

И.В. БАЛЯЗИН

Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН,
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1, Россия, grave79@mail.ru**ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЗООЦЕНОЗОВ ПОЧВ
В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ ЮГА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ**

Предложено использование сравнительно-географического подхода при исследовании восстановления постпирогенных сообществ почвенных беспозвоночных. Применение данного метода позволяет существенно упростить идентификацию состояния зооценозов почв. Кроме того, повышается оперативность оценки направленности хода сукцессий нарушенных ландшафтов лесных геосистем юга Восточной Сибири. Прямое воздействие огня на растительный покров и верхние слои почв вызывает катастрофические изменения «жизненного пространства» обитающих в почвах беспозвоночных. Даже непродолжительные пожары приводят к значительным преобразованиям структурно-численных характеристик зооценозов почв. Механизмы восстановления почвенно-биотических сообществ инициируются практически сразу по окончании воспламенения, однако восстановительные процессы протекают в зависимости от микроклиматических условий и местоположения территории. На первоначальном этапе восстановления на поврежденных участках возникает «экотонный эффект», действие которого постепенно нивелируется (при определенных условиях), и дальнейшие изменения в постпирогенных сообществах связаны с увеличением таксономического разнообразия, восстановлением структуры населения и ростом биопродуктивности зооценозов почв. Ограниченная миграционная способность почвенной биоты в совокупности с зависимостью от многих внешних факторов (физико-химических, микроклиматических и т. д.) делает возможным применение полученной статистической информации как наиболее достоверной, при экологическом контроле состояния ландшафтов, испытывающих различное внешнее воздействие. Сообщества почвенных беспозвоночных становятся одними из самых удобных тест-объектов преобразований в восстанавливаемых экосистемах. Исследования, направленные на понимание формирования ответной реакции зооценозов почв с применением сравнительно-географического подхода, позволяют выйти на прогнозный уровень.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, сравнительно-географический подход, постпирогенное восстановление, структура и таксономическое разнообразие.

I.V. Balyazin

V.B. Sochava Institute of Geography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
664033, Irkutsk, ul. Ulan-Batorskaya, 1, Russia, grave79@mail.ru**RECOVERY OF SOIL ZOOCENOSES
IN PINE FORESTS OF THE SOUTH OF EASTERN SIBERIA**

This paper suggests that the comparative-geographical approach should be used in the study of the recovery of post-pyrogenic communities of soil invertebrates. This method greatly eases identification of the state of soil zoocenoses; furthermore, it improves the efficiency of assessment and the direction of the course of successions of disturbed landscapes in forest geosystems in the south of Eastern Siberia. The direct effect of fire on vegetation cover and on the upper soil layers causes catastrophic changes in the “living space” for the invertebrates living in soils. Even fires of short duration lead to significant changes in the structural and numerical characteristics of soil zoocenoses. The recovery mechanisms of soil biotic communities are initiated almost immediately after the end of the ignition. However, the course of recovery processes proceeds depending on the microclimatic conditions and the location of the territory. At the initial stages of recovery, in damaged areas, an “ecotonic effect” arises, the operation of which is gradually leveled out (under certain conditions) and further changes in post-pyrogenic communities proceed along the path of increasing taxonomic diversity, restoring the structure of the population and increasing the bioproduktivty of soil zoocenoses. The limited migration capacity of the soil biota, combined with its dependence on many external factors (physicochemical, microclimatic, etc.), makes it possible to use the statistical information obtained as the most reliable in ecological monitoring of the state of landscapes experiencing various external influences. Soil invertebrate communities are becoming some of the most convenient test objects for transformation in regenerating ecosystems. Studies aimed at understanding the formation of the “response” of soil zoocenoses using a comparative geographical approach permit the predicted level to be reached.

Keywords: soil mesofauna, comparative geographical approach, post-pyrogenic restoration, structure and taxonomic diversity.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия в мировой науке усилился интерес к изменению биологического разнообразия почвенной биоты при возрастающей антропогенной нагрузке. Увеличение площади пространства и частоты лесных возгораний — одна из наиболее актуальных проблем. Воздействие лесных пожаров на биотопы в разных частях планеты имело место задолго до появления человека. Изучение глобального влияния пирогенного фактора на протяжении длительного срока позволит понять, как функционирует биота с точки зрения адаптивных механизмов и ее распределения в экосистеме [1].

Степень воздействия пирогенного фактора, а также последующее восстановление биологического компонента почвы зависит от типа пожара, его интенсивности и от экологической устойчивости отдельных компонентов лесного сообщества и экосистемы в целом [2]. На формирование, возникновение и сезонное распределение лесных палов в основном влияют антропогенные и природно-климатические факторы [3]. Огонь долгое время был и будет основным трансформирующим агентом во многих наземных биомах. Его воздействие можно рассматривать в ряду существенных нарушений, которые могут разрушать экосистемы. Согласно классическому определению, нарушение — это проявление всякого относительно дискретного события во времени, которое разрушает структуру экосистемы, сообществ или популяций и изменяет условия обитания, доступность субстрата или так называемой физической среды [4]. Согласно долгосрочным климатическим прогнозам, предполагается, что пирогенный сезон станет более продолжительным и это приведет к увеличению числа пожаров и площади их распространения [5]. Более раннее таяние снега способствует уменьшению влажности подстилочного комплекса и верхних горизонтов почв и, соответственно, накоплению горючего сухостоя в лесах во время пирогенного сезона, в результате чего значительная часть лесных ландшафтов оказывается в зоне с высокой степенью воспламенения [6]. Каждый пожар оставляет отпечаток в ландшафте, а многочисленные переменные, которые влияют на характер распространения огня, могут сделать последствия любого индивидуального пресса крайне непредсказуемыми [7]. Оценка воздействия таких явлений на жизнедеятельность и существование зооценозов почв является одной из ключевых проблем при изучении экологического функционирования лесных биогеоценозов. При исследованиях в данной области необходимо учитывать способность экосистем к восстановлению и ее динамику в пространстве [8]. Прямое влияние пирогенного фактора ведет к перестройке таксономической и трофической структуры сообществ беспозвоночных.

Межпожарный интервал в лесах умеренного пояса Евразии сократился в среднем до 5–12 лет, а в некоторых регионах Сибири до 1–2 лет. Сегодня на юге Сибири гари занимают до 30 % лесопокрытой площади. Особенно масштабные пирогенные изменения происходят на окраинах таежной зоны, где наиболее активно взаимодействуют, усиливая друг друга, потепление климата и антропогенное вмешательство. Частота и интенсивность пожаров зависят от климата, характера и количества доступного горючего материала, а также от воздействия хозяйственной деятельности человека [9]. В результате этого в светлохвойных лесах на легких почвах пожары порой представляют собой отдельные пятна на общем ландшафтном фоне, а доминирующий тип экосистем [10].

На территории исследования изменения компонентов природных комплексов связаны с пожарами и их последствиями. К одним из опосредованных рецепторов такого влияния можно отнести зооценозы почв [11]. При этом пирогенный фактор воздействует на растительный покров (наблюдается повреждение, угнетение древостоя, нарушение корневой системы растений, трансформация травяно-кустарничкового и мохового покрова), на почвы и подстилку (происходит разрушение подстилки, ухудшение водного и воздушного режимов, уплотнение верхних слоев почвы, изменение физико-химических свойств) [12].

Проблемы пространственно-временной дифференциации биоты занимают ведущее место при экологической реставрации нарушенных биотических сообществ, оценке сбалансированности био разнообразия и устойчивости экосистем и ландшафтов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Неоспоримое преимущество в биоиндикационных исследованиях почвенных беспозвоночных перед другими группами животных заключается в том, что они ведут малоподвижный образ жизни и не способны к длительным миграциям на значительные расстояния. Основная роль почвенных беспозвоночных заключается в трансформации органического вещества, они участвуют в почвообразова-

тельных процессах, являются структурно-функциональной составляющей любого биогеоценоза. Мезонаселение почв связано со средой обитания, что позволяет рассматривать основные черты зооценозов как одну из характеристик динамического состояния геосистем.

При геоэкологических исследованиях используются методические приемы различных отраслей науки, в частности географии, экологии, биологии и др. Это, с одной стороны, способствует всестороннему изучению объектов исследования, а с другой — позволяет находить нестандартные пути решения геоэкологических задач. Сравнительно-географический метод лежит в основе любой классификации объектов и явлений природы. Различают два основных аспекта его применения. Первый связан с использованием метода аналогий, который представляет собой сопоставление слабо изученного или неизвестного объекта с хорошо изученным. Второй аспект состоит в сравнении одинаково изученных объектов, при этом возможны два пути их сравнения. Можно сравнивать объекты, находящиеся на одинаковой стадии развития, и устанавливать их сходство и различие, искать и находить причины, обуславливающие их сходство. Это позволит сгруппировать объекты по сходству, а затем применить характеристики однотипных объектов для рекомендаций по их использованию, прогнозированию дальнейшего развития и т. д. Другой путь заключается в сравнении объектов, существующих одновременно, одинаково изученных, но находящихся на разной стадии развития. Этот путь дает возможность раскрыть стадии развития близких по генезису объектов [13].

В настоящей работе рассматриваются особенности функционирования зооценозов почв, а также их взаимосвязей с окружающей средой в постпирогенных сообществах лесных геосистем юга Восточной Сибири на примере ключевых участков. С помощью структурно-временных показателей состояния комплексов почвенных беспозвоночных, полученных во время исследования, можно оценить конкретное состояние ландшафтов. Наполнение этой модели информативными данными из таблиц и графиков вносит дополнительные преимущества в формирование содержательной части анализа динамики восстановительных процессов, происходящих в постпирогенных сообществах. Наблюдения за послепожарной динамикой комплексов почвенной мезофауны проводились на двух модельных участках — Шунерский бор (Шушенский район Красноярского края) и Русская Аларь (Черемховский район Иркутской области). Данная территория приурочена к лесостепной зоне, где климатические условия обеспечивают повышенную пожароопасность лесов светлохвойных пород. Модельные участки располагаются в районах с высокой антропогенной нагрузкой (сельское хозяйство, вырубки и т. п.). К лесам примыкают крупные сельскохозяйственные объекты (пашни, сенокосы) и большое количество поселений (поселки, станицы). Периодичность лесных возгораний различного типа (верховых, низовых), преимущественно антропогенной природы, нередко связана с сезонными особенностями аграрных работ, проводимых на соседних участках, — с весенним бесконтрольным выжиганием старой травянистой растительности на сенокосах и залежах.

Пробные площади находятся на надпойменной террасе правого берега р. Енисей и левого берега р. Белой. Первый участок представляет собой сосновый злаково-разнотравно-зеленомошный лес с примесью березы, относящийся к южнотаежным соснякам на аллювиальной темногумусовой (дерново-карбонатной) почве. Отбор проб осуществлялся в течение пяти лет (2010–2014 гг.) в летний сезон — период максимального развития личинок представителей отряда жесткокрылых (*Coleoptera*). Второй участок представляет собой сосновый разнотравно-бобовый и сосновый разнотравный лес с участием мелколиственных пород (осины и березы), относящийся к подтаежным соснякам на дерново-подзолистой почве. Отбор проб осуществлялся также в летний сезон в 2018–2019 гг.

Условия возникновения пирогенной ситуации на рассматриваемых участках связаны с непосредственной близостью сельскохозяйственных угодий и большим количеством горючего материала в лесах. Основной лесобразующей породой на прирусловых террасах являются насаждения сосны обыкновенной, которая отличается повышенной пожароопасностью. Эта особенность светлохвойных лесов усугубляется достаточно засушливым климатом региона, вследствие чего сосняки подвергаются регулярному воздействию пожаров. Просто организованные природные системы очень быстро выводятся из равновесия под воздействием любых внешних факторов, однако скорость восстановительных процессов таких систем гораздо выше, чем сложноорганизованных систем в целом и их отдельных компонентов. Лесные почвы исследуемых территорий относятся к почвам с простой организацией, которые имеют небольшой набор почвенных горизонтов, мощность гумусового горизонта составляет 25–30 см, отмечаются слабая выраженность процесса оподзоливания, отсутствие различий между горизонтами по гранулометрическому составу, низкое содержание органического вещества [14].

Методика сбора материала отвечает требованиям, предъявляемым к исследованиям почвенной фауны для получения статистически достоверного материала. Наиболее подходящим для этих целей

является метод послойной разборки почв. При изучении почвенно-биотических сообществ основное внимание уделялось определению абсолютного количества крупных членистоногих, дождевых червей, энхитреид и других немикроскопических беспозвоночных, приходящихся на единицу площади. Обработка материала осуществлялась по единой методике с использованием как традиционных, так и современных подходов и методов, рекомендованных для эколого-фаунистических, почвенно-зоологических, биогеоценологических и ландшафтно-экологических исследований. Для определения численности и биомассы обитателей почвы и подстилки на каждой площади с применением рамки размером 25 × 25 см производится отбор 6–8 проб глубиной до 25–40 см (в зависимости от предельной встречаемости беспозвоночных), что является оптимальным для учета большинства почвенных беспозвоночных [15]. Для почвенно-зоологических исследований, посвященных пространственному распределению или экологическим особенностям редких видов и групп, 25–30 проб размером 100 см² вполне достаточно для изучения временной динамики, эффектов, вызванных влиянием лимитирующих факторов среды на микромасштабном уровне [16]. Пробные площадки располагаются на территории равномерно, с целью обследовать и края, и середину участка. Отбор проб производился по диагонали участка или равномерно по всей площади [17]. Отобранный материал помещался в фиксатор из этилового спирта (70 %) с добавлением нескольких капель формалина. В камеральных условиях животных разбирали под бинокулярным микроскопом и идентифицировали по таксономическим группам. Далее производилось взвешивание образцов на аналитических весах с точностью взвешивания не менее 1 мг. При оценке численности и массы беспозвоночных необходим пересчет данных учета на единицу поверхности (1 м²) [15, 18].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности влияния пирогенного фактора в южной части Восточной Сибири на лесостепные геосистемы позволяют провести детальный анализ поэтапного восстановления зооценозов почв двух ключевых участков и сравнить полученные результаты. Исследуемые территории удалены друг от друга почти на 800 км, однако их природные условия в целом схожи.

Лесной пожар, прошедший в Шунерском бору весной 2010 г., можно классифицировать как низовой средней интенсивности, местами уничтоживший всю ветошь и живой напочвенный покров, верхний слой почвы выгорел до 15 см вглубь (это уровень наиболее оптимальных для функционирования почвенной биоты условий) (рис. 1). При этом в западинах имеются небольшие участки с со-

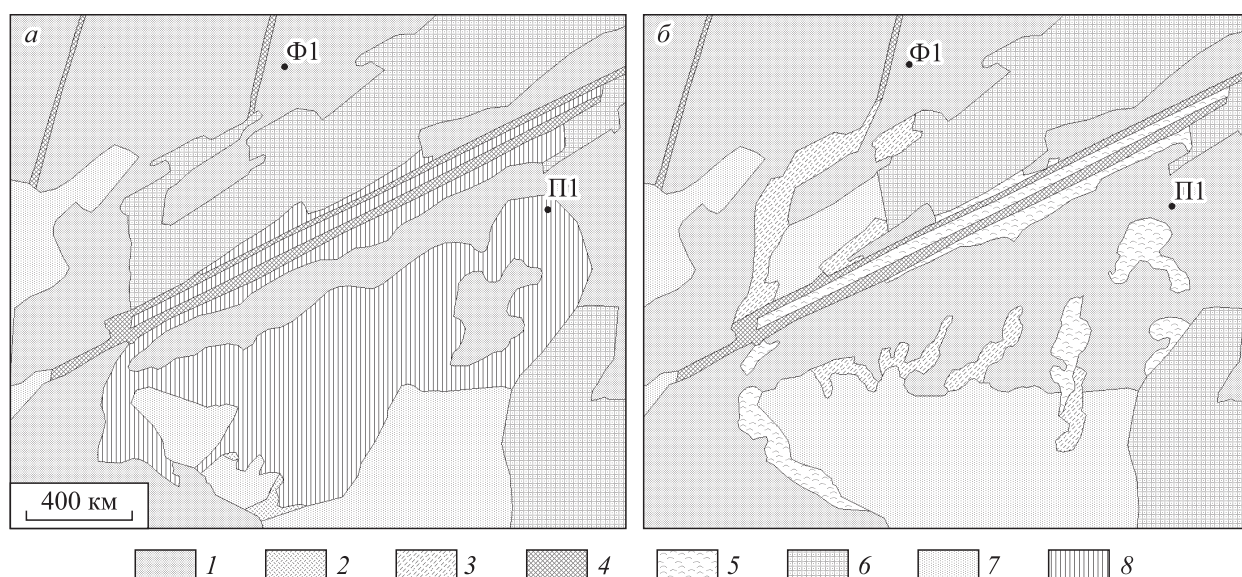


Рис. 1. Изменение границ лесных геосистем (Шунерский бор), вызванных низовым пожаром средней интенсивности в 2010 (а) и 2019 гг. (б).

Участки леса: Ф1 — фоновый, П1 — постпирогенный. 1 — сосновый лес разнотравный с примесью березы; 2 — лесовосстановительные искусственные насаждения; 3 — спонтанное зарастание лесной растительностью; 4 — просеки; 5 — незарастающие гари; 6 — пашни; 7 — залежь; 8 — площадь леса, охваченная пожаром в 2010 г.

хранившимся подстилочным комплексом и частично не поврежденными огнем почвами. Однако даже на таких участках наблюдаются изменения условий, необходимых для функционирования биоты.

При восстановительных процессах в южнотаежных сосновых лесах в изменении структуры почвенного мезонаселения после сильных низовых пожаров выделяются три периода. На пионерном этапе (1–2 года) основная роль в заселении пожарищ принадлежит сообществу, состоящему из немногих видов г-стратегов. Медиальный этап (в зависимости от интенсивности нарушения) отличается постепенным восстановлением функционально-трофической структуры населения почвенных животных. Терминальный этап растягивается на значительный срок (5–20 лет после пожара) и характеризуется увеличением видового разнообразия выше уровня климаксового сообщества негорелых лесов [10].

Изменение свойств почв после пожаров обусловлено действием высоких температур и одновременным поступлением на поверхность почвы золы от сгорания подстилки и других горючих материалов. Пиролиз подстилок сопровождается уменьшением их мощности, запасов, существенно изменяется фракционный состав, что в дальнейшем влияет на свойства почв, особенно их верхних горизонтов. Пожар характеризуется резким изменением температуры поверхностного слоя почвы (толщиной 5–10 см и более), что оказывает непосредственное воздействие на сообщества почвенных беспозвоночных. При 45 °С гибнет 60 % беспозвоночных за 10 мин, 85 % — за 30 мин. Повышение температуры до 60 °С приводит к гибели большинства беспозвоночных за 10 мин, до 100 °С — к испарению всей влаги [9]. При температуре 300 °С (температура тлеющего огня) органическое вещество обугливается и озоляется, при дальнейшем повышении температуры наблюдается полное озоление органики. При этом пирогенные признаки в почвах сохраняются в течение 15 лет после пожара. При сгорании верхнего слоя подстилка становится более плотной, а за счет углей уменьшается поверхностное альбедо, что ведет к повышению температуры почвы [19]. Прохождение пожаров оказывает серьезное воздействие на почвы, поэтому выделяется отдельный подтип почв — постпирогенный [19].

В естественных условиях комплексы почвенных беспозвоночных являются достаточно устойчивыми структурами, и нарушения их качественного и количественного состава отражают степень воздействия пирогенного фактора в целом на всю экосистему. В наиболее обитаемом, верхнем слое почвы повышение температуры оказывается «запредельным», таксономическая структура почвенных зооценозов преобразуется и сильно упрощается. Из сообществ исчезают многие сапрофаги, снижается разнообразие растительноядных форм, при этом большая часть популяции почвенных беспозвоночных погибает. Другие почвенные обитатели выживают, зарывшись глубоко в землю. Все они могут быстро распространиться по территории сгоревших участков леса, но новые условия оказываются для них малоприспособными, и число их быстро снижается. Основная роль в заселении свежих пожарищ принадлежит группам беспозвоночных, имеющих широкий ареал распространения, преимущественно хищников. Это так называемые г-стратеги — пионерные виды нарушенных огнем мест обитания. При восстановлении условий окружающей среды появляются первые беспозвоночные К-стратеги, при этом повышается межвидовая конкуренция, что в конечном итоге приводит к стабилизации структуры мезонаселения почв.

Рост таксономического разнообразия наблюдается с увеличением временного интервала между пирогенными событиями. Структура зооценозов почв восстанавливается примерно через пять лет. Исследования проводились на разных стадиях восстановительных процессов. На первом модельном участке отбор проб осуществлялся ежегодно в течение пяти лет на горячих после низового пожара средней интенсивности и на фоновом участке. Таким образом были заложены следующие контрольные площадки: I — гарь через месяц после пожара, II — через год, III — двухлетняя, IV — трехлетняя, V — пятилетняя гарь, VI — негоревший участок леса в качестве фона (рис. 2).

На пионерном этапе наблюдается проникновение в структуру зооценозов таксонов с близлежащих территорий, с сельскохозяйственных земель. В это время здесь присутствуют в достаточно большом количестве представители семейств пластинчатоусых (*Scarabaeidae*) рода *Amphimallon* и шелкунов (*Elateridae*) рода *Agriotes*. Их появление связано с так называемым экотонным эффектом, при котором происходят миграции животных с пограничных выделов, поврежденных огнем, в почвенный покров лесного массива. Постепенно условия обитания почвенной фауны меняются, в частности восстанавливается химический и минералогический состав почв, нормализуется температурный и влажностный режим поверхностного слоя, накапливается в достаточной мере подстилка, снижается освещенность почвенного покрова за счет увеличения травянистого покрова и густоты крон деревьев, кустарников на разных ярусах. Влияние постпирогенных факторов уменьшается, сокращается пространственная неоднородность условий обитания, что в первую очередь сказывается на распространении почвенно-

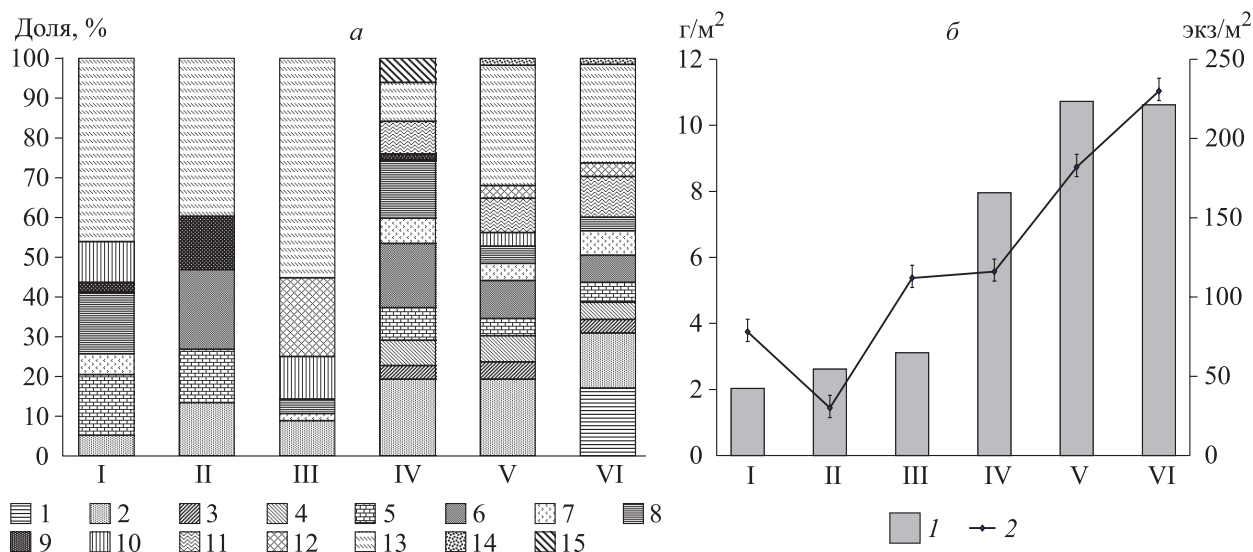


Рис. 2. а — изменения структуры, б — биомасса (1) и численность (2) почвенного мезонаселения соснового леса в ходе восстановительных процессов после пирогенного воздействия по таксономическим группам (Шунерский Бор, Красноярский край).

Группы беспозвоночных: 1 — энхитреиды (Enchytraeidae), 2 — люмбрициды (Lumbricidae), 3 — моллюски (Mollusca), 4 — двупарноногие (Diploroda), 5 — геофилы (Geophilidae), 6 — косянки (Lithobiidae), 7 — пауки (Aranei), 8 — жуки (Carabidae), 9 — пластинчатогусы (Scarabaeidae), 10 — долгоносики (Curculionidae), 11 — стафилины (Staphylinidae), 12 — шелконы (Elateridae), 13 — перепончатокрылые (Hymenoptera), 14 — чешуекрылые (Lepidoptera), 15 — двукрылые (Diptera). I–VI — номера площадок (см. в тексте).

го мезонаселения. Доминирующей группой беспозвоночных на начальном этапе восстановления являются представители «социальных» насекомых семейства перепончатокрылых (Hymenoptera), подсемейств муравьев — мирмицинов (Mymricinae) и формицинов (Formicinae).

Продолжительность медиального этапа зависит от интенсивности и длительности пожара. В целом при низовых пожарах средней интенсивности этот период может растягиваться от двух до пяти лет. В структуре зооценозов почв появляются представители К-стратегии (активные сапрофаги), выравнивается функционально-трофическая структура, выпадают виды-«пришельцы». Доминирующей группой беспозвоночных являются представители отряда жесткокрылых семейств жуков (Carabidae), долгоносиков (Curculionidae) и шелконов (Elateridae).

Третий этап — терминальный — характеризуется полным восстановлением структуры населения, численности и продуктивности сообществ. Нередко количественные показатели всех характеристик зооценозов на этом этапе даже превышают аналогичные показатели на фоновых участках, что связано с резкими изменениями условий обитания. Преобладающей группой почвенной биоты на финальных стадиях восстановления становятся представители малочетинковых червей (Oligochaeta) семейств энхитреид (Enchytraeidae) и дождевых червей (Lumbricidae).

Количественные характеристики зооценозов почв в ходе восстановительных процессов также изменяются в направлении увеличения средней численности и роста биопродуктивности сообществ почвенных беспозвоночных, и на финальных стадиях эти показатели тоже превышают фоновые значения (см. рис. 2). Вероятно, это связано с восстановлением функционально-трофической структуры биогеоценозов и возрастанием внутренней межвидовой конкуренции фитоценозов. Средняя биомасса беспозвоночных является одной из важнейших динамических характеристик мезонаселения почв, позволяющих определить биологическую продуктивность сообществ, выявить скорость восстановительных процессов при смене пирогенных сукцессий, а также оценить уровень изменений в биогеоценозах лесных геосистем. Процесс увеличения общей биомассы в сообществах почвенного мезонаселения происходит параллельно с восстановлением численности дождевых червей.

На втором модельном участке контрольные площадки закладывались на выделах с одновременным проявлением пирогенного фактора: I — гарь трехлетней давности, II — пятилетняя гарь, III — фон (сосновый лес, не тронутый пожаром не менее 10 лет), IV — фон (сосновый лес с участием мелколиственных пород и длительным периодом без пожаров) (см. рис. 2). Структура почвенных

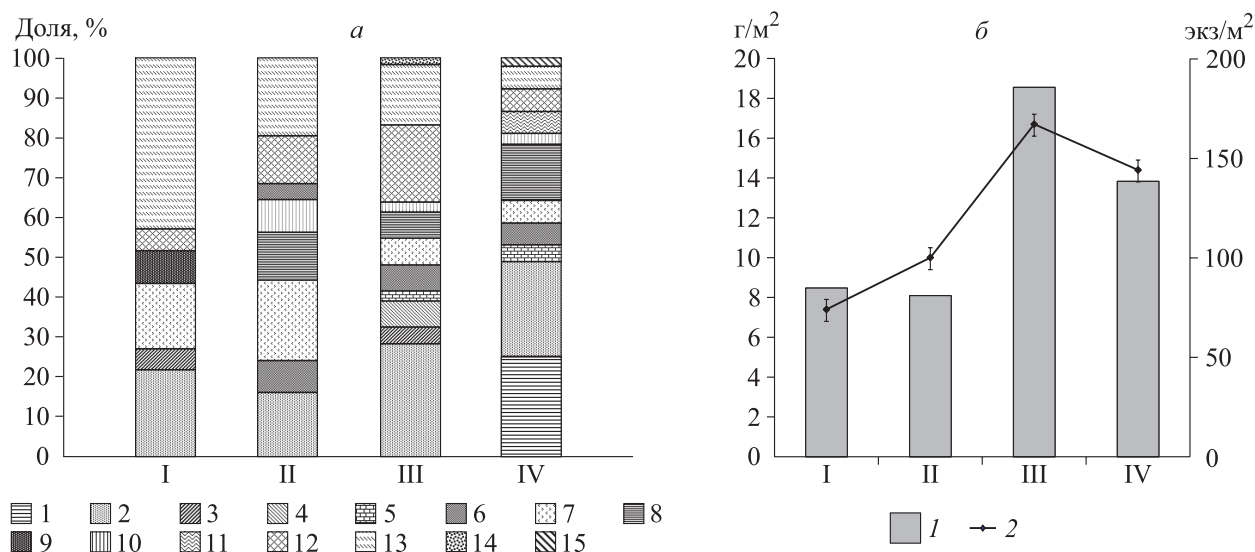


Рис. 3. Изменения структуры, биомасса (а) и численность (б) почвенного мезонаселения соснового леса в ходе восстановительных процессов после пирогенного воздействия по таксономическим группам (Русская Аларь, Иркутская область).

I–IV — номера площадок — см. текст. 1–15 — см. рис. 2.

зооценозов представлена на рис. 3. Следует отметить, что изменение структуры населения почв коррелирует с результатами на участке Шунерского бора (см. рис. 2). Показатели биомассы и численности также имеют схожую тенденцию в сравнении с зооценозами почв при постпирогенном восстановлении, происходившем на первом участке. Для каждого модельного участка с помощью разновременных космоснимков отмечались временные отрезки, в которые происходило возгорание леса.

По состоянию структуры населения почвенной биоты и в сравнении с результатами, полученными ранее, мы можем с достоверной точностью определить, на каком этапе восстановления находится данное сообщество почвенных беспозвоночных, и, следовательно, дать первичный прогноз дальнейших преобразований, которые произойдут в структуре зооценозов почв.

Полученные результаты демонстрируют характер трансформации зооценозов почв, связанных с периодически возникающими пожарами. Реакция почвенных беспозвоночных на изменение экологических факторов проявляется в том числе в формировании дисбаланса в функционально-трофической структуре различных групп беспозвоночных, снижении рисков всплеск монодоминантных видов крупных насекомых-фитофагов. Дифференцирующими факторами второго порядка являются локальные соотношения тепло- и влагообеспеченности, обусловленные строением ландшафта, составом фитоценоза, экспозиционными особенностями, мезо- и микрорельефом. В целом через пять лет после пожара структура поврежденных почвенных зооценозов имеет сходство с таковыми в контрольных (фоновых) древостоях. Однако существует несколько закономерностей, которые указывают на снижение функционирования почвенной пищевой сети после лесных пожаров, а также на проникновение в структуру зооценозов типичных представителей агроценозов, с проявлением экотонного эффекта. Это отмечается в результатах исследований, посвященных восстановлению сообществ почвенных беспозвоночных в постпирогенных лесах бореального пояса [2, 20–22].

Таким образом, применение сравнительно-географического подхода при анализе данных, полученных с разных площадок, позволяет определить хронологическую последовательность восстановительных процессов. На исследуемой территории по структурно-численным показателям можно в данное время выделить участки леса, находящиеся на всех трех этапах восстановления — пионерном, медиальном и терминальном. Текущее состояние таксономического разнообразия и структуры почвенных зооценозов в постпирогенных сообществах — результат воздействия различных по природе факторов, которые последовательно восстанавливаются до исходного состояния. Все свойства и реакции рассмотренных сообществ почвенных беспозвоночных проявляются на топологическом уровне, но результаты настоящей работы в дальнейшем могут стать основой для исследований регионально- и макрогеографического уровня.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственные закономерности изменения количественных характеристик зооценозов определяются главным образом широтно-зональными особенностями климата. Существенное влияние на почвенные зооценозы оказывает и пирогенный фактор, роль которого зависит от строения ландшафта, состава фитоценоза, экспозиционных особенностей, мезо- и микрорельефа. Однако более всего формирование повышенной пожароопасности связано с проявлением антропогенного пресса. Процесс восстановления структуры зооценозов почвенных беспозвоночных в исследуемых постпирогенных сообществах занимает около пяти лет.

Применение сравнительно-географического подхода и возможность в дальнейшем использовать метод экстраполяции данных на неизученные территории позволяет оптимизировать процесс исследований, связанных с изменением состояния почвенно-биотических сообществ, которые, в свою очередь, являются индикаторами состояния природной среды. Таким образом, имеющиеся представления об особенностях изменения таксономического разнообразия состава почвенных зооценозов позволяют достоверно определить сроки, необходимые для восстановления коренных ландшафтов.

На скорость восстановления зооценозов почв в основном оказывают влияние местоположение в геосистеме, продолжительность пирогенного воздействия и степень трансформации компонентов ландшафта, вызванной этим пожаром. Сравнительный анализ структуры и количественных характеристик производных зооценозов почв нарушенных и фоновых участков позволил выявить основные изменения структурно-количественных характеристик, происходящие при восстановительных процессах. Структура населения в трансформированных биогеоценозах включает небольшое количество таксономических групп и видоизменяется в зависимости от внешних факторов. При благоприятных гидротермических условиях среды увеличивается численность фитотрофных видов на начальных стадиях восстановления. Со временем таксономическое богатство почвенных зооценозов возрастает и сопоставимо с сообществами беспозвоночных фоновых лесов. По мере восстановления коренных зооценозов повышается устойчивость к воздействию внешних факторов, вероятность резкого роста численности определенных групп беспозвоночных снижается. Соотношение между численностью и средней биопродуктивностью сообществ почвенных беспозвоночных от первичных сукцессий к финальным варьирует в широких пределах. При увеличении антропогенного воздействия перерывы между пожарами сокращаются, что приводит к трансформации сообществ почвенных беспозвоночных и вносит коррективы в естественный процесс восстановления природного облика.

Исследование изменения биологического разнообразия представляет интерес для диагностики состояния геосистем как на региональном, так и на топологическом уровне, что позволит исключить возникновение ситуаций с деградацией зооценозов почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pausas J.G., Keeley J.E. Aburningstory: the role of fire in the history of life // *Bio Science*. — 2009. — N 59. — P. 593–601.
2. Безкоровайная И.Н., Краснощёкова Е.Н., Иванова Г.А. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных при низовых пожарах разной интенсивности // *Изв. РАН. Сер. биол.* — 2007. — № 5. — С. 619–625.
3. Андреев Ю.А. Закономерности распределения лесных пожаров // *Методы и средства борьбы с лесными пожарами*. — М.: Изд-во Всерос. НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, 1986. — С. 43–52.
4. Pickett S.T., White P.S. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. — New York: Academic, 1985. — 472 p.
5. Keane K., Loehman R., Clark J., Smithwick E., Miller C. Exploring interactions among multiple disturbance agents in forest landscapes: simulating effects of fire, beetles, and disease under climate change // *Simulation Modeling of Forest Landscape Disturbances*. — Switzerland: Springer International Publishing, 2015. — P. 202–231.
6. Miller C., Abatzoglou J., Brown T., Syphard A. Wilderness fire management in a changing environment // *The Landscape Ecology of Fire*. — New York: Springer, 2011. — P. 269–294.
7. Keith D.A. Functional traits; their roles in understanding and predicting biotic responses to fire regimes from individuals to landscapes // *Flammable Australia. Fire Regimes, Biodiversity and Ecosystems in a Changing World*. — Collingwood: CSIRO Publishing, 2012. — P. 97–125.
8. Langlands P.R., Brennan K., Framenau V.W., Main B.Y. Predicting the post-fire responses of animal assemblages: testing a trait-based approach using spiders // *Journ. Animal Ecology*. — 2011. — Vol. 80. — P. 558–568.
9. New T.R. *Insects, Fire and Conservation*. — Cham: Springer International Publishing, 2014. — 207 p.
10. Мордкович В.Г., Любечанский И.И., Брезина О.Г. Проблема лесных пожаров и пирогенных сукцессий сообществ почвенных членистоногих в Сибири // *Сиб. экол. журн.* — 2007. — № 2. — С. 169–181.

11. **Martin D., Tomida M., Meachem B.** Environmental impact of fire // *Fire Science Reviews*. — 2016. — N 5:5. — 21 p.
12. **Бессолицына Е.П.** Ландшафтно-экологический анализ структуры зооценозов почв юга Сибири. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2001. — 166 с.
13. **Жучкова В.К., Раковская Э.М.** Методы комплексных физико-географических исследований. — М.: АСАДЕМА, 2004. — 368 с.
14. **Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.** Классификация и диагностика почв России. — Смоленск: Ойкумена, 2004. — 342 с.
15. **Гиляров М.С.** Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // *Количественные методы в почвенной зоологии*. — М.: Наука, 1987. — С. 9–18.
16. **Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С.** Пространственная экология почвенных животных. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 175 с.
17. **Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А.** Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. — 339 с.
18. **Бабенко А.С., Булатова У.А., Нужных С.А.** Методы учета почвенных беспозвоночных: Учебно-методическое пособие. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2010. — 55 с.
19. **Гынинова А.Б., Убугунов Л.Л., Куликов А.И., Гынинова Б.Д., Гончиков Б.-М., Бадмаев Н.Б., Сымпилова Д.П.** Послепожарная эволюция лесных экосистем на песчаных террасах Юго-Восточного Прибайкалья // *Сиб. экол. журн.* — 2020. — № 1. — С. 13–25.
20. **Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J.** Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // *Applied Soil Ecology*. — 2009. — N 43. — P. 61–74.
21. **Butenko K.O., Gongalsky K.B., Korobushkin D.I., Ekschmitt K., Zaitsev A.S.** Forest fires alter the trophic structure of soil nematode communities // *Soil Biology & Biochemistry*. — 2017. — N 109. — P. 107–117.
22. **Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Korobushkin D.I., Butenko K.O., Gorshkova I.A., Rakhleeva A.A., Saifutdinov R.A., Kostina N.V., Shakhab S.V., Yazrikova T.E.** Reduced functionality of soil food webs in burnt boreal forests: a case study in Central Russia // *Contemporary Problems of Ecology*. — 2017. — Vol. 10, N 3. — P. 277–285.

Поступила в редакцию 30.01.2020

После доработки 21.12.2020

Принята к публикации 25.03.2021