессии микоценозов ксилотрофных грибов // Сиб. экол. журн. – 2006. – Т. 13. – С. 325–329.
18. Тишков А. А. Биосферные функции природных экосистем России – М.: Наука, 2005. – 309 с.
19. Archibald S. et al. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2013. – V. 110. – №. 16. – P. 6442-6447.
20. Bardgett, R. D., van der Putten W. H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning // Nature. – 2014. – V. 515. – P. 505–511.
21. Barnes A.D., Jochum M., Lefcheck J.S., Eisenhauer N., Schreiber C., O'Connor M.I., de Ruiter P., Brose U. Energy flux: The link between multitrophic biodiversity and ecosystem functioning // Trends in ecology & evolution. – V. 33. – №3. – 2018. – P. 186-197.
22. Bender S. F., Wagg C., van der Heijden M. G. A. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability // Trends in ecology & evolution. – 2016. – V. 31. – №. 6. – P. 440-452.
23. Beringer J. et al. Savanna fires and their impact on net ecosystem productivity in North Australia // Global Change Biology. – 2007. – V. 13. – №. 5. – P. 990-1004.
24. Byrnes J. E. K. et al. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions // Methods in Ecology and Evolution. – 2014. – V. 5. – №. 2. – P. 111-124.

25. D'Antonio C., Vitousek P. Biological invasions by exotic grasses, the grass-fire cycle and global change // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1992. – V. 23. – P. 63–88.
26. de Vries F. T. et al. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 2013. – V. 110. – P. 14296–14301.
27. Delgado-Baquerizo M. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems // *Nature communications.* – 2016. – V. 7. – P. 10541.
28. Duffy J. E., Richardson, J.P., Canuel, E.A. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds // *Ecology Letters.* – 2003. – V. 6. – P. 637–645.
29. FAO. / World reference base for soil resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. – Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2014. – 181 p.
30. Fernandes P. M., Rigolot E. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) // *Forest Ecology and Management.* – 2007. – V. 241. – №. 1-3. – P. 1-13.
31. Flannigan M. D., Stocks B.J., Wotton B.M. Climate change and forest fires // *Sci. Total Environ.* – 2000. – V. 262. – P. 221–229.
32. Gamfeldt L. et al. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species // *Nature communications.* – 2013. – V. 4. – P. 1340.
33. Gamfeldt L., Hillebrand H., Jonsson P. R. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning // *Ecology.* – 2008. – V. 89. – №. 5. – P. 1223-1231.
34. Hooper D. U., Vitousek P. M. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling // *Ecological monographs.* – 1998. – V. 68. – №. 1. – P. 121-149.
35. Ikeda H. et al. Can the invasive earthworm, *Amyntas agrestis*, be controlled with prescribed fire? // *Soil Biology and Biochemistry.* – 2015. – V. 82. – P. 21-27.
36. Isbell F. et al. Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places // *Ecology letters.* – 2018. – V. 21. – №. 6. – P. 763-778.
37. Keeley J. E. Fire and invasive species in Mediterranean-climate ecosystems of California // *Proceedings of the invasive species workshop: the role of fire in the control and spread of invasive species. Fire Conference.* – 2000. – P. 81-94.

38. Lehtonen, H., Kolström T. Forest fire history in Viena Karelia, Russia // Scand. J. For. Res. – 2000. – V. 15. – P. 585–590.
39. Randerson J. T. et al. The impact of boreal forest fire on climate warming // Science. – 2006. – V. 314. – №. 5802. – P. 1130-1132.
40. Van Wagner C. E. et al. Fire and red pine // Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference. – Tall Timbers Research Station Tallahassee, FL, 1970. – V. 10. – P. 211-219.
41. Zavaleta E. S. et al. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2010. – V. 107. – №. 4. – P. 1443-1446.

Приложение 1

Индекс	T _{min}	T _{max}	T _{mde}	R _{mde}
Все размерные группы, все зоны				
C	NA	NA	0.09	0.0418
F	0.09	0.13	0.12	0.0581
Раковинные амёбы, все зоны				
C	0.23	0.90	NA	NA
F	0.27	0.76	NA	NA
Коллемболы, все зоны				
C	0.68	0.73	0.08	0.1016
F	NA	0.90	0.12	0.1888
Мезофауна, все зоны				
C	NA	NA	0.08	0.0612
F	NA	NA	0.11	0.1041
Коллемболы, Кольско-Карельский биом				
C	NA	NA	NA	NA
F	0.28	0.3	0.95	0.8333
Коллемболы, Ладожско-Вычегодский биом				
C	NA	NA	0.3	0.3731
F	NA	NA	0.19	0.1823
Коллемболы, Смоленско-Приволжский биом				
C	0.56	NA	NA	NA
F	0.07	0.31	0.15	0.5
Коллемболы, Днепровско-Приволжский биом				
C	0.05	0.42	NA	NA
F	NA	NA	0.37	0.3425
Коллемболы, Утришко-Туапсинский оробиом				
C	0.08	0.16	0.35	0.3077
F	0.27	NA	0.28	0.7963
Мезофауна, Кольско-Карельский биом				
C	NA	NA	0.68	1

F	0.71	0.84	0.82	1.2
Мезофауна, Ладожско-Вычегодский биом				
C	NA	NA	NA	NA
F	NA	NA	0.64	0.1429
Мезофауна, Смоленско-Приволжский биом				
C	0.21	0.57	0.34	0.1698
F	NA	NA	0.62	0.1122
Мезофауна, Днепровско-Приволжский биом				
C	0.05	0.42	NA	NA
F	NA	NA	0.39	0.2222
Мезофауна, Утришко-Туапсинский оробиом				
C	0.08	0.16	0.35	0.1728
F	NA	NA	0.59	0.3469