

Снижение уровня функционирования почвенных пищевых сетей после пожаров на примере бореальных лесов Центральной России

А. С. ЗАЙЦЕВ^{1,2}, К. Б. ГОНГАЛЬСКИЙ¹, Д. И. КОРОБУШКИН¹, К. О. БУТЕНКО^{1,3}, И. А. ГОРШКОВА¹,
А. А. РАХЛЕЕВА³, Р. А. САЙФУТДИНОВ^{1,4}, Н. В. КОСТИНА³, С. В. ШАХАБ¹, Т. Е. ЯЗРИКОВА^{1,3}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: dkorobushkin@ya.ru

² Институт экологии животных, Университет Юстуса Либиха
35392, Гиссен, Хаинрих-Буфф-Ринг, 26

³ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119991, Москва, Ленинские горы, 1

⁴ Казанский (Поволжский) федеральный университет
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18

Статья поступила 29.09.2016

Принята к печати 21.11.2016

АННОТАЦИЯ

Оценено изменение биомассы и потенциала мобилизации углерода почвенными пищевыми сетями бореальных лесов после пожаров на примере южнотаежных лесов Тверской области. Несмотря на незначительное снижение биомассы большинства групп почвенных организмов на горях (за исключением раковинных амёб и энхитреид), общий поток углерода, проходящий через почвенную пищевую сеть, значительно сократился после пожара за счет кумулятивного эффекта от снижения биомассы активного грибного мицелия и связанных с ним вторичных редуцентов. При этом на горях, по сравнению с контролем, существенно выросла значимость бактериального “канала” передачи углерода на более высокие трофические уровни пищевой сети.

Ключевые слова: функционирование экосистем, запас углерода, почвенная фауна, почвенные бактерии, детрит, пожары.

Запасы древесины наряду с депонированием углерода и поддержанием стабильности экосистем и биосферы в целом считаются основными экосистемными функциями леса

[Gamfeldt et al., 2013]. При этом чрезвычайно важна количественная оценка последствий местных природных бедствий (например, засух, лесных пожаров и т. д.) для процессов и

механизмов, которые обеспечивают выполнение этих функций. На долю почвы приходится почти 90 % всего наземного биоразнообразия [Bardgett, van der Putten, 2014] и около 80 % всей зоомассы наземных экосистем [Perry, 1994]. Почвенные животные образуют сложные пищевые сети, которые, несмотря на относительно небольшие запасы углерода в них, могут в значительной степени регулировать миграцию углерода, особенно в бореальных и неморальных лесах [Luxton, 1975]. Таким образом, почвенная биота вносит значительный вклад в выполнение вышеуказанных функций, но точные механизмы этих процессов до конца не ясны [Bradford et al., 2014]. Более того, выявление связей между функциональной структурой сообществ и функционированием пищевых сетей в лесных почвах после нарушений является актуальной проблемой в современной почвенной экологии [Hector, Bagchi, 2007; Nielsen et al., 2011; Bradford et al., 2014].

Пожары, являясь нарушениями окружающей среды, приводят к изменениям в почвенных сообществах. Однако этот вопрос остается во многом не исследованным в связи с высокой степенью временной и пространственной вариабельности, непредсказуемостью пожаров и неопределенностью их последствий [Keeley, 2009; Zaitsev et al., 2016]. Цель исследования – оценить изменения в биомассе и потенциале мобилизации углерода в почвенных пищевых сетях бореальных лесов после пожаров в отношении к изменяющимся совокупным запасам углерода в пирогенных лесных экосистемах.

Для этого авторами изучено воздействие пожара на вклад почвенной биоты (включающей в себя основные группы микробиоты, микро-, мезо- и некоторых представителей макрофауны) в процессы круговорота углерода на примере лесов южной тайги в Центральной России. Гипотеза авторов состоит в том, что даже умеренное сокращение биомассы различных компонентов почвенных пищевых сетей, вызванное лесным пожаром, и связанные с ним изменения в свойствах почвенной среды обитания, уменьшают общую функциональность почвенной биоты и ее вклад в процессы круговорота углерода в бореальных лесах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район отбора проб находится в европейской части России в экорегионе бореальных лесов (тайги) [Olson et al., 2001]. Образцы собраны в еловых лесах Нелидовского р-на Тверской обл. 28–29 августа 2014 г. (рис. 1). Использовался блочный статистический дизайн с двумя участками в каждом блоке. В обоих блоках выбирали участок горелого леса и соседний – негорелого (контрольный). Блоки располагались на расстоянии примерно 6 км друг от друга. Расстояние между гарями и соответствующими негорелыми контрольными участками составило примерно 250 м.

Блок I расположен рядом с дер. Горки (56,155257° с. ш., 32,817537° в. д.). Рельеф местности плоский, микрорельеф представлен микроповышениями вокруг стволов деревьев и отпада. Почвы дерново-подзолистые типичные. Участок 1 (контроль) – еловый (*Picea abies*) лес с осинкой (*Populus tremula*), лещиной (*Corylus avellana*) и крушиной (*Rhamnus frangula*), травяно-кустарничковый ярус с голубикой (*Vaccinium myrtillus*), кислицей обыкновенной (*Oxalis acetosella*) и зелеными мхами. Сомкнутость крон составляет 65 %. Участок 2 (гарь) – еловый лес с осинкой (*P. tremula*), кустарником (*V. myrtillus*) и травой. Сомкнутость крон – 55 %. В 2010 г. пожар произошел на территории площадью 0,3 га. Согласно информации, полученной от местного лесничества и собственным наблюдениям, это оказался низовой пожар антропогенного происхождения низкого уровня интенсивности (судя по толщине оставшейся подстилки, согласно классификации Л. Ф. ДеБано с соавт. [DeBano et al., 1998], который начался поблизости на поле и перекинулся на лес. От пожара пострадал только подлесок. Высота языков пламени не превышала 5 см, только выступающие из почвы корни деревьев несли на себе следы обгорания (например, пожарные отметины). Сухостойные деревья на горелом участке срублены практически на всей площади участка. Только небольшое количество деревьев, пострадавших от пожара, остались нетронутыми по краям гари. Отбор проб проводили в тех местах, где сохранялся древостой.

Блок II расположен рядом с дер. Богданово (56,138438° с. ш., 32,720586° в. д.). Рельеф

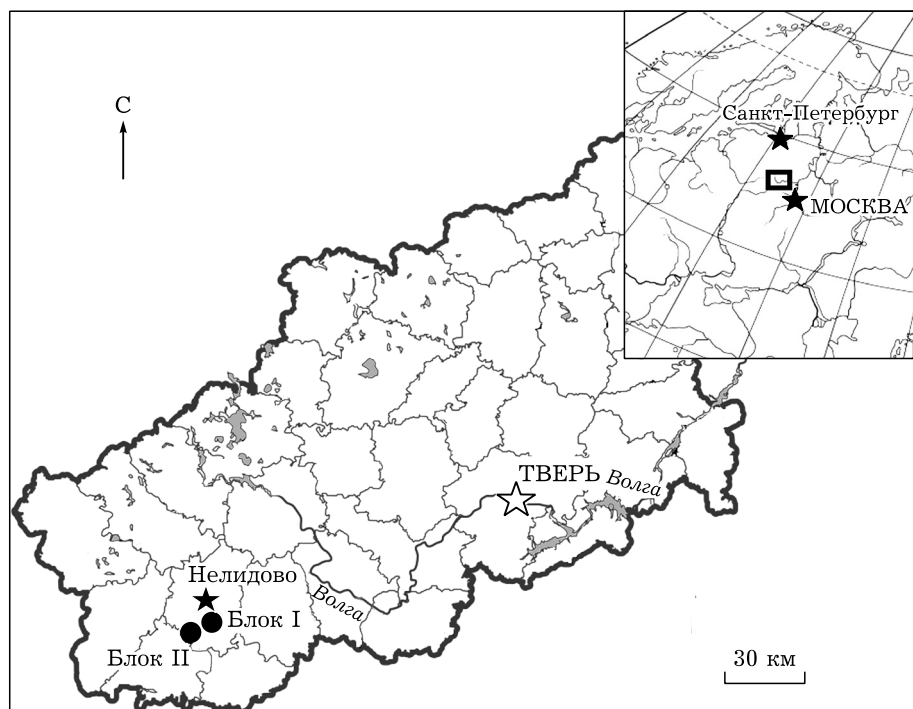


Рис. 1. Картограмма расположения пробных участков около г. Нелидово, Тверская обл., Россия и характеристика участков отбора проб. Каждый блок содержит один участок горелого леса и один контрольный участок (пояснения см. в тексте). Тонкие серые линии обозначают границы муниципальных районов

местности плоский, микрорельеф представлен микроповышениями вокруг стволов деревьев и отпада. Почвы торфяно-подзолисто-глеевые языковатые. Уровень залегания грунтовых вод ниже 1,8 м, материнская порода – моренный суглинок. Участок 3 (контроль) – еловый лес с березой (*Betula pendula*), рябиной (*Sorbus aucuparia*) и лещиной, травяно-кустарничковый ярус с голубикой и мхами *Sphagnum* spp. На краю горелого участка (4) также зафиксированы голубика и мхи *Sphagnum* spp. В 2010 г. пожар произошел на территории площадью 0,5 га. Он являлся низовым пожаром антропогенного происхождения среднего уровня серьезности [DeBano et al., 1998], причиной которого, согласно сведениям сотрудника местного лесничества, стала непотушенная сигарета. От пожара пострадал подлесок, а также деревья высотой примерно до 2 м (судя по пожарным отметинам). Почва под сухостойными деревьями покрыта разлагающимися иголками, из-за чего под деревьями практически отсутствовал травянистый покров. Сомкнутость крон на обоих участках составляла 70 %. В обоих блоках на

горелых участках признаков эрозии не обнаружено.

Оценка экосистемных функций леса и почвенных абиотических параметров. Оценивали экосистемные функции, связанные с депонированием углерода (в форме мертвой древесины, подстилки и общего углерода почв), которые важны для человека в соответствии с предположениями Гамфелдта с соавт. [Gamfeldt et al., 2013]. Запас мертвой древесины оценивали на каждом участке через длину и толщину сухостоя и лежащих стволов и ветвей (диаметром более 4 см) мертвых деревьев. Мощность подстилки измеряли в пяти случайно выбранных точках на каждой площадке. Дополнительно с помощью стандартных методов определяли рН водной вытяжки, максимальную водоудерживающую способность (ВУС) и актуальную влажность почвы [Аринушкина, 1970]. Определение содержания углерода и азота в почве проводили на элементном анализаторе Thermo Flash EA (производства компании Thermo Electron) в ИПЭЭ РАН (Москва, Россия). Каждый параметр опреде-

ляли в трехкратной повторности для каждого участка.

Отбор и выгонка почвенной фауны. Образцы почвы для выгонки почвенных животных отбирали (за исключением мезофауны) цилиндрическим пробоотборником (диаметр 5 см) до глубины 15 см. Во избежание краевого эффекта образцы взяты случайным образом в пределах квадратной площадки 20 × 20 м, размещенной в центре участка. На каждом участке собрано три образца для учета нематод и раковинных амёб; три – для учета энхитреид и три – для учета почвенных микроартропод. Для учета мезофауны в пределах того же участка буром диаметром 20 см отбирали случайным образом три почвенных монолита до глубины 15 см.

Для количественного анализа сообщества раковинных амёб применяли метод А. А. Рахлеевой и Г. А. Коргановой [2005]: 1 грамм свежей почвы смешивали со 100–150 мл воды и отстаивали в течение нескольких часов. Затем смесь интенсивно трясли и процеживали через сито с размером ячеек 0,5–1 мм в стакан объемом 0,8–1 л. Суспензию отстаивали в стакане до того момента, как надосадочная жидкость становилась полностью прозрачной. После этого ее аккуратно сливали. Оставшуюся суспензию переносили в мерный цилиндр и декантировали. При этом прозрачную надосадочную жидкость опять сливали таким образом, чтобы в цилиндре оставалось только 10 мл суспензии, которую затем исследовали капельно под световым микроскопом.

Для экстракции нематод из почвы применяли метод Г. Берманна [Baermann, 1917]. Для этого 23 мл почвы по объему складывали в мешочки из нетканого материала Agrospran-30 © размером 6 × 8 см. Мешочки помещали в воронки диаметром 12 см и заливали холодной водопроводной водой. К носику воронки посредством силиконовой трубки прикрепляли пробирки объемом 2 мл. Экстракция длилась 48 ч при температуре 20 °С. Нематод определяли до рода под световым микроскопом.

Выгонку энхитреид проводили с помощью метода Дж. Рёмбке [Römcke, 1995]. Образец почвы помещали на отдельное сито, которое погружали в пластиковую кювету таким образом, чтобы оно не касалось ее дна. Почвенные монолиты аккуратно разламывали ру-

ками до наполнения кювет холодной водопроводной водой, чтобы образцы оказались залиты полностью. Выгонка проходила при температуре 20 °С в течение 24 ч. После этого сита вынимали, воду из кювет осторожно сливали, оставляя ее на уровне приблизительно 5–10 мм над уровнем осадка. Оставшуюся суспензию переносили в чашки Петри и отбирали из нее энхитреид с помощью препарировальных игл.

Почвенную микро- и мезофауну экстрагировали в смеси спирта, воды и этиленгликоля в соотношении 80 : 15 : 5 с использованием эклекторов Туллыгрена на протяжении четырех дней. За это время образцы успевали высохнуть до воздушно-сухого состояния [Панцирные клещи, 1995]. Животных отсортировывали под бинокляром и определяли до вида в случае коллембол, панцирных клещей и дождевых червей, до уровня семейства в случае мезофауны и до уровня надсемейств в случае прочих клещей под световым микроскопом, используя специализированную определительную литературу.

Определение биомассы функциональных групп почвенных животных. Биомассу и состав микробиального сообщества в почве определяли методом прямого подсчета бактериальных клеток и длины активного мицелия. При этом применяли метод флюоресцентной микроскопии с окрашиванием клеток акридином оранжевым [Звягинцев, 1991]. Для каждого образца изготавливали три препарата с тремя мазками на каждом. Для каждого мазка просматривали по 50–100 полей зрения под микроскопом МБС-9.

Таксономические группы почвенной фауны (за исключением раковинных амёб) далее разделяли на функциональные группы в соответствии с их пищевыми предпочтениями с использованием классификации Ф. Т. де Фрис с соавт. [de Vries et al., 2013]. Биомассу амёб определяли с использованием метода Г. А. Коргановой [1997]. Биомассу флагеллят принимали за 25 % от биомассы амёб в соответствии с данными В. Кривцова с соавт. [Krivtsov et al., 2004] для похожих лесов. Биомассу нематод оценивали с использованием методологии П. Б. Л. Джорджа и З. Линдо [George, Lindo, 2015]. Биомассу панцирных клещей рассчитывали на основании данных М. Лакстэна [Luxton, 1975], А. С. Зайцева и Н. М. ван Стра-

алена [Zaitsev, van Straalen, 2001] и работы [Панцирные клещи..., 1995]. Биомассу энхитреид оценивали с использованием методологии и коэффициентов пересчета, опубликованных А. Мальмстрём с соавт. [Malmström et al., 2009], а для дождевых червей прямым взвешиванием с использованием коэффициента для перевода в граммы углерода в соответствии с данными А. Мальмстрём с соавт. [Malmström et al., 2009]. Биомассу коллембол рассчитывали с помощью уравнений М. Кабаллерио с соавт. [Caballero et al., 2004]. Биомасса всех таксонов и функциональных групп после этого переведена в $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$ в соответствии с процедурой, описанной Ф. Т. де Фрис с соавт. [de Vries et al., 2013]. Данные о биомассе различных таксонов почвенных организмов на уровне отдельных участков представлены в табл. 1.

Моделирование пищевых сетей. Моделирование пищевых сетей осуществляли в соответствии с подходом Х. В. Хант с соавт. [Hunt et al., 1987] с использованием модифицированного набора параметров, примененного Ф. Т. де Фрис с соавт. [de Vries et al., 2013]. Вкратце, биомассу бактерий, грибов и всех групп почвенных животных (в $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$) использовали для определения потоков углерода между разными трофическими группами. Годовой уровень потребления углерода между трофическими уровнями рассчитывали на основе биомассы данной функциональной группы и специфических популяционных параметров (таких, как уровень смертности, эффективность ассимиляции, пищевые предпочтения, соотношение С/Н) в соответствии с описанием Ф. Т. де Фрис с соавт. [de Vries et al., 2013]. Потоки углерода между трофическими группами в почвенной пищевой сети, выраженные в $\text{кг С м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, определяли в соответствии с работой Х. В. Хант с соавт. [Hunt et al., 1987] и усреднены для горелых и контрольных участков ($n = 2$).

Статистический анализ. Для каждого значения биомассы рассчитывали среднее и стандартную ошибку при $n = 2$. Каждая из повторностей представляла собой усредненное значение из трех образцов, собранных на соответствующем участке и являющихся мнимыми повторностями. Различия между средними значениями биомассы и потоками

углерода между группами почвенной фауны и уровней экосистемных функций тестировали с помощью непараметрического теста Манна – Уитни (MW) при уровне достоверности $p < 0,05$. Все анализы проведены в программном пакете Statistica 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Воздействие пожаров на почвенные параметры и экосистемные функции. Значимых различий в pH и влажности почвы на горячих и негорелых участках не наблюдалось (табл. 2). Среди модельных экосистемных функций выявлены значимые различия в мощности подстилки между горячими и негорелыми участками (см. табл. 2; рис. 2, а). Уровни иных экосистемных функций несколько ниже на горелых участках, но различия не достоверны (см. рис. 2, а).

Биомасса почвенной биоты. Общая биомасса почвенной биоты оказалась недостоверно ниже на горячих, чем в контроле ($3,43 \pm 1,93$ и $5,94 \pm 5,33 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2}$ соответственно). Биомасса раковинных амёб и энхитреид достоверно выше в контроле, чем на горелых участках (см. рис. 2, б). Биомасса панцирных клещей, ногохвосток, нематод и дождевых червей оказалась практически идентичной на горячих и в контроле (см. рис. 2, б).

Изменение почвенной пищевой сети после пожара. Пожар приводил к снижению общего запаса биомассы почвенных животных, относящихся к более высоким трофическим уровням в почвенной пищевой сети. Это, в свою очередь, существенно влияло на поток углерода, проходящий через почвенные организмы от двух основных источников: детрита и корней (рис. 3). Кроме того, грибной канал переноса углерода от корней и детрита сужался в горелых лесах по отношению к бактериальному каналу, проходящему от детрита. На более высоких трофических уровнях на горячих заметно более равномерное распределение массы углерода между различными таксонами (см. рис. 3). В горелых лесах прослеживается общая тенденция сокращения объемов потребления ресурсов грибоядными животными и повышения функциональной активности полифагов. Пожар также привел к незначительно-

Т а б л и ц а 1

Биомасса различных трофических групп почвенных животных ($\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$), модельные экосистемные функции и некоторые абиотические параметры почв в пробах, отобранных на четырех участках в Тверской обл. летом 2014 г.

Участок	01	03	02	04
	Контроль	Контроль	Гарь	Гарь
Блок	1	2	1	2
Запас углерода и модельные экосистемные функции				
Запас мертвой древесины, $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$	1,13	1,77	1,04	0,12
Мощность подстилки, см	6,0	4,0	3,3	2,0
Биомасса надземных частей растений*, $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$	10 023	5977	8888	8438
Биомасса корней, $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$	1837	867	1372	1579
Масса детрита**, $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$	1254	419	639	1134
Микробиальная биомасса, $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$				
Сапротрофные грибы	3,721	0,579	1,011	0,626
Арбускулярные микоризообразующие грибы	1,833	0,285	0,498	0,308
Бактерии	0,994	0,192	0,424	0,507
Биомасса трофических групп почвенных животных, $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2}$				
Нематоды – паразиты растений	0,002	0,002	0,006	0,004
Коллемболы – фитофаги	0,000	0,000	0,000	0,000
Нематоды, ассоциированные с растениями	0,0007	0,0001	0,0001	0,0002
Грибоядные клещи	0,352	0,178	0,054	0,300
Грибоядные нематоды	0,0015	0,0001	0,0001	0,0001
Грибоядные коллемболы	0,011	0,006	0,015	0,005
Коллемболы – полифаги	0,003	0,014	0,005	0,007
Коллемболы – бактериофаги	0,011	0,006	0,015	0,005
Амебы	2,263	1,940	0,700	0,002
Флагелляты	0,5657	0,1751	0,4849	0,0006
Энхитреиды	0,335	0,075	0,108	0,0155
Дождевые черви	0,083	0,057	0,728	0,258
Нематоды – бактериофаги	0,0282	0,0004	0,0001	0,0005
Всеядные и хищные нематоды	0,0010	0,0014	0,0029	0,0012
Хищные коллемболы	0,000	0,000	0,001	0,000
Хищные клещи***	0,071	0,029	0,027	0,028
Абиотические параметры почв				
Максимальная водоудерживающая способность, % сух. массы	80,50	1140,12	165,17	754,40
pH	4,77	5,25	5,21	5,17

П р и м е ч а н и е. Расшифровка кодов участков приведена в разделе “Материал и методика”.

* Только деревья.

** Только подстилка.

*** Gamasida и Uropodina.

Т а б л и ц а 2

Почвенные параметры и модельные экосистемные функции на гарях и в контрольных бореальных лесах

Параметр	Контрольные леса	Гари
Почвенные параметры		
pH	5,12 ± 0,06	5,23 ± 0,02
Максимальная водоудерживающая способность, % сухой массы почвы	432,8 ± 287,1	323,2 ± 210,3
Влажность почвы, % сухой массы почвы	48,0 ± 21,2	34,0 ± 20,6
Общее содержание углерода в почве, % сухой массы почвы	24,4 ± 12,7	18,1 ± 10,0
Общее содержание азота в почве, % сухой массы почвы	1,59 ± 0,80	1,19 ± 0,66
Экосистемные функции		
Запас мертвой древесины, м ³ 400 м ⁻²	1,45 ± 0,32	0,58 ± 0,46
Мощность подстилки, см*	5,0 ± 1,0	2,7 ± 0,7

П р и м е ч а н и е. Средние значения почвенных параметров и модельных экосистемных функций ($\pm SE$, $n = 2$) в негорелых контрольных и горелых бореальных лесах Тверской обл., Центральная Россия. Параметры, отмеченные звездочкой, достоверно различаются между гарями и контрольными лесами (непараметрический тест Манна – Уитни, $p < 0,05$).

му повышению важности канала потока углерода, который проходит от первичных микроредуцентов детрита и ведет к дождевым червям (см. рис. 3). В итоге общий поток углерода от детрита к первичным редуцентам сократился в 4 раза: с 294,1 до 69,4 г С м⁻² · год⁻¹ на контрольных и горелых участках соответственно (MW: $p < 0,05$). Доля этого потока по отношению к общему запасу углерода в детрите составила 35,2 и 7,8 % на контрольных и горелых участках соответственно (MW: $p < 0,05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

На первый взгляд, распределение биомассы в почвенных пищевых сетях в исследованных лесах показало, что через четыре года после пожара структура сообществ почвенных организмов не отличалась от таковой в контроле. Тем не менее выявлено несколько общих закономерностей, свидетельствующих о снижении уровня функционирования почвенных пищевых сетей после лесных пожаров. Это соответствует ранее опубли-

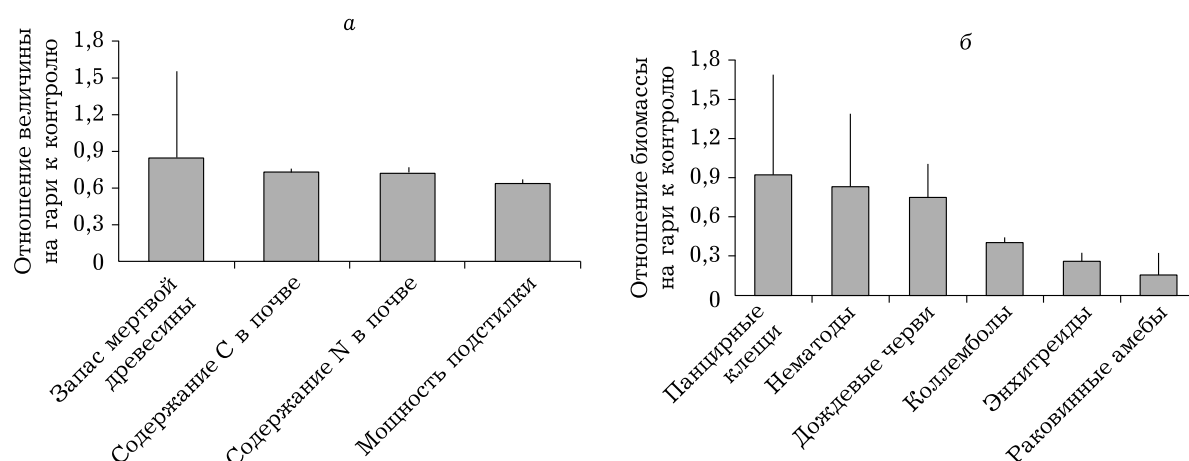


Рис. 2. Относительное изменение величин экосистемных параметров (а) и биомассы групп почвенной фауны (б) после пожаров. Отношение рассчитано как относительное увеличение или уменьшение ($\pm SE$, $n = 2$) уровня экосистемных функций и биомассы рассматриваемых групп почвенной фауны на гарях по отношению к контролю

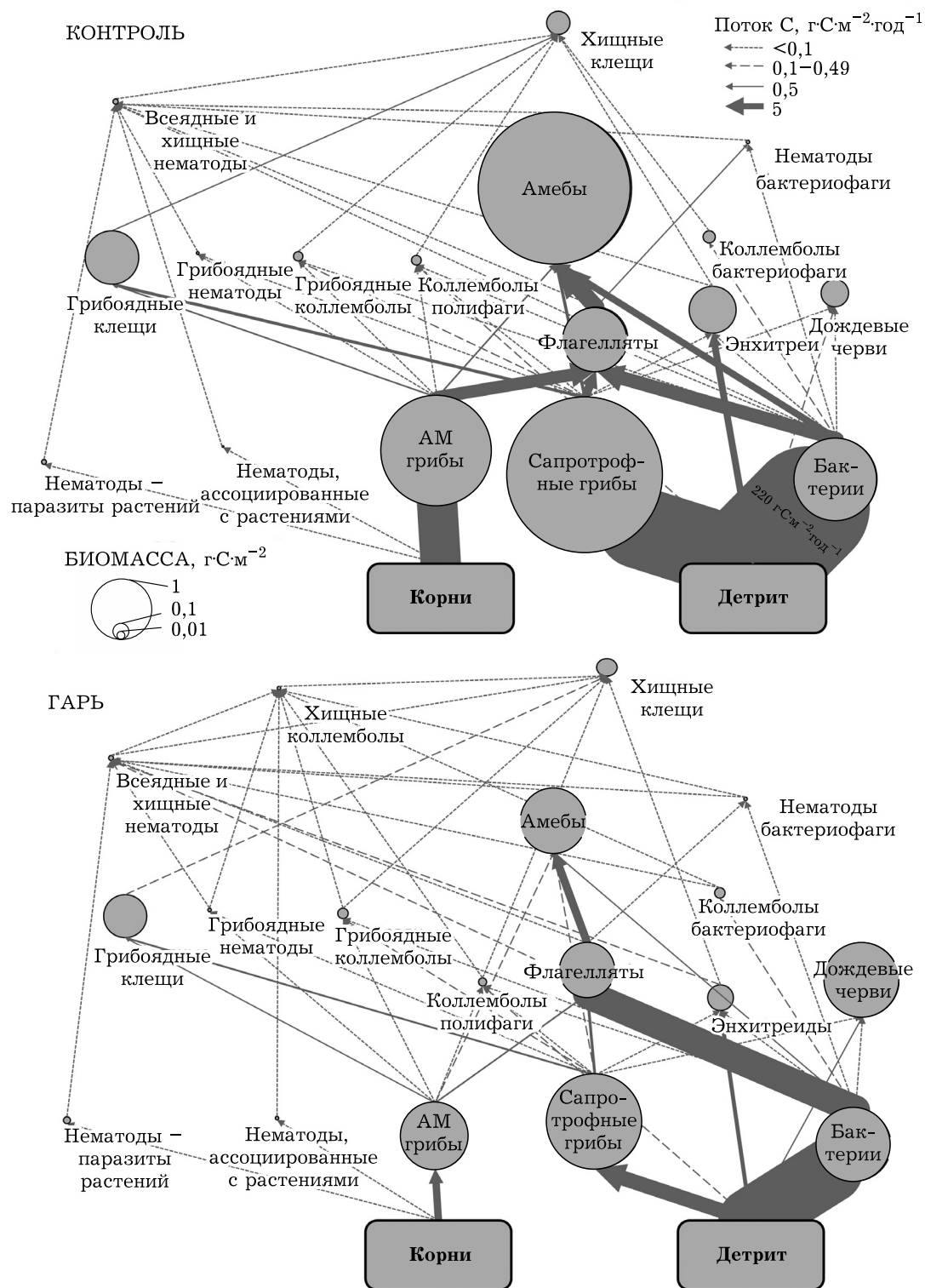


Рис. 3. Результаты моделирования почвенных пищевых сетей для контрольных (верхняя диаграмма) и горелых (нижняя диаграмма) лесов. Диаметр кругов соответствует биомассе соответствующих элементов пищевой сети ($\text{г} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2}$), толщина соединительных линий – годовому объему поедания данного пищевого ресурса соответствующим потребителем ($\text{г} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$). Объем потребления детрита бактериями в контрольных лесах слишком велик, чтобы показать его в том же масштабе. Величина потребления подписана на линии

ликованным результатам о реакции сообществ почвенных животных на лесные пожары [Sgardelis et al., 1995; Безкоровайная и др., 2007a, б; Malmström, 2010; Gongalsky, Persson, 2013].

Сообщество почвенных животных, очевидно, состоит из двух “блоков” в зависимости от степени флуктуации их биомассы в ответ на изменение почвенно-эдафических условий после пожаров. Биомасса амев и энхитреид крайне чувствительна к пожару. Скорее всего, это обусловлено сильной связью между численностью этих групп и мощностью подстилки [Гонгальский и др., 2016]. Панцирные клещи, коллемболы, дождевые черви и нематоды более стойки к вызванным пожарами изменениям в абиотических условиях почвы. Эта устойчивость может также поддерживаться наличием в горельниках вновь формирующихся или уцелевших специфических микроместообитаний (например, соответственно, упавших стволов деревьев и микропонижений, наполненных влажной подстилкой) [Gongalsky et al., 2012; Kwok, Eldridge, 2015]. В то же время биомасса орибатид и других клещей сильнее зависит от наличия ресурсов в лесной почве и подстилке. Таким образом, функционирование почвенной экосистемы после пожара в значительной степени определяется доступностью пищевых ресурсов и конфигурацией пригодных для почвенной биоты перфугиумов [Zaitsev et al., 2016]. Разумеется, поскольку анализ проводился только на четырех участках в пределах тайги, его результаты не могут являться представительными для всей территории, занятой этим типом леса в силу малой повторности. Тем не менее с учетом значительных трудозатрат на определение таксонов почвенных животных, исследование представляет хороший пример, результаты которого могут оказаться полезны при планировании широкомасштабных исследований в этой области.

Функциональность и активность почвенных пищевых сетей после пожара, выявленные в рассмотренном случае, согласуются с наблюдениями М. А. Брэдфорда и соавт. [Bradford et al., 2014] о том, что снижение функционального уровня экосистем (в данном случае – мощности подстилки) связано с ре-

структуризацией детритных пищевых сетей. Несмотря на тот факт, что через четыре года после пожара большинство функциональных групп почвенных животных очень незначительно снижало свою биомассу, совокупное снижение ее запаса и активности почвенной пищевой сети приводило к существенному снижению общего уровня потребления углерода пищевой сетью по сравнению с контрольными лесами. Результаты, полученные авторами, позволяют предположить, что снижение уровня функционирования почвенной пищевой сети может компенсироваться за счет избыточного числа функциональных элементов в почвенных сообществах. Эта избыточность открывает возможность перенаправления потребления существующих ресурсов и потоков углерода, которые остались за рамками применяемой модели (например, прочие группы мезофауны). Относительно более высокая доля биомассы дождевых червей в горелых лесах свидетельствует о возможности выполнения ими части функций отдела пищевой сети, сформированного различными группами микрофауны.

В заключение подчеркнем, что установлено смещение общего потока углерода через почвенную пищевую сеть в сторону бактериального трофического канала после пожара [Богородская и др., 2010]. Это может приводить к снижению регуляционного потенциала почвенных пищевых сетей в отношении процессов мобилизации углерода в горелых лесах. Относительное повышение важности бактерий после пожара, скорее всего, определяется запоздалым привнесом в сеть органики от мертвых деревьев. Ожидается, что роль почвенной биоты в регулировании функционирования экосистем будет варьировать в зависимости от географического положения и макроэкологических условий среды. Этот вопрос – предмет наших дальнейших исследований.

Авторы признательны А. А. Желтухину, заместителю директора Центрально-Лесного государственного биосферного заповедника, а также Е. Богдановой (Нелидовское лесничество) за их помощь в поиске горелых лесов. Исследование выполнено на средства гранта Российского научного фонда (проект № 14-14-00894).

ЛИТЕРАТУРА

- Аринишкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 488 с.
- Безкоровая И. Н., Краснощекова Е. Н., Иванова Г. А. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных при низовых пожарах разной интенсивности // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2007. № 5. С. 619–625.
- Безкоровая И. Н., Тарасов П. А., Иванова Г. А., Богородская А. В., Краснощекова Е. Н. Азотный фонд песчаных подзолов после контролируемых выжиганий сосняков Средней Сибири // Почвоведение. 2007. № 6. С. 775–783.
- Богородская А. В., Краснощекова Е. Н., Безкоровая И. Н., Иванова Г. А. Послепожарная трансформация микробоценозов и комплексов беспозвоночных в почвах сосняков Центральной Сибири // Сиб. экол. журн. 2010. № 6. С. 893–901.
- Гонгальский К. Б., Зайцев А. С., Коробушкин Д. И., Сайфутдинов Р. А., Язрикова Т. Е., Бенедиктова А. И., Горбунова А. Ю., Горшкова И. А., Бутенко К. О., Костина Н. В., Лапыгина Е. В., Кузнецова Д. М., Рахлеева А. А., Шахаб С. В. Разнообразие почвенной биоты на горях южнотаяжных лесов (на примере Тверской области) // Почвоведение. 2016. № 3. С. 388–397.
- Звягинцев Д. Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1991. 304 с.
- Корганова Г. А. Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Testacea): фауна, экология, принципы организации сообществ: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1997. 46 с.
- Пандирные клещи / под ред. Д. А. Криволуцкого. М.: Наука, 1995. 224 с.
- Рахлеева А. А., Корганова Г. А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоол. журн. 2005. № 84 (12). С. 1427–1436.
- Baermann G. Eine einfache Methode zur Auffindung von Ancylostomum (Nematoden) Larven in Erdproben // Mededeel. mit. h. Geneesk. Lab. Weltevreden Feestbun- del: Batavia, 1917. С. 41–47.
- Bardgett R. D., van der Putten W. H. Belowground bio- diversity and ecosystem functioning. // Nature. 2004. Vol. 515. P. 505–511.
- Bradford M. A., Wood S. A., Bardgett R. D., Black H. I. J., Bonkowski M., Eggers T., Grayston S. J., Kandeler E., Manning P., Setälä H., Jones H. Discontinuity in the responses of ecosystem processes and multifunctionality to altered soil community composition // PNAS. 2014. Vol. 111. P. 14478–14483.
- Caballero M., Baquero E., Ariño A.H., Jordana R. Indirect biomass estimations in Collembola // Pedobiologia. 2004. Vol. 48. P. 551–557.
- de Vries F. T., Thébault E., Liiri M., Birkhofer K., Tsiafouli M. A., Björnlundet L., Björnlund L., Jørgensen H. B., Brady M. V., Christensen S., de Ruiter P. C., d'Hertefeldt T., Frouz J., Hedlund K., Hemerik L., Hol W. H. G., Hotes S., Mortimer S. R., Setälä H., Sgardelis S. P., Uteseny K., van der Putten W., Wolters V., Bardgett R. D. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems // PNAS. 2013. Vol. 110. P. 14296–14301.
- DeBano L. F., Neary D. G., Ffolliott P. F. Fire Effects on Ecosystems. N.Y.: John Wiley & Sons, 1998. 352 p.
- Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., Ruiz-Jaen M. C., Fröberg M., Stendahl J., Philipson C. D., Mikusiński G., Andersson E., Westerlund B., Andrén H., Moberg F., Moen J., Bengtsson J. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species // Nature Communications. 2013. Vol. 4. P. 1340.
- George P. B. L., Lindo Z. Application of body size spectra to nematode trait-index analyses // Soil Biol. Biochem. 2015. Vol. 84. P. 15–20.
- Gongalsky K. B., Malmström A., Zaitsev A. S., Shakhb S. V., Bengtsson J., Persson T. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape // Appl. Soil Ecol. 2012. N 59. P. 73–86.
- Gongalsky K. B., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // Soil Biol. Biochem. 2013. Vol. 57. P. 182–191.
- Hector A., Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multi- functionality // Nature. 2007. Vol. 448. P. 188–190.
- Hunt H. W., Coleman D. C., Ingham E. R., Ingham R. E., Elliott E. T., Moore J. C., Rose S. L., Reid C. P. P., Morley C. R. The detrital food web in a shortgrass prairie // Biol. Fertility Soils. 1987. Vol. 3. P. 57–68.
- Keeley J. E. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage // Int. Journ. Wildland Fire. 2009. Vol. 18. P. 116–126.
- Krivtsov V., Griffiths B. S., Salmond R., Liddell K., Gar- side A., Bezginova T., Thompson J., Staines H. J., Watling R., Brendler A., Palfreyman J. W. Some aspects of interrelations between fungi and other biota in forest soil // Mycological Res. 2004. Vol. 108. P. 933–946.
- Kwok A. B. C., Eldridge D. J. Does fire affect the ground- dwelling arthropod community through changes to fine-scale resource patches? // Int. Journ. Wildland Fire. 2015. Vol. 24. P. 550–559.
- Luxton M. Studies on the oribatid mites of Danish beech wood soil. II. Biomass, calorimetry and respirometry // Pedobiologia. 1975. Vol. 15. P. 161–200.
- Malmström A. The importance of measuring fire severity: Evidence from microarthropod studie // Forest Ecol. Management. 2010. Vol. 260. P. 62–70.
- Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K. B., Bengtsson J. Dynamics of soil meso- and macrofau- na during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // Appl. Soil Ecol. 2009. Vol. 43. P. 61–74.
- Nielsen U. N., Ayres E., Wall D. H., Bardgett R. D. Soil biodiversity and carbon cycling: A review and syn- thesis of studies examining diversity-function rela- tionships // Europ. Journ. Soil Sci. 2011. Vol. 62. P. 105–116.
- Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D., Bur- gess N. D., Powell G. V. N., Underwood E. C., D'Amico J. A., Itoua I., Strand H. E., Morrison J. C., Loucks C. J., Allnutt T. F., Ricketts T. H., Kura Y., La- moreux J. F., Wettengel W. W., Hedee P., Kassem K. R. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth // BioScience. 2001. Vol. 51. P. 933–938.
- Perry D. A. Forest Ecosystems. Baltimore: John Hopkin University Press, 1994. 649 p.
- Römbke J. Enchyträen (Oligochaeta) als Bioindikator // Umweltchemie Schadstoff-Forschung. 1995. Vol. 7. P. 246–249.

Sgardelis S., Pantis J., Argyropoulou M., Stamou G. Effects of fire on soil macroinvertebrates in a Mediterranean phryganic ecosystem // *Int. Journ. Wildland Fire*. 1995. Vol. 5. P. 113–121.

Zaitsev A. S., Gongalsky K. B., Malmström A., Persson T., Bengtsson J. Why are forest fires generally

neglected in soil fauna research? A mini-review // *Appl. Soil Ecol.* 2016. Vol. 98. P. 261–271.

Zaitsev A. S., van Straalen N. M. Species diversity and metal accumulation in oribatid mites (Acari, Oribatida) of forests affected by a metallurgical plant // *Pedobiologia*. 2001. Vol. 45. P. 467–479.

Reduced Functionality of Soil Food Webs in Burnt Boreal Forests: A Aase Study in Central Russia

A. S. ZAITSEV^{1,2}, K. B. GONGALSKY¹, D. I. KOROBUSHKIN¹, K. O. BUTENKO^{1,3},
I. A. GORSHKOVA¹, A. A. RAKHLEEVA³, R. A. SAIFUTDINOV^{1,4}, N. V. KOSTINA³,
S. V. SHAKHAB¹, T. E. YAZRIKOVA^{1,3}

¹ *A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
119071, Moscow, Leninskij ave., 33
E-mail: dkorobushkin@ya.ru*

² *Institute of Animal Ecology, Justus-Liebig-University
Heinrich-Buff-Ring 26, 35392 Giessen*

³ *M. V. Lomonosov Moscow State University
119991, Moscow, Leninskie Gory, 1*

⁴ *Kazan Federal University
420008, Kazan, Kremlevskaya str., 18*

Functionality of soil food webs after forest fires remains generally unexplored. We address this question by studying both burnt and unburnt spruce forests in Central European Russia (Tver Region). In August 2014 we sampled two spatially distant blocks consisting of forest areas burnt in 2010 and the respective unburnt controls. We analyzed biomass and structure of soil food webs as well as carbon mobilization with respect to carbon stocks in the dead wood, litter and soil after burning.

The biomass of soil fauna was moderately reduced in the burnt plots. For some groups like testate amoebae and enchytraeids, however, this decrease was highly significant and corresponded with the decreased C-stock in litter. For the other taxa changes in biomass were insignificant. At the same time C-flow through the soil food web after fire was strongly reduced mainly due to the reduction of biomass of active fungi and secondary decomposers. The overall consumption rate of detritus by the soil food web strongly decreased in the burnt forests and was maintained predominantly by the decomposition activity of bacteria instead of fungi. This resulted in the reduction of the total soil food web functionality related with C-mobilization in the forests four years after a fire event.

Key words: ecosystem functioning, C-stock, soil fauna, soil bacteria, detrits, wildfire.