

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Горбунова Анастасия Юрьевна

**ГЕОГРАФИЯ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПОСЛЕ ПОЖАРОВ В ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ
РОССИИ**

25.00.23 – физическая география и биогеография,
география почв и геохимия ландшафтов

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени
кандидата географических наук

Научные руководители:
доктор биологических наук, профессор
Алексей Анатольевич Романов
доктор биологических наук, доцент
Константин Брониславович Гонгальский

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ, ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ И ДЕТРИТНЫХ ПИЩЕВЫХ ЦЕПЕЙ.....	8
1.1. Особенности объекта исследования – почвенной мезофауны.....	8
1.1.1. Классификации, разнообразие и функционирование почвенных животных	8
1.1.2. Пространственная неоднородность размещения почвенных животных как фактор, определяющий почвенное биоразнообразие	11
1.1.3. Функциональные группы почвенной мезофауны.....	15
1.2. Лесные пожары и их последствия для почвенной мезофауны.....	17
1.3. Детритные пищевые цепи и применение изотопного анализа для их изучения.....	22
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	26
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	32
3.1. Терминология	32
3.2. Районы и время проведения исследований	32
3.3. Объекты и методы исследования	39
3.4. Статистическая обработка данных.....	42
ГЛАВА 4. СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ В НЕНАРУШЕННЫХ ЛЕСАХ И НА ГАРЯХ В ЗОНАЛЬНЫХ И ЭДАФИЧЕСКИХ ВАРИАНТАХ ЭКОСИСТЕМ.....	47
4.1. Численность, биомасса, таксономическое разнообразие в ненарушенных лесах	47
4.2. Численность, биомасса, таксономическое разнообразие на горях	62
4.3. Сравнение численности, биомассы и таксономического разнообразия почвенной мезофауны ненарушенных лесов и гарей.....	72
4.4. Восстановление сообществ почвенной мезофауны после пожаров в зональных и эдафических вариантах экосистем.....	86
ГЛАВА 5. СТРУКТУРА ДЕТРИТНОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ ПОСЛЕ ПОЖАРА	94
5.1. Структура детритной пищевой цепи в зональных и эдафических вариантах экосистем.....	94
5.2. Изотопный состав функциональных групп почвенных беспозвоночных	105
5.3. Разница между хищниками и сапрофагами по значению $LC-\delta^{15}N$	112
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	117
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	123
ПРИЛОЖЕНИЯ	151

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Во многих регионах мира лесные пожары существенно влияют или определяют закономерности формирования структуры и динамики экосистем, в том числе функционирование сообществ почвенных животных (Bond et al., 2005; Fultz, 2016; Pressler et al., 2018). Площадь лесных пожаров в масштабах всей планеты ежегодно составляет около 35-47 млн га (Mouillot, Field, 2005). Экспертами ООН пожары признаны одной из ключевых угроз устойчивости лесного покрова Земли (UN Forum on Forests, 2007). Увеличение частоты возникновения лесных пожаров и охватываемой ими площади – глобальный процесс, связанный с изменениями климата, вызывающими увеличение продолжительности пожароопасного периода, а также с антропогенными факторами (Швиденко и др., 2013; Wildfires in Russia..., 2015).

Пожары приводят к значительному изменению видового состава, снижению численности большей части таксонов, нарушению трофической структуры сообществ почвенных животных (Безкоровайная, 2007; Дорохов, Шелуха, 2014; Гонгальский, 2014; Зайцев и др., 2017). Эти процессы традиционно рассматривались большинством исследователей в каком-либо одном зональном варианте экосистем (Потапова и др., 2002; Malmström, 2010; Włóńska et al., 2020; Certini et al., 2021). При этом сравнительный анализ послепожарной трансформации сообществ почвенной мезофауны в целом спектре зональных вариантов экосистем, соответствующих обширным регионам суши, не проводился.

Почвенная фауна влияет на формирование почвенного профиля и входит в состав детритных пищевых (трофических) цепей, в которых происходит трансформация органического вещества и энергии (Гиляров, Криволицкий, 1985; Crowther et al., 2019; Potapov et al., 2019). Несмотря на то, что изучение структуры и функционирования детритных пищевых цепей и их совокупности в виде пищевых сетей продолжается в настоящее время (Maggiotto et al., 2019; Gongalsky et al. 2021; Potapov et al. 2021; Sabatte et al. 2021), при этом остается неизученной структура детритной пищевой цепи на уровне мезофауны на горячих в зональных вариантах экосистем на европейской территории России и спектр питания хищников и сапрофагов на горячих.

Объект исследования: сообщества почвенной мезофауны.

Предмет исследования: структура сообществ почвенной мезофауны в ненарушенных лесах и на горячих.

Цель исследования – выявить закономерности влияния пожаров на почвенную мезофауну в зональных и эдафических вариантах экосистем пяти биомов Европейской России. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить таксономическую структуру, численность, биомассу сообществ почвенной мезофауны и провести их сравнительный анализ в пройденных пожаром и ненарушенных лесах.
2. Оценить влияние климатических и эдафических параметров на сообщества почвенной мезофауны на горячих.
3. Провести сравнительный анализ структуры почвенной детритной пищевой цепи в пройденных пожаром и ненарушенных лесах.

Методология исследования

В основу диссертации легли оригинальные материалы, собранные в апреле-июне 2015 г. вдоль субмеридионального трансекта в пяти биомах европейской части России. В работе использовались современные методы сбора и лабораторной обработки почвенных проб (Edwards, 1991; Fundamentals..., 2018; Potapov et al., 2022), а также метод изотопного анализа для изучения длины детритной пищевой цепи (Post, 2002; Layman et al. 2012). Теоретической и методологической основой исследования послужили работы отечественных и зарубежных учёных в области биогеографии почв и географии биоразнообразия: М.С. Гилярова, Г.В. Добровольского, Д.А. Криволицкого, Б.Р. Стригановой, И.Н. Безкорвайной, Г.М. Огуревой, Ю.И. Чернова, К.Б. Гонгальского, А. Malmström, L.O. Wikars, K. Birkhöfer.

Научная новизна работы

- Впервые проведены количественные исследования по единой методике структуры сообществ почвенной мезофауны после пожаров в пяти лесных биомах европейской части России. Представлены новые данные о численности, биомассе, таксономической структуре сообществ почвенной мезофауны и соотношении функциональных групп на горячих. Установлено, что пожар значительно снижает биомассу сапрофагов, и в меньшей степени – биомассу хищников и фитофагов.

- Получены данные об изотопном составе углерода и азота разных трофических групп почвенной мезофауны на горячих. Впервые показано, что в лесных биомах

европейской части России через 5-6 лет после пожара не происходит значимых изменений длины детритной пищевой цепи.

Научно-практическая значимость

Сведения о структуре и составе сообществ почвенной мезофауны могут быть использованы при организации экологического мониторинга лесных экосистем. Данные о функциональных группах почвенной мезофауны могут быть использованы для более точной оценки продуктивности биогеоценозов в разных физико-географических условиях. Сведения о компонентах детритной пищевой цепи позволяют проследить изменения в круговороте азота и углерода после пожаров. Результаты работы используются при чтении курсов «Экология с основами биогеографии» и «Биология и биогеография почв» на географическом факультете МГУ.

Положения, выносимые на защиту

1. В сосновых лесах и фисташково-можжевеловых редколесьях в Крымско-Новороссийском оробиоме, дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме, еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме, сосновых лесах в Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах после низового или всеобъемлющего пожара средней силы численность, биомасса и таксономическое разнообразие почвенных хищников и фитофагов, почвенных хищников, фитофагов и сапрофагов восстанавливается за 5-6 лет.
2. Таксономический состав сообществ почвенной мезофауны на горях в Крымско-Новороссийском оробиоме, Днепровско-Приволжском, Смоленско-Приволжском, Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах аналогичен, а в ненарушенных лесах каждого биома обладает региональной спецификой.
3. Длина почвенной детритной пищевой цепи стабильна и включает три трофических уровня по изотопному составу азота, как в ненарушенных лесах, так и на горях в Крымско-Новороссийском оробиоме, Днепровско-Приволжском, Смоленско-Приволжском, Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах.

Степень достоверности, апробация работы и публикации

Основные результаты работы представлены в 4 статьях в изданиях, входящих в перечень Web of Science.

Материалы диссертации доложены на Всероссийской конференции «Экотоксикология» (Тула, 2015), Международной научной конференции «Роль почв в биосфере и жизни человека» (Москва, 2015), XVII Международном коллоквиуме по почвенной зоологии (Нара, Япония, 2016), Международном симпозиуме «Биодиагностика и оценка качества природной среды: подходы, методы, критерии и эталоны сравнения в экотоксикологии» (Москва, 2016), XXX Европейском арахнологическом конгрессе (Ноттингем, Великобритания, 2017), VII Всероссийской научной конференции по лесному почвоведению (Петрозаводск, 2017), XVIII Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2018).

Вклад автора в проведенное исследование

Личный вклад автора состоит в непосредственном участии во всех этапах диссертационного исследования, в сборе и определении материала совместно с коллегами, анализе отечественной и зарубежной научной литературы, анализе и интерпретации данных, их статистической обработке. Доля личного участия автора составляет не менее 90% от всего объема работ по подготовке диссертационного исследования.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность научным руководителям д.б.н., проф. А.А. Романову и д.б.н., доценту К.Б. Гонгальскому за руководство и всестороннюю помощь. Автор выражает искреннюю благодарность к.г.н. А.С. Зайцеву, к.б.н. Д.И. Коробушкину, д.г.н., проф. С.М. Малхазовой, д.г.н., проф. Г.Н. Огуреевой, к.г.н., доценту Л.Г. Емельяновой, к.г.н. В.А. Мироновой, к.г.н. В.Ю. Румянцеву, к.г.н. М.В. Бочарникову и всему коллективу кафедры биогеографии географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова за ценные замечания и рекомендации. Автор признателен к.б.н. И.Б. Рапопорт (определение дождевых червей), к.б.н. А.А. Гончарову (определение личинок жуков-щелкунов), к.б.н. Р.Р. Сейфулиной, к.б.н. А.В. Пономареву, к.б.н. И.О. Камаеву (определение пауков), к.б.н.

Р.А. Сайфутдинову, М.И. Дегтяреву, А.Н. Жадовой, А.А. Панченкову, Т.Е. Язриковой, к.б.н. О.В. Черновой, Е.А. Носковой, Ю.М. Лебедеву за помощь в полевой и лабораторной работе, д.б.н., чл.-корр. РАН А.В. Тиуну, к.б.н. С.М. Цурикову, А.Г. Зуеву за помощь при проведении изотопного анализа. Автор благодарен своей семье и друзьям за поддержку во время написания работы.

ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ, ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ И ДЕТРИТНЫХ ПИЩЕВЫХ ЦЕПЕЙ

1.1. Особенности объекта исследования – почвенной мезофауны

1.1.1. Классификации, разнообразие и функционирование почвенных животных

Почва образуется на земной поверхности в той части биосферы, где смыкаются и проникают друг в друга три частные оболочки (литосфера, атмосфера и гидросфера) и где плотность живого вещества планеты достигает максимальных величин. Ее важнейшая экологическая особенность – относительная стабильность гидротермических режимов по сравнению с воздушной средой, обеспечивающая благоприятные условия для жизни почвенной биоты. Почва смягчает суровость климата, резкие перепады температуры и влажности (Добровольский, Чернов, 2011). Наземные и почвенные беспозвоночные составляют до 95% видов животных в экосистемах суши (Звягинцев и др., 2005). Видовое разнообразие почвенных животных необычайно широко, и связано оно в первую очередь с разнообразием почвенных условий.

Всех почвенных животных разделяют на три группы по степени связи с почвой (Гиляров, 1965):

1. Геобионты (весь цикл развития протекает в почве) – дождевые черви, многоножки, ногохвостки.
2. Геофилы – часть цикла развития обязательно происходит в почве (большинство развивающихся в почве насекомых с полным превращением, в активной питающейся личиночной стадии обитающих в почве (хрущи, шелкоуны, комары-долгоножки); и виды, обязательно уходящие в почву для окукливания (колорадский жук, одуванчиковый скрытнохоботник и др.)
3. Геоксены – животные, более или менее случайно уходящие в почву, пользующие почвой как временным убежищем или укрытием (земляные блошки, вредная черепашка и др.).

Животные обитают в трех разных фазах почвы: в воздушной, водной и плотной части почвы. Животные разного размера приспособлены к жизни в определенной

фазе почвы, поэтому есть классификация по размерному признаку. Существуют три основные размерные группы почвенных животных (Звягинцев и др., 2005; Чернова, Былова, 1988): микрофауна, мезофауна, макрофауна. Иногда добавляют нанофауну (выделяя из первой группы).

1. Нанофауна – одноклеточные простейшие, их размеры колеблются в границах 20-30 мкм. Их местообитание – заполненные водой поры в почве, т.е. они гидробионты. Неблагоприятные условия переносят в форме цист, причем в состоянии покоя могут пробыть длительное время (Гиляров, 1975; Звягинцев и др., 2005).

2. Микрофауна – многоклеточные микроскопические животные (например, тихоходки, коловратки, нематоды) размером от 0,1 до 2 мм (Гиляров, 1941, 1975; Гиляров, Криволицкий, 1985). Обитают они во влажной среде, в порах, которые насыщены водяным паром. Часть из них являются гидробионтами, но среди микрофауны есть и значительная доля аэробиев (организмы, обитающие в зоне аэрации почвы) – это клещи и коллемболы.

3. Мезофауна – совокупность обитающих в почве видов животных с размерами от 2 до 30 мм. К мезофауне относятся паукообразные, многоножки, дождевые черви, насекомые и их личинки, мокрицы, моллюски и др. Их довольно просто отбирать вручную, так как они хорошо видны невооруженным взглядом или под лупой. Представители мезофауны воспринимают почву как единое целое и имеют морфологические приспособления для рытья и прокладывания ходов (Гиляров, 1941; Гиляров, Криволицкий, 1985; Звягинцев и др., 2005).

4. Макрофауна – это роющие, в основном, позвоночные животные, сюда входят грызуны (мыши, суслики, слепушонки и т.д., насекомоядные – кроты, землеройки). Из беспозвоночных в эту группу входят моллюски (Бабьева, Агре, 1971). Они обитают в плотной части почвы, продвигаются по естественным скважинам, или роют свои ходы (Гиляров, 1941, 1975).

Международная классификация отличается от российской тем, что в международной классификации три группы: *microfauna* (ширина тела 0,01-0,1 мм), *mesofauna* (ширина тела 0,1-2 мм) и *macrofauna* (ширина тела больше 2 мм) (Fenton, 1947; van der Drift, 1951).

В названии работы используется словосочетание «сообщество почвенных беспозвоночных». Но следует уточнить, что в работе рассматривается только одна размерная группа – это мезофауна (почвенная мезофауна).

В дальнейшем речь в работе пойдет только о тех животных, которые относятся к почвенной мезофауне (в соответствии с российской классификацией). Для полной характеристики мезофауны необходимо привести краткую информацию о таксонах, относящихся к данной размерной группе.

1. Дождевые черви. Относятся к кольчатым червям *Oligochaeta*. Подкласс *Oligochaeta* включает в себя 10 400 - 11 200 видов, из них дождевых червей насчитывается около 7000 видов. Длина дождевых червей варьирует от нескольких см до 2-3 м, при этом для большинства видов диапазон длины тела: от 5 до 15 см (European Atlas ..., 2010).

2. Моллюски (*Mollusca*). В почве представлены брюхоногими – это улитки и слизни. На сегодняшний день в составе типа *Mollusca* насчитывают около 25 000 видов улиток и 5 000 видов слизней. В основном это свободноживущие организмы, но есть и паразитические формы. Они разнообразны по размеру, анатомическому строению и поведению (European Atlas ..., 2010; Global Soil ..., 2016).

3. Членистоногие (*Arthropoda*). В почве обитают представители ракообразных (мокрицы, 3700 видов), паукообразных (пауки, сенокосцы, ложноскорпионы: 45000, 6500, 3500 видов) (Михайлов, 2014), многоножек (губоногие, двупарноногие многоножки, 3000 и 12 000 видов) и насекомых (тараканы, клопы, сеноеды, трипсы, тли, цикадки, дельфациды, жуки, личинки жуков, мух, комаров, пилильщиков, личинки сетчатокрылых, гусеницы бабочек). Количество видов членистоногих превышает количество видов всех остальных животных вместе взятых. Размеры тела разнообразны (European Atlas ..., 2010; Global Soil ..., 2016).

Основные функции почвенных животных в почве чрезвычайно разнообразны. Крупные почвенные беспозвоночные, относящиеся к мезофауне, активно прокладывают ходы в почве, размельчая почву, влияя на скважность, водопроницаемость и аэрацию почвы; гомогенизируют и/или стратифицируют почвенные горизонты; образуют копрогенные структуры; увеличивают поверхность активных биохимических взаимодействий в почве; участвуют в трофических сетях и деструкции органического вещества почвы; активно участвуют в биологическом цикле многих элементов. Различные систематические группы почвенной биоты в почвах обуславливают многообразные процессы трансформации и синтеза органического вещества и минеральной части почвы (Количественные методы..., 1987, Трофимов и др., 2004; Barrios, 2007; Crowther et al., 2019).

1.1.2. Пространственная неоднородность размещения почвенных животных как фактор, определяющий почвенное биоразнообразие

Пространственная неоднородность почв является одним из важнейших факторов, определяющих биологическое разнообразие в разных масштабах от локального до глобального. Эколого-географический фактор разнообразия растительного и животного мира обусловлен разнообразием почвенных условий. Географический фактор связан с климатом, историей географических районов, почвообразующими породами и проявляется на уровне крупных почвенных таксонов, например, широтно-зональных типов почв (Добровольский и др., 2011). Эколого-географическим закономерностям подчинено видовое разнообразие почвенных животных (Гиляров, 1965; Чернов, 1975). Важнейшим фактором, влияющим на разнообразие почвенных беспозвоночных, является гидрологический режим почв, который в значительной мере определяет и характер органического вещества. Например, в органогенных болотных почвах обнаружено более 325 видов почвенных беспозвоночных, среди которых доминируют орибатидные клещи (80 000 экз/м²). В гидроморфных минеральных почвах разнообразие почвенного населения снижается в несколько раз – около 60 видов почвенных беспозвоночных, в них преобладают дождевые черви (около 150 экз/м²) (Роль почвы..., 2011). Крупные роющие беспозвоночные встречаются до глубины 1,5-2 м. Основным фактором, определяющим вертикальную локализацию крупных беспозвоночных в почве, является обеспеченность пищевыми ресурсами и влажность. Разнообразие почвенных животных тесно связано с их различным отношением к многочисленным факторам среды (рН, тип органического вещества, гранулометрический состав, гидрологический режим и т.д.) (Безкоровайная, 2007; Gongalsky et al., 2012).

Пространственная неоднородность разнообразия почвенных животных может рассматриваться в разных масштабах: от размеров, сопоставимых с длиной организма до крупных экорегионов и природных зон. Это позволяет изучать их распределение в пространстве на нескольких уровнях разрешения исследований, когда базовой единицей для анализа может стать локальная исследовательская точка (обычно равная индивидуальной пробе), парцелла, биогеоценоз, ландшафтно-зональный уровень (территориальный охват 100-10 000 км²). На каждом уровне будут свои закономерности распределения и факторы, определяющие неоднородность почвенного биоразнообразия. Закономерности ландшафтно-зонального уровня

пространственной организации почвенной биоты давно находятся под пристальным вниманием почвенных зоологов (Чернов, 1975, Бызова и др., 1987; Покаржевский и др., 2007). Влияние зональных факторов на изменение структуры и разнообразия сообществ почвенных беспозвоночных изучено на примере почв Русской равнины и Западно-Сибирской низменности (Стриганова, 1996, 1997).

Функциональная структура и разнообразие животного населения почв в разных природных зонах

Почва является специфичной средой обитания, и это проявляется в высокой степени постоянства состава и численности населения почвы в различных местностях, повторяемостью этого состава и экологическим сходством преобладающих групп (Гиляров, 1949). Групповой состав почвенного населения обладает большей выравненностью, чем население других ярусов суши, и это связано с тем, что условия влажности и колебания температуры в почве сглажены (Гиляров, 1965; Чернов, 1975; Joschko et al., 2006). Эти факторы сближают условия существования в почве в различных местностях, и поэтому население почвы имеет высокий уровень сходства в разных климатических зонах и на разных почвах. Структурные особенности почвенной среды позволяют поддерживать в ней многовидовые сообщества животного населения с высокими индексами обилия многих групп при довольно низкой конкуренции (Гиляров, 1949; Добровольский, 2003).

Как обитатели особой по условиям почвенной среды, почвенная мезофауна тесно связана с изменением свойств почвы, значимыми факторами является влажность, температура, уровень рН почвы, количество и качество подстилки (Гиляров, 1965; Добровольский и др., 1997; Савин и др., 2007; Gongalsky et al., 2004). Кроме того, почвенная мезофауна реагирует на изменение среды в результате естественных и антропогенных нарушений (Zaitsev et al., 2002; Pressler et al., 2018; Buckingham et al., 2019).

Для выявления закономерностей пространственного распределения животного населения почв и структурно-функциональных особенностей локальных сообществ наиболее эффективно использование разномасштабных экологических трансектов (Соколов, Стриганова, 1998). Почвенно-зоологические обследования в рамках зональных ландшафтов проводились на разных элементах мезорельефа,

различающихся по гидрологическому режиму и температурным условиям, а также по обилию и разнообразию почвенного населения (Гиляров, Чернов 1975; Стриганова, 1996, 1997; Зайцев, 2002; Стриганова, Порядина, 2005; Сайфутдинов, 2019; Zaitsev et al., 2006; Gongalsky et al., 2012; Coyle et al., 2017).

Зональные изменения состава и численности животного населения зонального ряда почв от тундр до полупустынь описаны М.С. Гиляровым и Ю.И. Черновым (1975). Тренды зонального распределения дождевых червей, многоножек и мокриц совпадают: максимумы обилия отмечены в широколиственных лесах, к югу и северу показатели численности этих групп снижаются. Ниже приведена характеристика таксономического состава и структуры животного населения почв в зональных ландшафтах Русской равнины по работам М.С. Гилярова (1965) и Б.Р. Стригановой (1996, 1997) (Таблица 1.1).

Таблица 1.1. Численность мезофауны и доминирующие таксоны в разных природных зонах Русской равнины (Гиляров, 1965; Стриганова, 1996, 1997).

Природные зоны Русской равнины	Численность мезофауны	Доминирующие таксоны
Северная тайга	50-400 экз./м ²	Личинки двукрылых Chironomidae, Limoniidae, Tipulidae и другие
Средняя тайга	44-310 экз./м ²	Насекомые (25%), пауки (17%), многоножки (13%)
Южная тайга	53-120 экз./м ²	Дождевые черви, возрастает разнообразие и обилие диплопод
Хвойно-широколиственные леса	150-600 экз./м ²	Дождевые черви (более половины от общего обилия), пауки семейства Linyphiidae

В европейской северной тайге преобладают личинки двукрылых. В средней тайге по обилию доминируют насекомые, второе и третье место занимают пауки и многоножки, облигатным компонентом фауны являются диплоподы Polyzoniidae и кивсяки Julidae. В южной тайге максимальные показатели численности ниже, но средние и минимальные значения выше, чем в северных подзонах тайги, основное ядро почвенной фауны представлено видами, широко распространенными в разных зонах. В хвойно-широколиственных лесах более половины от общего обилия составляют дождевые черви, большую роль играют пауки, расширяется разнообразие групп, связанных трофическими отношениями с листовыми породами деревьев. Трансектные исследования выявили зоны, где расположены максимальные уровни обилия и разнообразия почвенных животных. На Русской равнине такой зоной является лесостепь. В этой зоне животное население формируется за счет южно-таежных и степных элементов, существенную часть почвенной фауны составляют представители своеобразной лесостепной группы видов (Стриганова, 1996, 1997).

1.1.3. Функциональные группы почвенной мезофауны

Изучение почвенной мезофауны сопряжено с большим количеством сложностей. Огромное разнообразие таксонов требует привлечения к работе множества специалистов по разным группам на этапе определения таксономической принадлежности. Помимо видовой принадлежности для исследований возможно использовать классификации почвенной мезофауны по различным признакам, которые позволяют объединить таксоны в функциональные группы. Еще на заре почвенной биологии для многих групп разработаны системы жизненных форм, которые впоследствии были использованы в развитии подхода, называемого «функциональными группами».

Отечественными исследователями разработаны системы жизненных форм для многих таксонов почвенных животных:

- Жизненные формы жуужелиц (Шарова, 1981);
- Морфо-экологические типы стафилинид (Потоцкая, 1982);
- Жизненные формы дождевых червей (Перель, 1975, 1979);
- Жизненные формы коллембол (Стебаева, 1970);
- Морфо-экологические типы панцирных клещей (Криволицкий, 1965, Панцирные клещи, 1995);
- Трофические группы почвенных животных (Гиляров, 1965).

Во многих исследованиях применяется подход, который фокусируется на оценке разнообразия функциональных групп (Hooper et al., 2005). Считается, что функциональные группы являются надежными индикаторами адаптации организмов к конкретным экологическим условиям (Garnier et al. 2004, Pausas et al. 2004, Díaz et al. 2007). Классификация организмов с использованием функциональных групп является перспективным вариантом для решения многих вопросов, в том числе связанных с влиянием пожаров на почвенную фауну (Moretti, Legg, 2009; Langlands, 2011).

Функциональные группы или трейты (traits / functional traits) – популярный подход в мировой науке для исследования каких-либо изменений биоразнообразия и функциональных реакций экосистем на факторы среды или воздействия (Makkonen et

al. 2012, Birkhofer et al. 2016). Функциональные группы почвенных животных выделяется по морфологическому, физиологическому или поведенческому признаку организма, который характеризует адаптацию организма к среде обитания (Flynn et al. 2011, Moretti et al. 2017), например, тип питания, пространственное распределение в почве, активность перемещения.

Примеры трейтов (по Flynn et al. 2011, Moretti et al. 2017):

- Морфология – размер тела, строение глаз, покровы;
- Питание – трофическая позиция, сила укуса;
- Физиология – переносимость высыхания или затопления, темпы роста, отношение к рН;
- Жизненный цикл – онтогенез, репродуктивный возраст, срок жизни;
- Поведенческие особенности – время активности, особенности локомоции (бег, полет, плавание) и стратификации в субстрате.

В зарубежных исследованиях подход широко применяется в ботанике, гидробиологии, а также в почвенно-биологических исследованиях.

Все таксоны почвенной мезофауны можно отнести к одной из четырех групп по типу питания (трофических групп) (по: Гилярову, 1965):

1. Фитофаги – питаются тканями живых растений. Их разновидность – альгофаги (питаются водорослями). Подавляющее большинство крупных почвенных фитофагов – это развивающиеся в почве личинки насекомых с полным превращением (личинки шелкоунов, долгоносика, майского хруща).

2. Зоофаги – питаются тканями других животных. Это хищники и паразиты. К зоофагам относятся пауки, губоногие многоножки, некоторые жесткокрылые и их личинки, некоторые личинки двукрылых.

3. Некрофаги – питаются трупами животных (жуки-мертвоеды, муравьи-бегунки, личинки двукрылых). Являются своеобразными санитарами природных экосистем.

4. Сапрофаги – питаются разлагающимися остатками растений. К ним относятся черви, двупарноногие многоножки, мокрицы, некоторые клещи, личинки насекомых.

В статье А.С. Зайцева с соавторами (Zaitsev et al., 2014) приведены классификации почвенной мезофауны, основанные на вертикальном распределении и способности к передвижению. Авторы уточняют, что при разделении таксонов они опирались на классификации, разработанные ранее (Гиляров, 1965; Мамаев, 1972, Dindal, 1990).

По вертикальному распределению таксоны почвенной мезофауны относятся к напочвенным или почвенным. Напочвенные таксоны обитают на поверхности почвы и в подстилке, а почвенные таксоны находятся в слое почвы.

По мобильности почвенную мезофауну делят на три группы:

1. Мобильные. Это все крылатые насекомые и пауки.
2. Умеренно мобильные. К этой группе относятся псевдоскорпионы, моллюски, многоножки (кроме Geophilidae).
3. Немобильные. Это дождевые черви, многоножки Geophilidae, личинки Elateridae, Cantharidae.

Использование функциональных групп является перспективным подходом для решения экологических вопросов, таких как устойчивость экосистем в разных масштабах (экосистемы, ландшафты, биомы), и для выяснения реакции систем на нарушения (Koricheva et al., 2000; Makkonen et al. 2012; Birkhofer et al. 2016). Кроме того, сосредоточение внимания на функциональных группах позволяет сравнивать различные биогеографические выделы (Peu et al., 2014; Moretti et al. 2017).

1.2. Лесные пожары и их последствия для почвенной мезофауны.

Характеристика лесных пожаров

По классификации И. С. Мелехова (1947), лесные пожары подразделяются на низовые (напочвенные, подстилично-гумусовые, подлесно-кустарниковые и валежно-пневые); верховые (вершинные, повальные и стволовые) и подземные (почвенные).

Низовой пожар характеризуется горением нижних ярусов растительности лесного биоценоза. Распространение огня происходит по напочвенному покрову. Горит лесной опад, состоящий из мелких ветвей, коры, хвои, листьев, лесная подстилка, сухая трава и травянистая растительность, живой напочвенный покров из трав, мхов, мелкий подрост и кора в нижней части древесных стволов. По скорости распространения огня и характеру горения низовые пожары характеризуют как беглые и устойчивые. Беглый низовой пожар возникает чаще всего в весенний

период, когда подсыхает лишь самый верхний слой мелких горючих материалов напочвенного покрова и прошлогодняя травянистая растительность. Устойчивый низовой пожар характеризуется полным сгоранием напочвенного покрова и лесной подстилки. Устойчивые низовые пожары развиваются в середине лета, когда подстилка просыхает по всей толщине залегания. На участках, пройденных устойчивым пожаром, полностью сгорает лесная подстилка, подрост и подлесок (Мелехов, 1947; Курбатский, 1970; Залесов, 2011).

Верховой пожар отличается от низовых тем, что наряду с горением напочвенного покрова и лесной подстилки горят и кроны деревьев. Они возникают чаще в засушливую погоду и при ветрах средней и большой скорости, за исключением хвойных молодняков, в которых низовой пожар легко переходит в верховой из-за низкоопущенных крон даже при слабом ветре. Верховой пожар также подразделяют на беглый и устойчивый. При беглом или вершинном верховом пожаре огонь распространяется по кронам деревьев скачкообразно со скоростью 250–330 м/мин. При устойчивом верховом пожаре ширина горящей кромки составляет 6–8 м. Такие пожары имеют еще одно название: повальные, так как они приводят к полной гибели растительности. При устойчивом (повальном) горении огонь распространяется по всему древостою: от подстилки до крон (Мелехов, 1947; Курбатский, 1970; Залесов, 2011).

Подземный пожар возникает и распространяется в результате «заглубления» огня низового пожара в подстилку и торфяной слой почвы. Подземные пожары дифференцируют на подстильногумусный (горение распространяется на всю толщину лесной подстилки и гумусного слоя), и на торфяной (горение распространяется по торфянистому горизонту почвы или торфяной залежи под слоем лесной почвы) (Мелехов, 1947; Курбатский, 1970; Залесов, 2011).

Организация Объединенных Наций определила пожар как одну из ключевых угроз для устойчивости мирового лесного покрова (United Nations Forum on Forests, 2007). Во всем мире каждый год пожары затрагивают около 35–47 млн. га лесных площадей (Mouillot, Field, 2005).

На территории России находится около 25% от мировых лесных ресурсов, поэтому леса в России имеют важное значение для глобального цикла углерода (Dixon, Krankina 1993; Goldammer, Furyaev 1996). Ниже приведен график по данным из отчета Федерального агентства лесного хозяйства ФБУ «Авиалесоохрана»

(<https://aviales.ru>), где указана площадь, пройденная лесными пожарами в России в 2000-2020 гг (рис. 1.2.1). Из графика видно, что крупные пожары (площадью больше 10 000 га) – довольно распространенное явление в стране.

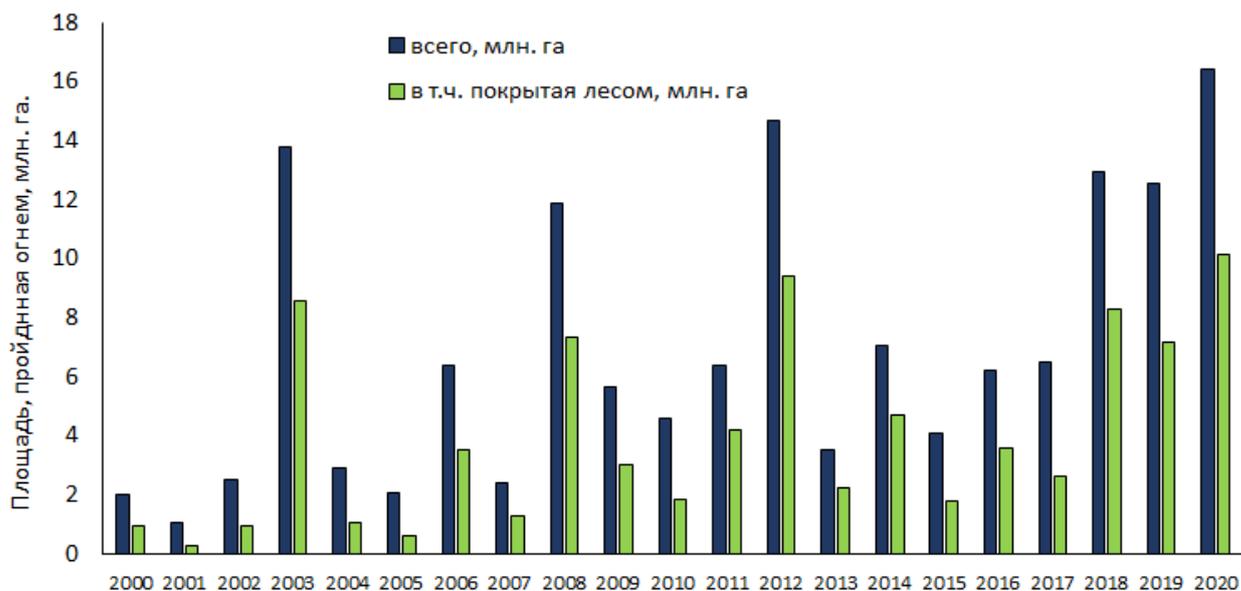


Рис.1.2.1. Площадь, пройденная лесными пожарами в России в 2000-2020 гг. Для графика использованы данные Федерального агентства лесного хозяйства ФБУ «Авиалесоохрана» (сводный отчет о лесных пожарах на всех видах территорий).

Летом 2010 г. на Европейской территории России, в Сибири и на Дальнем Востоке возникла сложная пожарная обстановка, причиной которой стала аномальная жара и отсутствие осадков (Сывороткин, 2010; Мохов, 2011; Ильина, 2012). Специалисты Института космических исследований Российской академии наук (ИКИ РАН) и Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук (ИЛ СО РАН) провели оценку площадей, пройденных лесными пожарами. Оценки проведены независимо, на основе данных об активном горении, полученных различными спутниковыми системами. По состоянию на 18.08.2010 получены следующие оценки лесных площадей, пройденных огнем на территории России в пожароопасном сезоне 2010 г.:

- Оценка ИЛ СО РАН (данные AVHRR) – около 5,9 млн. га.
- Оценка ИКИ РАН (данные MODIS) – около 5,8 млн. га.

Более половины площадей этих пожаров приходятся на территории, покрытые лесом. Столь хорошее совпадение независимых оценок, основанных на данных различных спутниковых систем, свидетельствует о высокой надежности этих оценок (ИКИ РАН, http://smis.iki.rssi.ru/fire_reports/sum2010/s2010.htm; Лаверов, Лупян, 2013).

Лесные пожары также являются частым явлением в Канаде, США и Австралии. В Канаде в 2014 году был один из худших сезонов лесных пожаров за всю историю наблюдений (3,5 млн. га) (Tumstra et al., 2020), в США одни из самых катастрофических пожаров зафиксированы в 2018 (799 тыс. га) и 2020 гг. (1,7 млн. га) в Калифорнии (Palinkas, 2020), в Австралии последние сильнейшие лесные пожары были в 2019-2020 гг. (18,6 млн. га) (Filkov et al., 2020). В Канаде исследованиями пожаров занимается Лесная служба, ключевыми областями исследований являются изучение возникновения лесных пожаров, экологической роли пожаров, мониторинг состояния лесов, отслеживание пожаров, осуществление всех аспектов борьбы с лесными пожарами (Tumstra et al., 2020). В 2013-2020 гг. среди исследований о лесных пожарах в Канаде были работы, посвященные влиянию лесных пожаров на органическое вещество почвы (Aaltonen et al., 2019), на сообщества почвенных бактерий и грибов (Whitman et al., 2019), на продуктивность древостоев и круговорот углерода (Chertov et al., 2013), изменение поглощающей способности аэрозоля при атмосферном задымлении от лесных пожаров (Gorchakov et al., 2017).

Лесные пожары и почвенная мезофауна

Лесные пожары оказывают разностороннее влияние на все компоненты почвы, и одной из первых реагирует почвенная биота. Е.Н. Краснощекова в своей работе приводит результаты по воздействию пожаров на комплексы почвенных беспозвоночных в среднетаежных сосняках Енисейской равнины (Краснощекова, 2009). Через год после низового пожара высокой интенсивности в сосняках наблюдалось достоверное снижение численности в 2 раза и разнообразия крупных беспозвоночных. На второй и последующие пять лет после пожара численность мезофауны оставалась низкой и не превышала 9-12% от контрольного уровня. Основная причина медленного восстановления почвенных беспозвоночных – отсутствие привычных местообитаний и пищевого субстрата. Отмечена гибель

беспозвоночных подстильно-почвенного комплекса (стафилинид, личинок жесткокрылых и двукрылых).

В Окском заповеднике проводились учеты мезофауны с 1976 по 1994 гг. на стационарных площадях в контрольных сосняках и на гарях. Выяснено, что в первое десятилетие более низкий уровень численности мезофауны на гарях связан с медленным восстановлением уничтоженной пожаром подстилки и более сухим режимом нарушенных местообитаний. На гарях резко сокращается обилие основных доминантов ненарушенных сосняков – пауков и косянок, что связано с уничтожением их среды обитания – подстилки. Основу населения на гарях составляют почвенные формы (геофилы, пиллюльщики, листоед *A. obscurus*, личинки двукрылых. На гарях резко снижены доля сапрофагов (дождевые черви, кивсяки). Подавление этих групп в нарушенных пожаром биотопах свидетельствует об ухудшении трофической и микроклиматической ситуации на гарях по сравнению с контролем (Потапова и др., 2002).

В работе Н.Л. Уховой (2005) приведены результаты исследования гарей после пожара 1998 г в Висимском заповеднике. Пробы отобраны в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом коренном и соответствующей гари. Исследование показало, что через месяц после пожара численность мезофауны была в 4,5 раз ниже, чем в контроле. Далее численность постепенно нарастала, и в 2001 году численность мезофауны была выше, чем в ненарушенном лесу. От влияния пожара менее всего пострадали дождевые черви, энхитреиды, косянки, личинки шелкоунов и жужелиц. Резко снизилась на гари численность стафилинид, пауков, не обнаружены двупарноногие многоножки, личинки двукрылых, сенокосцы. В целом основные группы почвенной мезофауны восстановили свою численность, а на гарях отмечено незначительное участие новых групп, которые отсутствовали на контрольных участках.

Таким образом, лесные пожары приводят к изменениям почвенной мезофауны: уменьшению плотности популяций видов, снижению таксономического разнообразия, изменению α -разнообразия, нарушению трофической структуры комплекса (Кулешова и др., 1996; Безкоровая, 2007; Дорохов, Шелуха, 2014; Гонгальский, Зайцев, 2016; Зайцев и др., 2017). Косвенное влияние лесного пожара проявляется через его воздействие на условия местообитания животных. Изменение гидротермических условий (увеличение инсоляции поверхности и повышение

температуры) и pH оказывают существенное влияние на жизнь организмов (Гришин, 1994). Наиболее значимым лимитирующим фактором для жизни и послепожарного функционирования биоты является уничтожение кормовой базы (Гонгальский, 2006; Безкоровайная и др., 2007).

Из анализа литературы ясно, что исследования влияния лесных пожаров на почвенную мезофауну меньше распространены, чем исследования, посвященные микрофауне или наземным позвоночным, или восстановлению растительности (Zaitsev et al., 2016; Pressler et al., 2018; Auclerc et al., 2019; Jhariya et al., 2021). Непредсказуемое возникновение лесных пожаров и гетерогенность условий на горячах влияет на число выбранных горячей для исследования, ограниченная возможность в выборе горячей является общей чертой для многих работ о лесных пожарах (Moretti, 2002; Malmström, 2010; Gongalsky, Persson, 2013).

1.3. Детритные пищевые цепи и применение изотопного анализа для их изучения

Трофическая цепь (пищевая цепь, цепь питания) – взаимоотношения между организмами, через которые в экосистеме происходит трансформация вещества и энергии; группы особей (бактерии, грибы, растения и животные), связанные друг с другом отношением пища-потребитель (Биологический... 1986). В трофической цепи при переносе потенциальной энергии от звена к звену большая ее часть теряется в виде теплоты (до 80-90%). Поэтому число звеньев (видов) в трофической цепи обычно не превышает 4-5 (Бигон и др. 1989). В состав пищи каждого вида входит обычно не один, а несколько или много видов, каждый из которых в свою очередь может служить пищей нескольким видам. Поэтому трофические взаимоотношения видов в природе точнее передаются термином трофическая сеть (Одум, 1986). Однако представление о трофической цепи сохраняет свое значение, когда оказывается возможным разнести всех членов сообщества по отдельным звеньям цепи (трофическим уровням). Существует два основных типа трофических цепей – пастбищные и детритные. В детритных трофических цепях большая часть продукции растений не потребляется непосредственно растительноядными животными, а отмирает, подвергаясь затем разложению сапротрофными организмами и

минерализации. Детритные трофические цепи начинаются от детрита, идут к микроорганизмам, которые им питаются, затем к детритофагам и к хищникам (Криволицкий, Покаржевский 1986, Чернова, Былова 2004).

В экосистемах суши около 90% первичной продукции через детрит направляется в почву (Shurin et al., 2006). Детритные пищевые сети в почве образованы огромным количеством разнообразных организмов, источником органического вещества является опад растений (Bardgett, 2005; Hunt et al., 1987; Barrios, 2007). Первый уровень консументов занимают бактерии и грибы. На втором уровне находятся животные-сапрофаги, которые питаются растительными остатками и обитающими на них микроорганизмами, кроме того, сапрофаги играют важную роль в размельчении растительного опада и подготовке его к переработке микроорганизмами. На верхних уровнях детритной пищевой сети расположены хищники первого и второго порядков (Гончаров, Тиунов 2013; Гончаров, 2014).

Происходящие в детритной пищевой сети процессы частично скрыты из-за огромного разнообразия почвенных организмов и их сложного образа жизни (Van der Putten et al., 2004; Crotty et al., 2013). Для изучения трофических взаимодействий организмов в детритных пищевых сетях используют метод анализа стабильных изотопов (McCutchan et al. 2003; Тиунов, 2007; Layman et al. 2012). Изотопы – это атомы одного и того же химического элемента с разным числом нейтронов в ядре. Изотопы подразделяются на стабильные и радиоактивные. Углерод, азот, кислород, сера и водород – у всех этих элементов более одного стабильного изотопа. И эти элементы составляют большую часть тела живых организмов (Хёфс, 1983). Углерод и азот имеют по два стабильных изотопа – ^{12}C (98,9%) и ^{13}C (1,11%), ^{14}N (99,64%) и ^{15}N (0,36%).

Изотопный состав вещества выражается в тысячных долях отклонения от международного стандарта, которые определяются как δ (в промилле). Расчет производится по следующей формуле:

$$\delta^n\text{E} = [(R_{\text{проба}} - R_{\text{стандарт}})/R_{\text{стандарт}}] * 1000,$$

где E – элемент (N или C), n – масса более тяжелого и редкого изотопа, и R – относительное обилие этого изотопа в анализируемой пробе или в стандарте (Peterson, Fry, 1987; Тиунов, 2007). Для азота стандарт – это N_2 атмосферного воздуха, для углерода – «венский» эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB). В

стандарте углерода $R=1,1237 \times 10^{-2}$, в стандарте азота $R=3,6764 \times 10^{-3}$ (Хёфс, 1983, Тиунов, 2007).

Относительно постоянная разница в составе стабильных изотопов между потребителями и их ресурсом называется трофическим обогащением, трофическим фракционированием или трофическим сдвигом и обычно обозначается как $\Delta^{15}\text{N}$ и $\Delta^{13}\text{C}$ (McCutchan et al. 2003; Тиунов, 2007; Layman et al. 2012). Фракционирование изотопов в пищевой сети определяется как разница между изотопной подписью потребителя и пищи: $\Delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{потребитель}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{пища}}$. В природных экосистемах проявляется положительная корреляция между $\delta^{15}\text{N}$ и позицией животного в пищевой сети, и это позволяет определить относительный трофический уровень животных. Среднее обогащение ^{15}N на один трофический уровень находится в пределах 2-3‰ (Vanderklift, Ponsard 2003; Caut et al. 2009; Korobushkin et al., 2014). Трофическое фракционирование изотопов углерода составляет около 0,5-1‰, поэтому реже используется для определения трофического уровня (McCutchan et al., 2003).

Из результатов предыдущих исследований известно, что почвенные беспозвоночные по значению ^{13}C на 2-5‰ отличаются от опада, это явление носит название «детритного сдвига» (Schmidt et al., 2004; Pollierer et al., 2009). Этот сдвиг по ^{13}C связан с тем, что многие сапрофаги являются на самом деле микробофагами и потребляют опад не в чистом виде, а уже обработанный сапротрофными грибами и бактериями, и уже более обогащенный ^{13}C (Korobushkin et al., 2014; Nyodo, 2015). Кроме того, многие сапрофаги и хищники имеют широкий спектр пищевых ресурсов, и поэтому их положение по значению $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ может варьировать (Scheu, Setala, 2002; Digel et al., 2014). В статье А.М. Потапова с коллегами (Potapov et al., 2018) приведены данные о значениях $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ для разных таксонов, например, указано, что дождевые черви, мокрицы и личинки двукрылых, скорее всего, питаются обработанным микроорганизмами органическим веществом, поэтому они больше обогащены ^{13}C , чем питающиеся опадом животные. Кроме того, дождевые черви, мокрицы и личинки двукрылых также были сильнее обогащены ^{15}N , чем другие сапрофаги.

Количество трофических уровней определяет длину пищевой цепи. Длина пищевой цепи – это количество переносов энергии или питательных веществ от основания до верхней части пищевой цепи (Post, 2002). Существует несколько факторов, влияющих на длину пищевой цепи. В статье П.А. МакХью с соавт.

(McHugh et al., 2010) рассмотрены три категории факторов: доступность ресурсов, воздействие нарушения и размер экосистемы. Гипотеза доступности ресурсов предполагает, что длина цепи питания конечном счете ограничивается запасом энергии на нижнем уровне из-за потерь энергии, которые возникают с каждым трофическим переносом, а также, что более длинные пищевые цепи должны быть найдены в более продуктивных системах (Pimm, 1982; Schoener, 1989). Гипотеза динамической устойчивости (гипотеза воздействия нарушения) предполагает, что пищевые цепи будут более короткими в сильно изменяющихся средах, поскольку длинные пищевые цепи легко нарушаются и дольше восстанавливаются в модельных системах (Townsend et al. 1998; Death, Zimmermann, 2005). Гипотеза размера экосистемы предполагает, что большие экосистемы имеют более длинные пищевые цепи, потому что больший размер подразумевает неоднородность местообитаний (Post et al., 2000; Sabo et al., 2009). В исследовании П.А. Макхью с соавторами доказано, что в водотоках, подверженных нарушению, длина пищевой сети меньше, чем в ненарушенных водотоках. Для наземных экосистем К.Б. Гонгальским с соавторами показано, что промышленное загрязнение приводит к сокращению длины детритной пищевой цепи (Гонгальский и др., 2015).

Изучение структуры и функционирования детритных пищевых цепей и пищевых сетей продолжается в настоящее время (Maggiotto et al., 2019; Gongalsky et al. 2021; Potapov et al. 2021; Sabatte et al. 2021). В работах, посвященных детритным пищевым цепям и сетям европейской территории России, из мезофауны используются только дождевые черви (Гонгальский, 2018), и исследования относятся только к ненарушенным вариантам экосистем (Гончаров, 2014, Korobushkin et al. 2014). Однако, не известна структура детритной пищевой цепи на уровне мезофауны на горячих в зональных вариантах экосистем на европейской территории России и изменяется ли спектр питания хищников или сапрофагов на горячих.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводилось в пяти биомах Европейской территории России (по: Огуреева и др., 2018): 1) Крымско-Новороссийский оробиом, черноморское побережье Краснодарского края; 2) Днепровско-Приволжский лесостепной биом, Воронежская и Липецкая области; 3) Смоленско-Приволжский широколиственно-хвойнолесной биом, Московская и Тверская области; 4) Ладожско-Вычегодский биом (среднетаежный и южнотаежный), республика Карелия и Ленинградская область; 5) Кольско-Карельский гипоарктическо-таежный биом, Мурманская область. Исследованные участки находятся на трансекте протяженностью около 2500 км, они расположены по широте между 44° с.ш. и 68° с.ш., а по долготе между 32° в.д. и 40° в.д. Все биомы являются лесными, во всех в 2009-2010 годах были пожары, Крымско-Новороссийский оробиом вошел в список исследованных биомов, так как леса на его территории также подвержены периодическим пожарам. На выбранной территории четко прослеживается зональный градиент и смена растительности и почв (Мильков, Гвоздецкий, 1986).

Биомы выбраны в соответствии с картой «Биомы России» под редакцией Г.Н. Огуреевой (Карта «Биомы России», 2018). Концепция биомной организации биосферы (Walter, Breckle, 1991) является основой карты. Для территории, изучаемой в данной работе, подразделение на биомы является наиболее подходящим, поскольку биомы отображают пространственную дифференциацию биотического покрова на региональном уровне (Огуреева, Котова, 2014). Для задач работы решено выбрать региональные биомы, поскольку региональные биомы отображают взаимосвязь зональных типов растительности и животного населения, которые соответствуют зональным биоклиматическим условиям (Огуреева и др., 2003, Огуреева, Бочарников, 2017). В биомах выделяют зональные, сопутствующие и эдафические варианты экосистем (Огуреева и др., 2010; Биоразнообразие биомов..., 2020).

Ниже приведена краткая характеристика выбранных биомов и приведены основные работы по почвенной мезофауне в каждом биоме.

Крымско-Новороссийский оробиом. Преобладает низкогорный рельеф. Антиклинальные хребты (600-800 м) разделены продольными синклинальными равнинами. В складки смяты меловые и нижнепалеогеновые известняки, мергели,

глинистые сланцы, песчаники. Горы круто обрываются к морю. Береговая линия осложнена рядом ингрессионных бухт (Физико-географическое ..., 1968). Климат средиземноморского типа, лето жаркое и сухое, зима относительно теплая и влажная. Средняя температура января 4-2°C, июля 24-22,4°C. Высота над уровнем моря – 160 м, средняя температура – 13,1 C°, среднегодовая сумма осадков – 618 мм (Физико-географическое ..., 1968; карта «Биомы России», 2018). Эрозионные процессы и почвообразующие породы разной степени карбонатности и выветренности являются основными причинами разнообразия и сложности почвенного покрова. Здесь преобладают буроземы и разные подтипы коричневых почв (Национальный атлас почв РФ, 2011). Температура в почве большую часть года положительная, что является благоприятным условием для интенсивного протекания биологических процессов, при этом из-за неравномерного выпадения атмосферных осадков влагообеспеченность почв варьирует в широких пределах (Казеев и др., 2016). В составе лесов на территории биома распространены леса из дуба пушистого, можжевельниковые леса, фисташково-можжевельниковые леса и редколесья, сосново-можжевельниковые леса (Петрушина, 2000; Петрушина, Мерекалова, 2017). Если рассматривать структуру биома, то большую часть в процентах от общей площади занимают различные леса: леса пушистодубовые – 13,2%, леса скальнодубовые – 35,8%, леса буковые и грабовые – 17,7%, леса сосновые – 9,4%, леса можжевельниковые – 8% (карта «Биомы России», 2018).

Детальные исследования почвенной мезофауны проводились в окрестностях Геленджика в 1950-е гг. К.В. Арнольди и М.С. Гиляровым (Арнольди, Гиляров, 1958; Гиляров, 1965), далее изучение мезофауны было продолжено на полуострове Абрау А.Д. Покаржевским с коллегами и другими исследователями (Гонгальский и др., 2002, 2006; Савин и др., 2002; Gongalsky et al., 2004; Рапопорт и др., 2019). В таксономической структуре из наиболее массовых групп присутствуют дождевые черви, двупарноногие многоножки, мокрицы, косянки, геофилиды, пауки, ложноскорпионы, жужелицы, долгоносики, стафилиниды, щелкуны, двукрылые, тараканы, цикады, эмбии. Численность мезофауны изменяется от 250 до 1500 экз/м², а биомасса – от 2 до 10 г/м².

Днепровско-Приволжский биом. Территория занимает лесостепную часть Среднерусской возвышенности. На севере территории большое рельефообразующее значение имеют девонские известняки, их подстилают кристаллические породы

Воронежской антеклизы. Долины рек узкие, на водоразделах известняки перекрыты юрскими и меловыми песчано-глинистыми осадками. На юге территории кристаллические породы Воронежской антеклизы залегают близко к поверхности, а речные долины формируются в меле. Рельеф возвышенный, расчлененный (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Лето прохладное, среднегодовая сумма осадков – 320 мм. Средняя температура января -10°C , июля 18°C , высота над уровнем моря – 241 м, средняя температура – $5,6^{\circ}\text{C}$ (Мильков, Гвоздецкий, 1986; карта «Биомы России», 2018). Широко распространены серые лесные почвы, оподзоленные черноземы, выщелоченные черноземы (Национальный атлас почв РФ, 2011). Фоновыми являются широколиственные леса с преобладанием дуба и/или липы (липово-дубовые, кленово-дубовые, ясеневолиповые, кленово-липово-дубовые) (карта «Зоны и типы ...», 1999; Мильков, Гвоздецкий, 1986; карта «Биомы России», 2018). В структуре биома лиственные леса занимают 6,7% от общей площади.

На территории биома проводились разнообразные почвенно-зоологические исследования, значительная часть которых касается особо охраняемых территорий. В качестве примера можно привести исследования в Центрально-Черноземном заповеднике (ЦЧЗ). В ЦЧЗ исследования почвенных животных проводятся с 1950-х годов, изучены многие массовые группы почвенных животных, сезонная и многолетняя динамика, роль животных в биогенном круговороте, таким образом, естественное почвенное население хорошо изучено, и с ним возможно проводить сравнения. Исследования почвенной фауны в заповеднике проводились М.С. Гиляровым, К.В. Арнольди, Г.В. Курчевой, А.Д. Покаржевским, Д.А. Криволуцким, Ю.И. Черновым, Ю.Б. Бызовой, К.Б. Гонгальским и другими исследователями (Гиляров, 1965; Курчева, 1971; «Эколого-фаунистические...», 1984; Гонгальский и др., 2005; Покаржевский, Гонгальский, 2007). Почвенных животных Воронежской области исследовали З.С. Головянко, К.К. Сент-Илер, И.В. Кудряшева, Т.С. Всеволодова-Перель, Б.Р. Стриганова, В.М. Емец, О.П. Негроров и другие (Головянко, 1909; Сент-Илер, 1938; Кудряшева, 1973; Всеволодова-Перель, Надточий, 1992; Стриганова, 1966; Емец, 2002; Негроров и др., 2003). В таксономической структуре из наиболее массовых групп присутствуют дождевые черви, моллюски, мокрицы, кивсяки, геофилиды, костянки, пауки, клопы, трипсы, жужелицы, стафилиниды, долгоносики, щелкуны, пластинчатоусые, чернотелки и другие семейства жуков, галлицы. Средняя численность составляет 150-600 экз./м²,

средние значения биомассы составляют около 10-15 г/м², показатели биомассы могут значительно изменяться, так как почти половину от общего обилия почвенной мезофауны составляют дождевые черви.

Смоленско-Приволжский биом. Территория представляет собой возвышенную равнину в пределах области московского оледенения и подзоны смешанных лесов. В строении принимают участие девонские и каменноугольные известняки, на большей части территории скрытые под песчано-глинистой толщей юры и мела. Северная часть территории – это волнистая моренная равнина. На юге территории господствуют плоские вторичные моренные равнины. Развита овражно-балочная сеть (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Климат умеренно континентальный. Средняя температура января -11°C, июля 16°C. Высота над уровнем моря – 99 м, средняя температура – 4,8 С°, среднегодовая сумма осадков – 608 мм (карта «Биомы России», 2018). Ведущее место принадлежит суглинистым дерново-подзолистым почвам, в южной части появляются острова серых лесных почв и оподзоленных черноземов (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Фоновыми для биома являются широколиственно-еловые (*Picea abies*) неморальнотравяные сложные леса. В структуре биома широколиственно-хвойные (с участием мелколиственных) леса занимают 16,9% от общей площади (карта «Зоны и типы ...», 1999; Мильков, Гвоздецкий, 1986; карта «Биомы России», 2018).

Почвенную фауну изучали Д.А. Криволуцкий, Г.В. Добровольский, Е.Д. Коробов, Ю.Г. Гельцер, А.А. Бобров, Н.М. Чернова, Б.Р. Стриганова, С.Ю. Грюнталь и другие (Добровольский и др., 1997; Коробов, 1979; Гельцер и др., 1979; Бобров и др., 1994; Чернова и др., 1988; Стриганова, 1996; Грюнталь, 2009). Таксономический состав почвенной мезофауны разнообразен. Дождевые черви представлены широко распространенными видами (например, *Dendrobaena octaedra*, *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea caliginosa*), многочисленны губоногие и двупарноногие многоножки и пауки, жесткокрылые представлены несколькими семействами, например, стафилиниды, жуличицы, пластинчатоусые, щелкуны, мягкотелки и другие, значительны по численности различные семейства двукрылых, также отмечаются мокрицы, моллюски, полужесткокрылые. Средняя численность почвенной мезофауны 53-120 экз./м², биомасса около 5 г/м².

Ладожско-Вычегодский биом. По геоморфологическому районированию (Карандеева, 1957 г.), биом относится к провинции ледниковых, холмистых и плоских равнин. Его поверхность в целом равнинна, у берегов Белого моря, Онежского и Ладожского озер – низменна, наиболее приподнята на западе – до 417 м в Западно-Карельской возвышенности. Относится к Балтийскому щиту и является областью ледникового сноса. Рельеф образовался в результате длительной денудации древних гранитов, гнейсов, кварцитов. В котловинах много озер тектонического и ледникового происхождения (Карандеева, 1957). Климат слабо континентальный. Зима мягкая снежная, лето умеренно прохладное влажное. Средняя температура января $-8-12^{\circ}\text{C}$, июля $16-17^{\circ}\text{C}$. Избыточная увлажненность приводит к большой обводненности территории (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Высота над уровнем моря – 126 м, средняя температура – $3,4^{\circ}\text{C}$, среднегодовая сумма осадков – 614 мм (карта «Биомы России», 2018). Преобладающие почвы – подзолисто-болотные и болотные или слабоподзолистые, грубого механического состава с валунами и щебнем (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Фоновыми являются еловые (*Picea abies*, *P. obovata*) леса. Среднетаежные и южнотаежные сосновые (*Pinus sylvestris*) леса приурочены к песчаным и супесчаным почвам древнеаллювиальных равнин и террасам крупных рек. В структуре биома еловые леса занимают 22,3%, а сосновые леса 27,1% от общей площади карты («Зоны и типы ...», 1999; Мильков, Гвоздецкий, 1986; карта «Биомы России», 2018).

Почвенная фауна в данном биоме была объектом исследования в различных исследованиях (Кудряшева, 1987; Потапова, 1989; Рыбалов и др., 2011а, 2011б; Гонгальский, 2014; Gongalsky et al., 2013), в целом результаты исследований дают общее описание почвенной мезофауны в биоме. Таксономическая структура почвенной мезофауны в биом характеризуется невысоким разнообразием, исследователями отмечены моллюски, дождевые черви, косянки, пауки, сеноеды, жужелицы, стафилиниды, шелкоуны, долгоносики, пилильщики и другие жуки, двукрылые. Средняя численность почвенной мезофауны 44-310 экз./м², биомасса около 4 г/м².

Кольско-Карельский биом. По геоморфологическому районированию (Карандеева, 1957) биом относится к провинции тектонически-денудационных расчлененных возвышенных равнин. При средних небольших высотах поверхности здесь преобладает структурно-денудационный рельеф, представленный

низкогорьями, плосковерхими горными массивами, холмогорьями, невысокими грядами, плато, низменными цокольными равнинами. Территория сложена гнейсами и сланцами архея и протерозоя – породами Балтийского кристаллического щита. (Карандеева, 1957; Макунина, 1985). Климат умеренно-континентальный, суммарная радиация 65-80 ккал/см², средняя температура января -12, -15°С, июля +16°С. (Физико-географическое ..., 1968; Физическая география СССР, 1976). Высота над уровнем моря – 90 м, средняя температура – 1,5 С°, среднегодовая сумма осадков – 495 мм (карта «Биомы России», 2018). Низменности и котловины заняты болотами с торфяно-глеевыми почвами и разреженными ельниками и сосняками на глеево-подзолистых почвах. Почва обладает грубым механическим составом (валунные пески, элювий кристаллических пород) (Физико-географическое ..., 1968). Фоновыми для биома являются сообщества северотаежных сосновых и в меньшей степени еловых кустарничковых зеленомошных лесов. В структуре биома сосновые леса занимают 28,8%, а еловые леса 12,7% от общей площади (карта «Зоны и типы ...», 1999; Мильков, Гвоздецкий, 1986; карта «Биомы России», 2018).

Краткая характеристика почвенной мезофауны приведена по литературным данным (Бызова и др., 1986; Зенкова и др., 2003, 2009). В таксономической структуре отмечены следующие таксоны: дождевые черви, моллюски, пауки, сенокосцы, губоногие многоножки, жужелицы, мягкотелки, долгоносики, щелкуны, стафилиниды, двукрылые, чешуекрылые, клопы, трипсы, цикадки, листоблошки, тли, прочие перепончатокрылые. Из пауки наиболее многочисленны представители семейства Linyphiidae. Средняя численность почвенной мезофауны 50-400 экз./м², биомасса около 2 г/м².

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Терминология

Ниже приведены определения терминов, используемых авторами в работе при описании почвенных животных. В классических работах по почвенной зоологии употребляются следующие термины:

Почвенная фауна – это совокупность видов животных, обитающих в почве (Гиляров, 1941, 1965; Добровольский и др., 1997).

Почвенные беспозвоночные – это беспозвоночные животные, обитающие в почве (Гиляров, 1975; Бызова, 2007).

Животное население почв – исторически сложившаяся совокупность особей одного или многих видов почвенных животных в пределах какой-либо территории (Северцов, 1961; Гиляров, Стриганова, 1986; Стриганова, Порядина, 2005).

Также приведем определение термина сообщество, именно в этом смысле применяется термин в работе.

Сообщество – это совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющая собой определенное экологическое единство (например, фитопланктон какого-либо озера, почвенные животные участка леса (Гиляров, 1986). Этот термин также применим для словосочетания «сообщество почвенных беспозвоночных». Такое словосочетание применяется во многих работах по почвенной зоологии (Захаров, 1989; Стриганова, 2003; Мордкович, 2007; Покаржевский, 2007).

3.2. Районы и время проведения исследований

В основу работы положены итоги наших собственных полевых исследований в апреле-июне 2015 года в пяти биотомах Европейской территории России. В пределах биотомов пробы отбирались в зональных и эдафических вариантах экосистем. Отбор проб проведен в сосновых лесах и фисташково-можжевельниковых редколесьях в

Крымско-Новороссийском оробииоме, дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме, еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме, сосновых лесах в Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах (рис. 1). В Ладожско-Вычегодском биоме зональным вариантом экосистем являются еловые леса, но сосновые леса являются фоновыми, они широко распространены и занимают 27,1% от общей площади биома (Биоразнообразие биомов..., 2020). Пробы отбирались на высотах 150–600 м над ур. м. В единственном рассмотренном оробииоме изучены зональные варианты экосистем в пределах нижнего высотного пояса, идентичные тем, что распространены на сопредельных равнинах.

Ненарушенные леса (негоревшие леса), которые не были подвержены пожарам по крайней мере 50 лет, выявлены по картам государственного лесного кадастра. Для дополнительной проверки отсутствия пожаров на выбранных участках проанализирована микроструктура почвы на наличие древесного угля, и ни один из образцов почвы не содержал больших фрагментов старого древесного угля.

Для того, чтобы пробы были отобраны в фенологически схожий период, даты для отбора выбирались по началу цветения черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.). Таким образом, отбор проб начался 20 апреля в Крымско-Новороссийском оробииоме, между биомами делался интервал в 10 дней, а между Ладожско-Вычегодским и Кольско-Карельским биомом интервал составил 20 дней (Физико-географический атлас мира, 1964). Этот подход к экологической синхронизации полевых работ обычно используется в зоологических почвенных исследованиях (Gongalsky et al., 2004).

Всего исследовано 20 негоревших контрольных участков (в ненарушенных лесах) и 20 гарей. Участки отобраны попарно (негоревший контрольный участок и соответствующая гая), расстояние между контрольным участком и гарью составляло 250-500 м. Расстояние между парами было не меньше одного километра. Из выбранных для исследования гарей 6 гарей сформировались в 2009 г., 14 гарей – в 2010 г. Между гарями 2009 и 2010 г. нет значительных различий в составе сообществ почвенных животных, это показали результаты анализа литературы и экспертная оценка при отборе проб (Malmström et al., 2009; Gongalsky and Persson, 2013). Из-за отсутствия возможности напрямую задокументировать интенсивность пожара интенсивность пожара оценена постфактум. Интенсивность пожара оценена в соответствии с работой ДеБано и др. (1998), исходя из мощности подстилки и высоты

нагара. Все пожары классифицированы как пожары средней интенсивности. Площадь гари не учитывалась в качестве фактора, поскольку в литературе показано, что площадь гари не оказывает или оказывает незначительное влияние на восстановление почвенной фауны (Gongalsky et al., 2012, 2020). Во всех исследованных ненарушенных лесах и на всех гарях выполнено геоботаническое описание и почвенное описание. Территория исследования показана на рисунке 3.1. Описание исследованных участков дано в таблице 3.1.

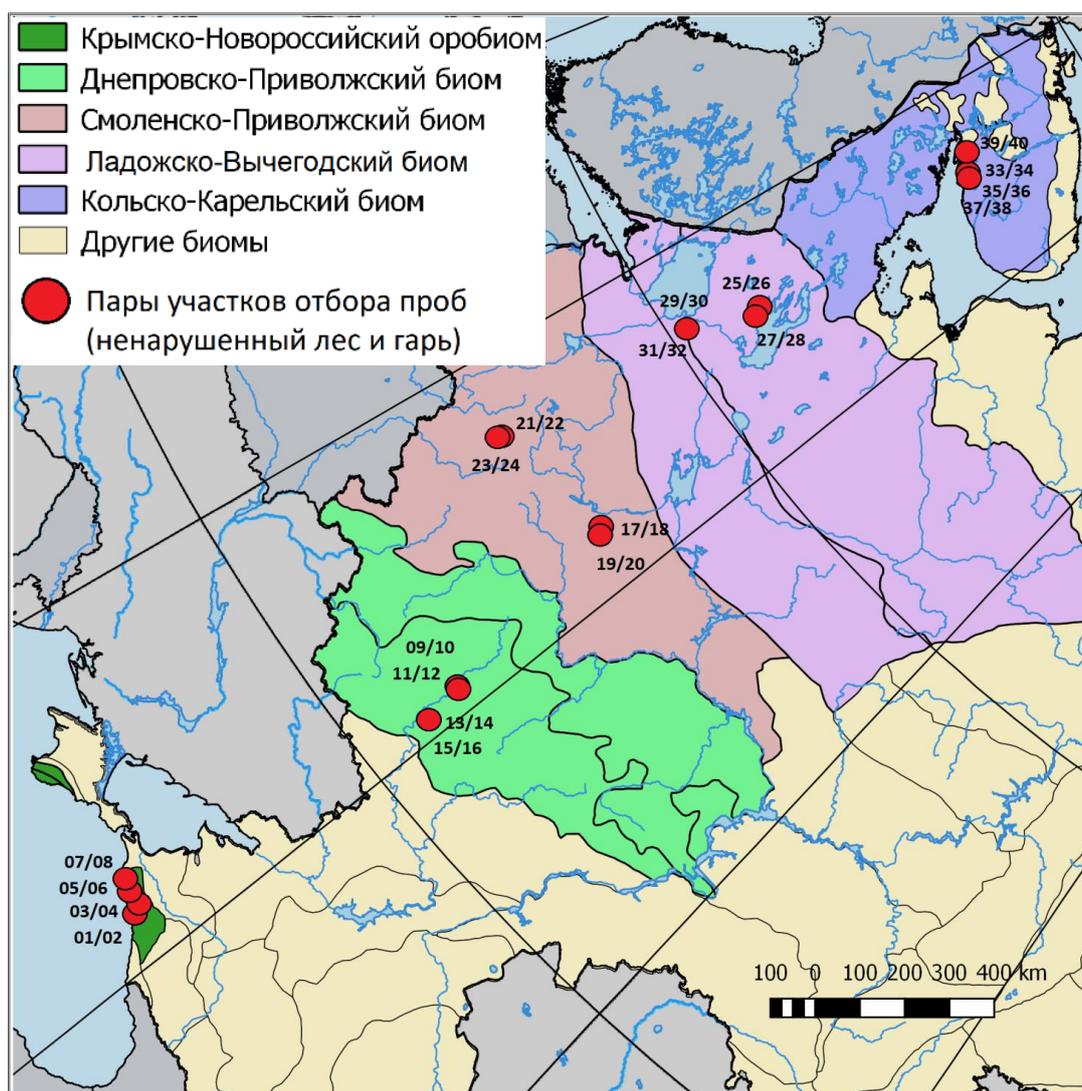


Рис. 3.1. Пары участков отбора проб в лесах на Европейской территории России. Нечетным номерами обозначены ненарушенные леса, четными - гари.

Таблица 3.1. Краткая характеристика изученных территорий. Здесь и далее используются следующие сокращения для биомов: К-Н – Крымско-Новороссийский оробиом, Д-П – Днепровско-Приволжский биом, С-П – Смоленско-Приволжский биом, Л-В – Ладожско-Вычегодский биом, К-К – Кольско-Карельский биом.

Биом	Тип почвы (по WRB)	Растительность на ненарушенных участках и гарях (№ участка, название ассоциации), номера соответствуют номерам на рисунке 3.1
К-Н	Rendzic Leptosol	№ 1. Сосновая (<i>Pinus pitysusa</i>) грабинниково-кленовая ломоносовая (<i>Carpinus orientalis</i> , <i>Acer sp.</i> , <i>Clematis vitalba</i>) ассоциация.
К-Н	Rendzic Leptosol	№ 2. Сосновая (<i>Pinus pitysusa</i>) ломоносовая с шиповником и пионом (<i>Clematis vitalba</i> , <i>Rosa sp.</i> , <i>Paeonia sp.</i>) ассоциация
К-Н	Rendzic Leptosol	№ 3. Сосновая (<i>P. pallasiana</i>) кустарниковая (ежевика, шиповник) (<i>Rubus sp.</i> , <i>Rosa sp.</i>) разнотравная зеленомошная ассоциация.
К-Н	Rendzic Leptosol	№ 4. Сосновая (<i>Pinus pallasiana</i>) жасминово-шиповниковая (<i>Jasminum fruticans</i> , <i>Rosa sp.</i>) злаковая ассоциация
К-Н	Rendzic Leptosol	№ 5. Грабинниково-сосновая (<i>P. pallasiana</i> , <i>C. orientali</i>) с дубом (<i>Quercus pubescens</i>) скумпиевая (<i>Cotinus coggygria</i>) злаковая ассоциация.
К-Н	Rendzic Leptosol	№ 6. Сосновая (<i>Pinus pallasiana</i>) кустарниковая (кизил, скумпия, шиповник, ежевика) (<i>Cornus mas</i> , <i>Cotinus coggygria</i> , <i>Rosa sp.</i> , <i>Rubus sp.</i>) злаковая ассоциация
К-Н	Luvic Calcic Kastanozem (Cambic)	№ 7. Фисташково-можжевеловая (<i>Juniperus exelsa</i> , <i>Pistacia mutica</i>) жасминовая (<i>Jasminum fruticans</i>) ясенцово-злаковая (<i>Dictamnus gymnostylis</i>) ассоциация
К-Н	Luvic Calcic Kastanozem	№ 8. Фисташковая (<i>Pistacia mutica</i>) держи-дереве-жасминовая (<i>Paliurus spina-christi</i> , <i>Jasminum fruticans</i>)

	(Cambic)	овсянищевая (<i>Festuca sp.</i>) ассоциация
Д-П	Luvic Greyzemic Phaeozem	№ 9. Дубовая с березой черемуховая (<i>Quercus robur, Betula pendula, Prunus padus</i>) ассоциация.
Д-П	Luvic Greyzemic Phaeozem	№ 10. Черемуховая (<i>Prunus padus</i>) снытево-чистотеловая (<i>Aegopodium podagraria, Chelidonium majus</i>) ассоциация на месте гари дубового леса
Д-П	Luvic Greyzemic Phaeozem	№ 11. Дубовая черемуховая (<i>Q. robur, P. padus</i>) разнотравная ассоциация.
Д-П	Luvic Greyzemic Phaeozem	№ 12. Смородиновая (<i>Ribes nigrum</i>) разнотравная ассоциация на месте гари дубового леса
Д-П	Lamellic Arenosol	№13. Ольхово-дубовая с сосной (<i>Q. robur, Alnus glutinosa, P. sylvestris</i>) черемуховая (<i>P. padus</i>) разнотравная ассоциация.
Д-П	Lamellic Gleyic Arenosol	№ 14. Черемуховая с малиной (<i>Prunus padus, Rubus idaeus</i>) осоково-ландышевая (<i>Carex sp., Convallaria majalis</i>) ассоциация на месте гари дубового леса
Д-П	Lamellic Arenosol	№ 15. Сосново-дубовая с липой, березой и осиной черемуховая (<i>Q. robur, P. sylvestris, Tilia cordata, B. pendula, Populus tremula, P. padus</i>) разнотравная ассоциация.
Д-П	Lamellic Arenosol	№ 16. Черемуховая с малиной (<i>Prunus padus, Rubus idaeus</i>) зеленчуково-чистотеловая (<i>Lamium galeobdolon, Chelidonium majus</i>) ассоциация на месте гари дубово-соснового леса
С-П	Gleyic Cambisol	№ 17. Березово-еловая (<i>Picea abies, B. pendula</i>) бруснично-черничная (<i>Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium myrtillus</i>) зеленомошная ассоциация.
С-П	Gleyic Cambisol	№ 18. Ивовая (<i>Salix alba</i>) вейниковая (<i>Calamagrostis epigejos</i>) зеленомошная ассоциация на месте гари березово-

		елового леса
С-П	Gleyic Cambisol	№ 19. Березово-сосново-еловая (<i>P. abies</i> , <i>P. sylvestris</i> , <i>B. pendula</i>) осоково-черничная (<i>Carex sp.</i> , <i>V. myrtillus</i>) зеленомошно-сфагнумовая ассоциация.
С-П	Umbric Podzol	№ 20. Ивовая (<i>Salix alba</i>) бруснично-черничная (<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>) зеленомошно-сфагнумовая ассоциация на месте гари березово-сосново-елового леса
С-П	Stagnic Retisol	№ 21. Еловая рябиновая (<i>P. abies</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>) майниково-кислицевая (<i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Oxalis acetosella</i>) зеленомошная ассоциация.
С-П	Stagnic Retisol	№ 22. Еловая малиново-рябиновая (<i>Picea abies</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>) майниково-кислицевая (<i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Oxalis acetosella</i>) ассоциация
С-П	Histic Stagnosol	№ 23. Березово-еловая (<i>P. abies</i> , <i>B. pendula</i>) мертвопокровная ассоциация.
С-П	Albic Retisol	№ 24. Осиново-еловая (<i>Picea abies</i> , <i>Populus tremula</i>) ивово-рябиновая (<i>Salix alba</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>) осоково-ветреницевая (<i>Carex sp.</i> , <i>Anemone sp.</i>) ассоциация
Л-В	Umbric Leptosol	№ 25. Березово-сосновая (<i>P. sylvestris</i> , <i>B. pendula</i>) можжевельново-рябиновая (<i>Juniperus communis</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>) черничная (<i>V. myrtillus</i>) зеленомошная ассоциация.
Л-В	Histic Leptosol	№ 26. Сосновая с березой (<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Betula pendula</i>) рябиново-шиповниковая (<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Rosa sp.</i>) брусничная (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) зеленомошная ассоциация
Л-В	Folic Leptosol	№ 27. Сосновая (<i>P. sylvestris</i>) рябиновая (<i>S. aucuparia</i>) чернично-брусничная (<i>V. myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>)

		зеленомошная ассоциация.
Л-В	Histic Leptosol	№ 28. Сосновая (<i>Pinus sylvestris</i>) рябиново-ивово-можжевеловая (<i>Juniperus communis</i> , <i>Salix alba</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>) чернично-брусничная (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>) зеленомошная ассоциация
Л-В	Podzol	№ 29. Сосновая (<i>P. sylvestris</i>) черничная (<i>V. myrtillus</i>) зеленомошная ассоциация.
Л-В	Podzol	№ 30. Сосновая (<i>Pinus sylvestris</i>) мертвопокровная ассоциация
Л-В	Podzol	№ 31. Сосновая (<i>P. sylvestris</i>) вересковая (<i>Calluna vulgaris</i>) зеленомошная ассоциация
Л-В	Podzol	№ 32. Сосновая (<i>Pinus sylvestris</i>) малиновая (<i>Rubus idaeus</i>) брусничная (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) зеленомошная ассоциация
К-К	Podzol	№ 33. Сосновая (<i>P. sylvestris</i>) брусничная (<i>V. vitis-idaea</i>) лишайниково-зеленомошная ассоциация.
К-К	Podzol	№ 34. Сосновая (<i>Pinus sylvestris</i>) брусничная (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) мертвопокровная ассоциация
К-К	Podzol	№ 35. Елово-сосновая (<i>P. sylvestris</i> , <i>P. abies</i>) чернично-брусничная (<i>V. myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>) лишайниково-зеленомошная ассоциация.
К-К	Podzol	№ 36. Сосновая (<i>Pinus sylvestris</i>) брусничная (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) мертвопокровная ассоциация
К-К	Podzol	№ 37. Сосновая (<i>P. sylvestris</i>) шикшево-брусничная (<i>Empetrum sp.</i> , <i>V. vitis-idaea</i>) лишайниково-зеленомошная ассоциация.
К-К	Podzol	№ 38. Сосновая (<i>Pinus sylvestris</i>) чернично-брусничная

		(<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>) мертвопокровная ассоциация
К-К	Dystric Leptosol	№ 39. Сосновая (<i>P. sylvestris</i>) чернично-брусничная (<i>V. myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>) мертвопокровная ассоциация
К-К	Dystric Leptosol	№ 40. Сосновая (<i>Pinus sylvestris</i>) чернично-брусничная (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>) мертвопокровная ассоциация

3.3. Объекты и методы исследования

На каждом участке сделано геоботаническое описание и описание почвенного профиля. Определение почв проводилось по почвенным разрезам и закопушкам. Тип почв приведен по World reference base (WRB) (FAO, 2014).

Мощность подстилки и высота нагара на гарях измерена случайным образом в пяти повторностях. В лаборатории стандартными методами измерены рН почвенного раствора и влагоудерживающая способность почвы (Аринушкина, 1970). Содержание С и N в почве определялось с помощью элементного анализатора Thermo Flash EA 1112 в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН. Определение подвижного углерода и азота проводили методом фумигации и экстракции (Brookes et al., 1985; Wu et al., 1990).

Данные о климатических параметрах приведены по Мировой климатической базе данных WorldClim (Global Climate Data). Из климатических параметров в работе использованы средняя температура июля, средняя температура января, годовая средняя температура, годовое количество осадков, количество осадков самого влажного и самого сухого месяца, из эдафических параметров: количество подвижного азота и подвижного углерода в почве (в мг/кг), влагоудерживающая способность почвы (в %), мощность подстилки (в см), из параметров растительности: объем (в м³) упавших деревьев диаметром больше 10 см, объем (в м³) упавших веток диаметром больше 4 см.

Сбор, экстракция из субстрата и лабораторная подготовка к определению таксонов мезофауны выполнены в соответствии с современными методами почвенно-

зоологических исследований (Количественные методы... 1987; Edwards, 1991; Fundamentals..., 2018). В почвенно-зоологических исследованиях применяются методы прямого учета, позволяющего определить численность животных во всем заселенном ими объеме почвы (до глубины встречаемости), рассчитанную на 1 м². Число проб почвы, необходимое для статистически достоверных данных о численности и таксономическом разнообразии животных в различных условиях, варьирует в небольших пределах. Покаржевским с коллегами выяснено, что 25-30 проб размером 76-100 см² вполне достаточно для большинства почвенно-зоологических исследований (Покаржевский и др., 2007; Савин и др., 2006). Если сравнивать метод ручной разборки проб и экстракцию эклекторами Тульгрена для извлечения почвенных беспозвоночных, то есть следующие отличия. Численность почвенных беспозвоночных, полученная при экстракции эклекторами, в 2-10 раз выше результатов ручной разборки. При этом экстракция эклекторами позволяет обнаружить мелкие таксоны, но занижает результаты учета дождевых червей, моллюсков (Гонгальский, 2014; Gongalsky, 2021).

Для учета почвенной мезофауны отобраны пять образцов почвы буром (диаметр 20 см) с глубины 0-15 см с каждого участка (Fundamentals..., 2018). Образцы отобраны в центре участка с площадки 20×20 м, для того, чтобы исключить краевой эффект. Всего отобрано и проанализировано 200 образцов. Образцы почвы доставлены в лабораторию в холодильниках при температуре около +10 ° С и обработаны в течение 2-3 дней.

Дождевые черви собраны отдельно от остальной мезофауны с помощью формалинового метода (Покаржевский и др., 2003). На каждом участке выбраны три площадки 1×1 м, на площадках вручную отобрана подстилка, из которой вручную выбраны черви, после чего площадки поливали из лейки 10 л раствора формалина (4%). Далее в течение 30 минут собирали червей, которые появлялись из почвы и фиксировали в банках с 70% спиртом.

В лаборатории почвенная мезофауна экстрагирована из проб с помощью эклекторов Тульгрена (Tullgren, 1918). Экстракция проводилась в течение 4 дней, за это время почва высыхала до воздушно-сухого состояния, а животные попадали в емкости со смесью спирта, воды и этиленгликоля в соотношении 80:15:5 (Edwards, 1991; Fundamentals of soil ecology, 2018).

Из образцов животные выбраны при помощи бинокулярного микроскопа и определены с использованием светового микроскопа. Собрано и определено 13 652 экземпляра животных. Все животные определены до семейства, 3407 экземпляров определены до вида (пауки (Araneae), мокрицы (Isopoda), губоногие многоножки (Chilopoda), двупарноногие многоножки (Diplopoda), личинки щелкунов (Elateridae)). Численность таксонов выражается в экз/м². Для каждого биома приведена средняя численность для каждого таксона (таблицы 1-5 Приложение). А.А. Гончаров проводил определение личинок Elateridae (определитель: Долин, 1978), Сейфулина Р.Р., А.В. Пономарев, И.О. Камаев проводили определение Araneae (определители: Palmgren, 1975, 1976; Nentwig et al., 2015), Д.И. Коробушкин проводил определение Chilopoda, Diplopoda (определители: Залеская, 1978; Локшина, 1969; Andersson et al., 2005), Гонгальский К.Б. проводил определение Isopoda (определители: Залеская и др., 1982; Soil biology guide, 1990; Schmalfuss, 2003).

Для оценки сухой биомассы животных сначала высушивали в сублимационной сушилке Labconco Freezone 1 в течение 2-3 дней, а затем взвешивали на весах Mettler Toledo MX6 с точностью до 1 мкг. Прямым взвешиванием определена сухая биомасса 781 почвенного животного. Для остальных биомасса получена расчетным путем по литературным данным (Коробушкин, 2016). Для всех таксонов и функциональных групп биомасса выражается в г/м² сухого веса.

Все собранные животные отнесены к одной из функциональных групп по: типу питания (сапрофаги, хищники и фитофаги) (Гиляров, 1965), вертикальному распределению (Напочвенные и Почвенные) и мобильности (мобильные и маломобильные) (Zaitsev et al., 2014). Биомасса функциональных групп приведена в приложениях в Таблице 6.

Для изотопного анализа использованы образцы почвы, опада и животных из трех трофических групп (хищники, сапрофаги, миксофаги). Среди хищников выбраны следующие таксоны: пауки (Araneae), губоногие многоножки (Chilopoda), личинки жуков (Coleoptera) и двукрылых (Diptera) (Begon et al., 1996; Scheu et al., 2000; Залеская и др., 1980). Из сапрофагов для анализа выбраны дождевые черви (Lumbricidae), двупарноногие многоножки (Diplopoda), мокрицы (Isopoda), тараканы (Blattoptera) (Стриганова, 1980; Головач, 1980; Тиунов, 2007). Из миксофагов выбраны личинки Coleoptera и Diptera, взрослые особи Coleoptera (Долин, 1964; Определитель..., 1964; Hövemeyer, 1991). Пробоподготовка выполнена в

соответствии со стандартным протоколом для изотопного анализа (Тиунов, 2007). Всех отобранных для анализа животных помещали в сушильный шкаф при температуре 50 °C на несколько дней. Высушенных особей измельчали целиком, у дождевых червей и крупных насекомых для анализа использованы мышечные ткани (Цуриков и др., 2014). Материал помещали в гильзы из оловянной фольги и взвешивали на весах Mettler Toledo MX6 или MX5 по 200-800 мкг. Масса навески опада и почвы составляла 1500-2500 мкг. Опад и почву измельчали до порошкообразного состояния при помощи мельницы Retsch MM200. Измерения проводились на изотопном масс-спектрометре Thermo-Finnigan Delta V Plus, всего проанализировано 670 проб. Для расчетов выполнено нормирование величин $\delta^{15}\text{N}$ животных относительно опада по формуле $\text{LC-}\delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}$ животного – $\delta^{15}\text{N}$ опада (LC, litter-corrected, «нормировано по опад»). Средняя длина детритной пищевой цепи вычислялась по разнице между значением $\delta^{15}\text{N}$ хищников и сапрофагов (Korobushkin et al., 2014). Из хищников и сапрофагов выбраны реперные таксоны, то есть одинаковые таксоны для ненарушенных лесов и гарей в одном биоме. Среди хищников выбраны разные виды пауков, губоногих многоножек, среди сапрофагов – тараканы, дождевые черви, разные виды двупарноногих многоножек. Согласно литературным данным, трофическое обогащение $\Delta^{15}\text{N}$ – около 2,6 ‰ на один трофический уровень (Korobushkin et al., 2014; Potapov et al., 2018). Количество трофических уровней вычислялось по формуле: значение $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$ хищников разделить на 2,6.

3.4. Статистическая обработка данных

Все почвенные образцы, отобранные в пределах одного участка, рассматривались в качестве мнимых повторностей (Козлов, 2003), и полученные из них значения измеряемых величин усреднялись. Численность и биомасса почвенной мезофауны представлены как среднее значение для гарей и ненарушенных лесов в биоме ($n=4$) \pm стандартная ошибка среднего (SE).

При проверке статистических гипотез за уровень значимости принято значение критерия $p < 0,05$. Все выборки перед проведением параметрических тестов проверяли на нормальность распределения с помощью критерия Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk

test) (Shapiro, Wilk, 1965). Достоверность различий полученных значений проверяли при помощи дисперсионного анализа (ANOVA), параметрического критерия достоверно значимой разницы (Tukey's HSD) (Wikars et al., 2001; Zaitsev et al., 2014). Дисперсионный анализ выполнен на нетрансформированных данных (Zuur et al., 2007; Пузаченко, 2004; Quinn et al., 2002). В качестве независимых переменных (факторов) использовались «Пожар» – это два типа участков (гари и ненарушенные леса) и «Биом» – это пять изученных биомов Европейской территории России.

Вычислена биомасса различных функциональных групп почвенной мезофауны. В общей сложности, рассмотрено 35 различных комбинаций функциональных групп (табл. 3.3).

Таблица 3.3. Комбинации функциональных групп мезофауны в исследуемых лесах.

Одна группа	Две группы	Три группы
Напочвенные (above)	Напочвенные фитофаги above-phyto	Напочвенные маломобильные фитофаги above-phyto-R
Почвенные (below)	Напочвенные хищники above-preda	Напочвенные маломобильные хищники above-preda-R
Фитофаги (phyto)	Напочвенные сапрофаги above-sapro	Напочвенные маломобильные сапрофаги above-sapro-R
Хищники (pred)	Почвенные фитофаги below-phyto	Почвенные маломобильные фитофаги below-phyto-R
Сапрофаги (sapro)	Почвенные хищники below-preda	Почвенные маломобильные хищники below-preda-R
Маломобильные (R)	Почвенные сапрофаги below-sapro	Почвенные маломобильные сапрофаги below-sapro-R
Мобильные (M)	Напочвенные маломобильные above-R	Напочвенные мобильные фитофаги above-phyto-M
	Напочвенные мобильные above-M	Напочвенные мобильные хищники above-preda-M
	Почвенные маломобильные below-R	Напочвенные мобильные сапрофаги above-sapro-M
	Почвенные мобильные below-M	Почвенные мобильные фитофаги below-phyto-M
	Маломобильные фитофаги phyto-	Почвенные мобильные

	R	хищники below-preda-M
	Мобильные фитофаги phyto-M	Почвенные мобильные сапрофаги below-sapro-M
	Маломобильные хищники predar-R	
	Мобильные хищники predar-M	
	Маломобильные сапрофаги sapro-R	
	Мобильные сапрофаги sapro-M	

Доминирующие таксоны отбирались по значению биомассы. К доминантам относились таксоны с биомассой >7% (Кузнецова, 2003; Moretti et al., 2006). Выбрана биомасса, а не численность, поскольку биомасса более адекватно показывает важность таксона для сообщества почвенной мезофауны. Если бы доминанты считались по численности, то из списка доминантов выбыли бы дождевые черви, но остались бы многочисленные мелкие двукрылые, а при этом дождевые черви выполняют роль экосистемных инженеров, и являются важным звеном для многих процессов в сообществе почвенной мезофауны.

Сходство таксономического состава сообществ почвенной мезофауны в ненарушенных лесах определяли с помощью кластерного анализа (Buddle et al., 2000; Gandhi et al. 2001). В качестве меры сходства использован индекс Брея-Кертиса с применением метода дальнего соседа. Для сокращения количества нулевых значений данные преобразованы путем извлечения квадратного корня (Пузаченко, 2004; Quinn et al., 2002).

Для сравнения таксономического состава сообществ почвенной мезофауны на гарях и в ненарушенных лесах использован метод ординации (Пузаченко и Кузнецов 1998, Tiunov, Scheu, 2000, 2005). На основе относительной биомассы таксонов подсчитывали матрицу сходства (непараметрической корреляции) между отдельными пробами. Матрицу сходства обрабатывали с помощью многомерного непараметрического шкалирования (MDS). Оптимальное количество базовых осей

определяли путем сравнения реальной и теоретически ожидаемой величины стресса. Полученные координаты точек в многомерном пространстве использованы для оценки величины и достоверности различий между пробами, взятыми на разных площадках, с помощью дискриминантного и канонического анализа (DFA). В тех случаях, когда дискриминантный анализ подтверждал наличие достоверных различий между площадками, вычисляли линейную корреляцию Пирсона (R-значение) между относительной биомассой таксонов в пробах и координатами этих проб по достоверным каноническим осям. Квадрат дистанции Махаланобиса использован для оценки расстояний между центроидами сообществ почвенной мезофауны гарей и ненарушенных лесов.

Метод главных компонент (PCA) применялся для анализа корреляции между различными трофическими группами почвенной мезофауны и факторами среды (Malmström et al., 2008; Tao et al., 2016). Биомасса трофических групп почвенной мезофауны выбрана в качестве зависимых переменных, а факторы среды – в качестве независимых переменных (Пузаченко, 2004; Quinn et al., 2002).

Полученные данные проанализированы в пакете STATISTICA 8.0 и Biodiversity Pro 2.0 (McAleece et al., 1997).

ГЛАВА 4. СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ В НЕНАРУШЕННЫХ ЛЕСАХ И НА ГАРЯХ В ЗОНАЛЬНЫХ И ЭДАФИЧЕСКИХ ВАРИАНТАХ ЭКОСИСТЕМ

4.1. Численность, биомасса, таксономическое разнообразие в ненарушенных лесах

В Крымско-Новороссийском оробиоме было выбрано три формации: формация сосны пицундской (участок 1), формация сосны крымской (участок 3, 5), формация можжевельника высокого и фисташки туполистной (участок 7). В ненарушенных лесах максимальная численность почвенной мезофауны зафиксирована в формации сосны крымской (участок 3). Минимальная численность мезофауны была в формации сосны пицундской (участок 1). Численность в биоме изменялась от 670 ± 190 экз./м² до 4681 ± 858 экз./м² (рис. 4.1.). Максимальное значение биомассы отмечено в формации сосны крымской (участок 3, $3,16 \pm 0,55$ г/м²), а минимальная биомасса – в формации можжевельника высокого и фисташки туполистной (участок 7, $1,01 \pm 0,22$ г/м²) (рис.4.2.). На всех участках обнаружено 48 семейств, для всех семейств пауков, губоногих и двупарноногих многоножек, мокриц, личинок шелкунов, и для некоторых семейств жестоккрылых было проведено определение до вида, всего идентифицировано 47 видов. Семь семейств являются доминирующими по показателям биомассы (табл. 4.1.). На трех участках большую долю в процентном значении биомассы занимают дождевые черви. Еще в числе доминантов присутствуют губоногие многоножки геофилы, три семейства двупарноногих многоножек, мокрицы семейства Trachelipodidae, а также пауки-бокоходы Thomisidae. На каждом участке все доминанты составляют более 60% от общей биомассы, то есть эти семь семейств занимают значительную часть в структуре почвенной мезофауны.

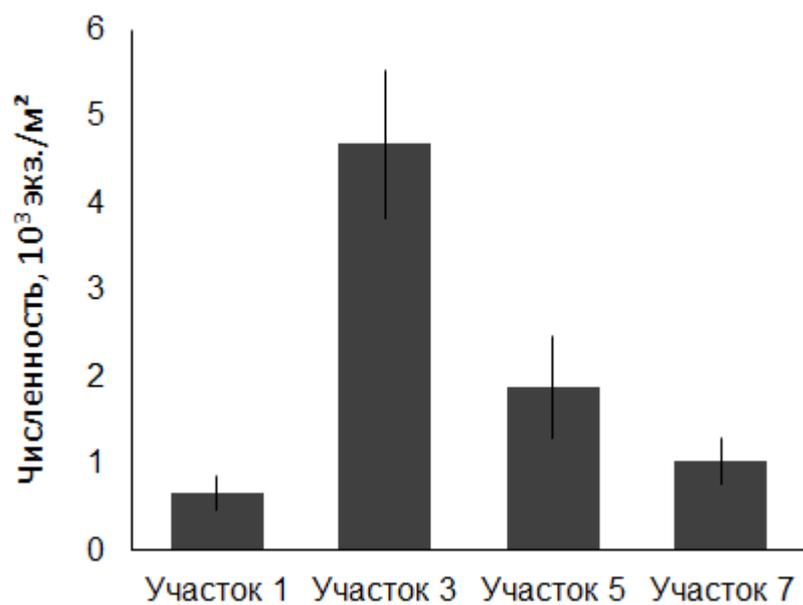


Рис. 4.1. Численность (10^3 экз/м²±SE, n=4) почвенной мезофауны в Крымско-Новороссийском оробиоме.

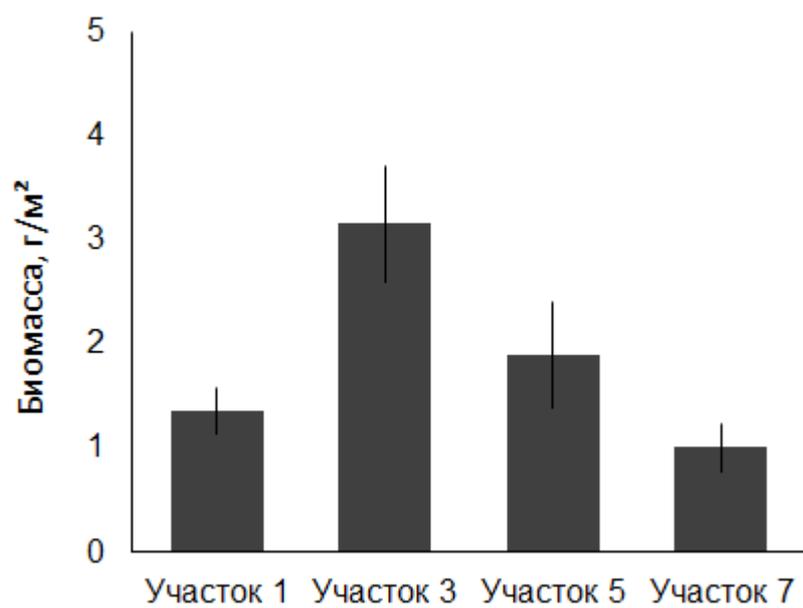


Рис. 4.2. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Крымско-Новороссийском оробиоме.

Таблица 4.1. Доминирующие семейства в Крымско-Новороссийском оробиоме (по значению биомассы).

Доминирующие семейства	Участки в Крымско-Новороссийском оробиоме, значения биомассы в %			
	1	3	5	7
Geophilidae				56,44
Hirudisomatidae		8,42		
Julidae	11,52			
Lumbricidae	63,28	34,54	23,4	
Polydesmidae		9,69		
Thomisidae			7,9	9,61
Trachelipodidae		12,59	30,84	
Прочие	25,21	34,76	37,86	33,95

В Днепровско-Приволжском биоме выбрана формация дуба черешчатого. При сравнении примем во внимание ассоциации на исследованных участках. В ненарушенных лесах максимальная численность и биомасса почвенной мезофауны была в дубовой черемуховой разнотравной ассоциации (участок 11, 1856 ± 146 экз./м², $8,72 \pm 1,92$ г/м²). Минимальная численность и биомасса мезофауны была в дубовой с березой черемуховой ассоциации (участок 9, 595 ± 123 экз./м², $5,23 \pm 0,21$ г/м²) (рис. 4.3, 4.4.). Всего в ненарушенных лесах было найдено 58 семейств, часть семейств идентифицирована до вида, всего 31 вид. По показателям биомассы в биоме доминируют пять семейств почвенной мезофауны (табл. 4.2.). На всех участках больше 50% по биомассе составляют дождевые черви, то есть дождевые черви являются наиболее значимым семейством в структуре почвенной мезофауны в биоме. Кроме дождевых червей, в число доминантов входят жужелицы, пластинчатоусые, кивсяки, и личинки настоящих пилильчиков.

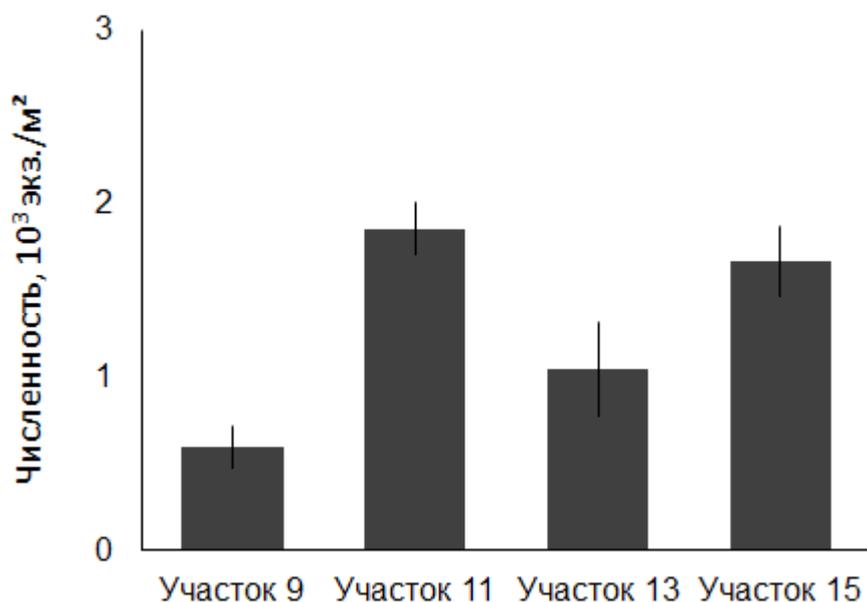


Рис. 4.3. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Днепровско-Приволжском биоме.

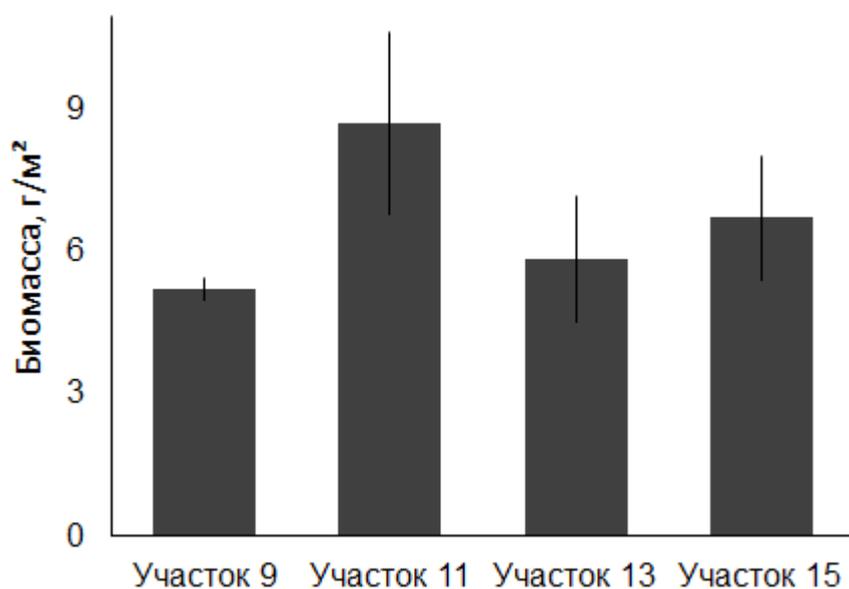


Рис. 4.4. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Днепровско-Приволжском биоме.

Таблица 4.2. Доминирующие семейства в Днепровско-Приволжском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие семейства	Участки в Днепровско-Приволжском биоме, значения биомассы в %			
	9	11	13	15
Carabidae, imago		10,08		
Julidae			7,91	11,39
Lumbricidae	83,47	62,12	59,65	57,71
Scarabaeidae, larvae			20,33	17,88
Tenthredinidae		19,99		
Прочие	16,53	7,82	12,11	13,02

В Смоленско-Приволжском биоме все площадки выбраны в формации ели обыкновенной. Максимальная численность почвенной мезофауны была в березово-еловой мертвопокровной ассоциации (участок 23, 13108 ± 4935 экз./м²). Минимальная численность и биомасса была в березово-сосново-еловой осоково-черничной зеленомошно-сфагnumовой ассоциации (участок 19, 1924 ± 398 экз./м², $0,91 \pm 0,14$ г/м²) (рис. 4.5, 4.6.). А максимальная биомасса была в березово-еловой бруснично-черничной зеленомошной ассоциации (участок 17, $3,01 \pm 0,77$ г/м²). Всего на исследованных участках обнаружено 53 семейства, часть семейств идентифицирована до вида, всего 48 видов. На исследованных участках обнаружено десять доминирующих семейств (табл. 4.3.). На всех четырех участках в число доминантов входят жуки-стафилиниды, на трех участках встречаются личинки мягкотелок и щелкунов. Остальные доминанты встречаются на двух или одном участке, их биомасса составляет от 7 до 33% от общей биомассы на участке. Из них это два семейства двукрылых (Chironomidae, Tabanidae), которых не было в числе доминантов в предыдущих двух биомах, и это является отличительным признаком структуры почвенной мезофауны в этом биоме.

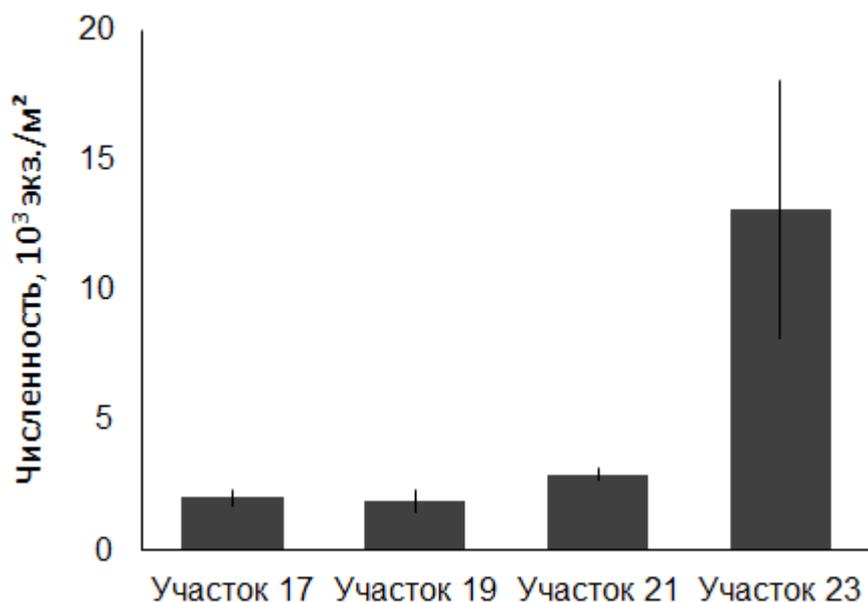


Рис. 4.5. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Смоленско-Приволжском биоме.

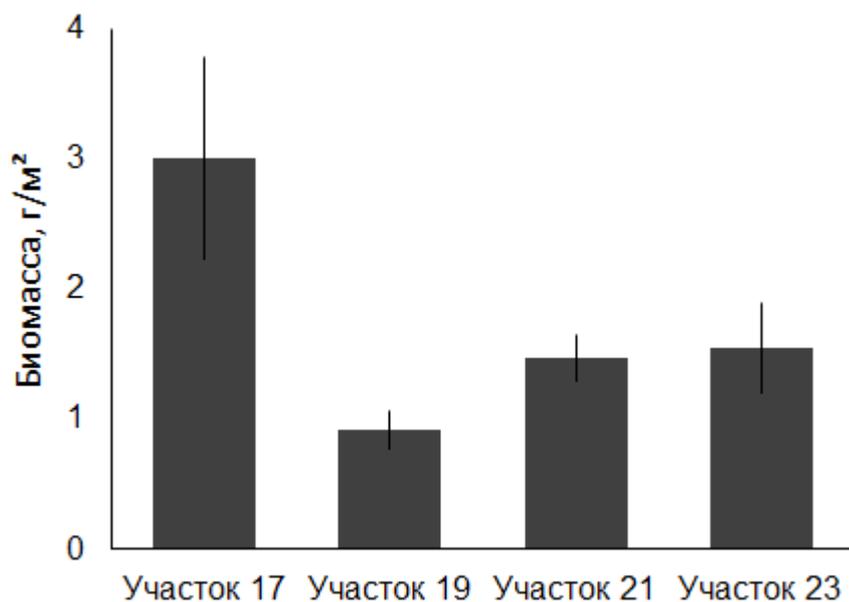


Рис. 4.6. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Смоленско-Приволжском биоме.

Таблица 4.3. Доминирующие семейства в Смоленско-Приволжском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие семейства	Участки в Смоленско-Приволжском биоме, значения биомассы в %			
	17	19	21	23
Cantharidae, larvae		25,04	18,45	7,92
Chironomidae				33,71
Elateridae, larvae	9,54	31,03	12,84	
Gastropoda	19,59			
Julidae			17,52	10,63
Lithobiidae		8,32	7,4	
Lumbricidae			11,83	
Lycosidae	10,71			
Staphylinidae, imago	11,37	18	12,63	16,53
Tabanidae	13,4			
Прочие	35,4	17,6	19,33	31,21

В Ладожско-Вычегодском биоме изучены ненарушенные леса, относящиеся к формации сосны обыкновенной. Максимальная численность почвенной мезофауны была в сосновой вересковой зеленомошной ассоциации (участок 31, 2376 ± 894 экз./м²). Минимальная численность была в березово-сосновой можжевельно-рябиновой черничной зеленомошной ассоциации (участок 25, 1176 ± 209 экз./м²), но в данной ассоциации была максимальная биомасса (участок 25, $2,5 \pm 0,09$ г/м²). Минимальная биомасса была в сосновой черничной зеленомошной ассоциации (участок 29, $0,68 \pm 0,18$ г/м²). На всех участках найдено 37 семейств, часть семейств определена до уровня вида, всего 39 видов. По биомассе восемь семейств являются доминирующими. Личинки щелкунов и мягкотелок являются доминантами на трех участках, дождевые черви на участке 25 являются единственными доминантами, среди доминантов появляются полужесткокрылые, а также два новых семейства двукрылых (Cecidomyiidae и Rhagionidae).

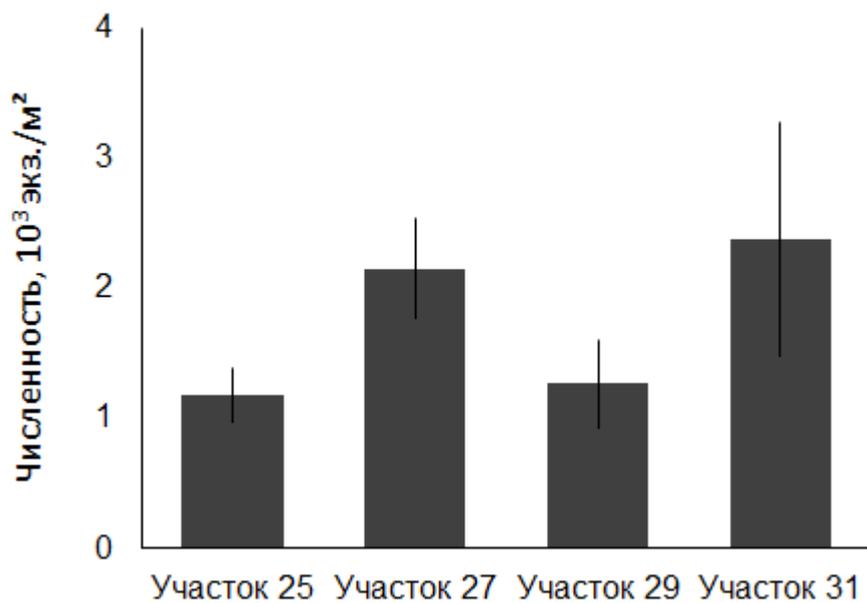


Рис. 4.7. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Ладожско-Вычегодском биоме.

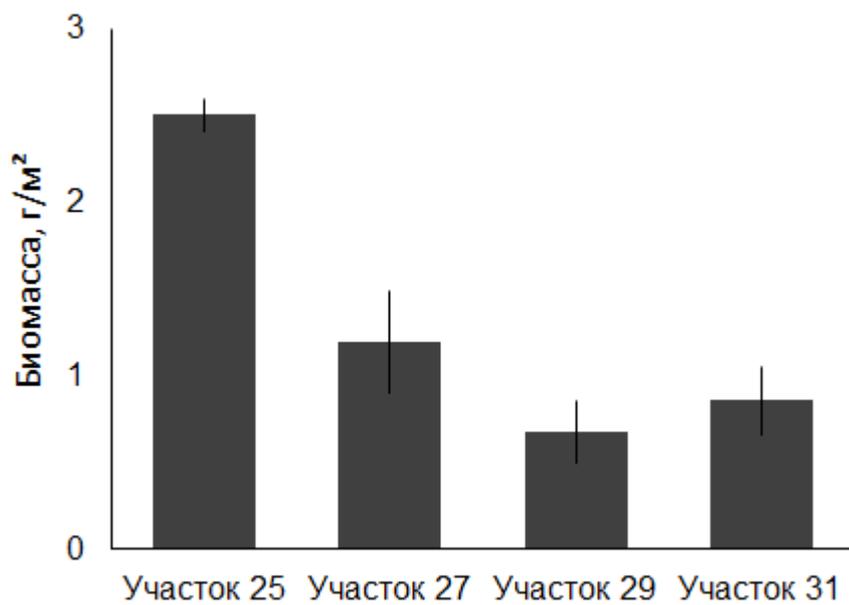


Рис. 4.8. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Ладожско-Вычегодском биоме.

Таблица 4.4. Доминирующие семейства в Ладожско-Вычегодском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие семейства	Участки в Ладожско-Вычегодском биоме, значения биомассы в %			
	25	27	29	31
Byrrhidae, imago			17,02	
Cantharidae, larvae		19,94	27,29	18,92
Cecidomyiidae				17,96
Elateridae, imago		11,27		
Elateridae, larvae		21,04	20,11	30,23
Lumbricidae	84,66			
Ortheziidae		7,08		
Rhagionidae		12,34		
Tingidae			8,34	
Прочие	15,34	28,32	27,23	32,89

В Кольско-Карельском биоме выбрана формация сосны обыкновенной. Максимальная численность почвенной мезофауны была в сосновой брусничной лишайниково-зеленомошной ассоциации (участок 33, 1350 ± 265 экз./м²), а минимальная численность – в сосновой чернично-брусничной мертвопокровной ассоциации (участок 39, 478 ± 86 экз./м²). Максимальное значение биомассы было в сосновой шикшево-брусничной лишайниково-зеленомошной ассоциации (участок 37, $0,66 \pm 0,28$ г/м²), а минимальное значение – в елово-сосновой чернично-брусничной лишайниково-зеленомошной ассоциации (участок 35, $0,32 \pm 0,07$ г/м²). Обнаружено 25 семейств, и 32 вида в числе тех семейств, которые идентифицированы до видового уровня. Доминирующими семействами являются десять семейств. Это личинки щелкунов, стафилиниды, долгоносики, губоногие многоножки, два семейства клопов (Tingidae, Coreidae), и четыре семейства двукрылых (Asilidae, Bibionidae, Cecidomyiidae, Platypezidae).

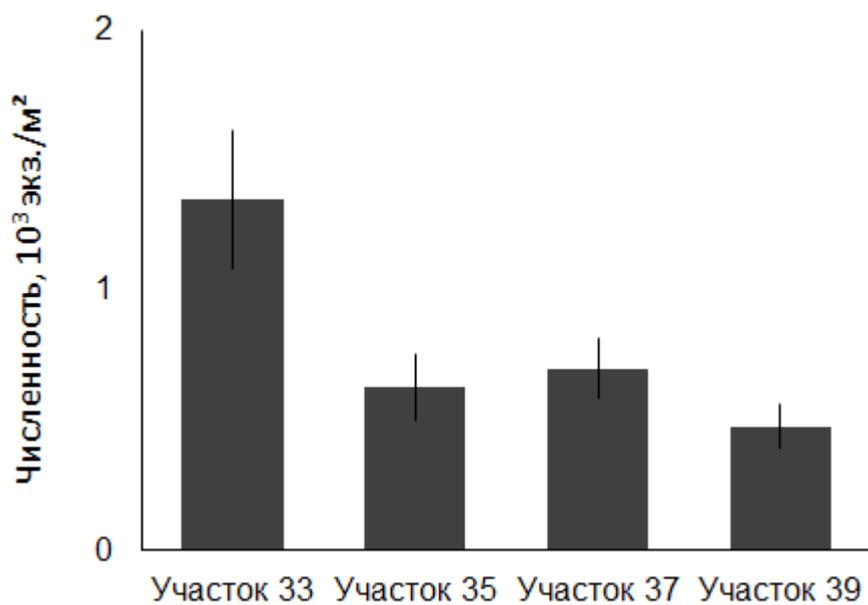


Рис. 4.9. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Кольско-Карельском биогеоценозе.

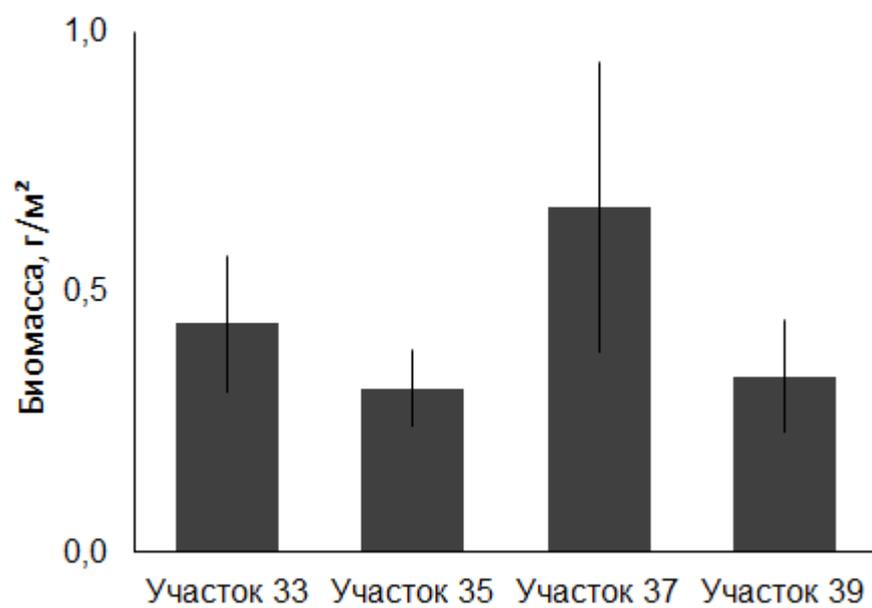


Рис. 4.10. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Кольско-Карельском биогеоценозе.

Таблица 4.5. Доминирующие семейства в Кольско-Карельском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие семейства	Участки в Кольско-Карельском биоме, значения биомассы в %			
	33	35	37	39
Asilidae	7,82	8,71		
Bibionidae				19,88
Cecidomyiidae	23,51	34,11		
Coreidae				7,65
Curculionidae, imago	9,47	26,29		
Elateridae, larvae			70,1	28,68
Lithobiidae	25,89	20,97		16,82
Platypezidae				18,55
Staphylinidae, imago	8,93	9,92		
Tingidae				8,42
Прочие	24,39	20,97	29,9	

Если проводить сравнение средних значений численности и биомассы для каждого биома, то наибольшая численность почвенной мезофауны зафиксирована в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме (4997 ± 2713 экз/м²), наименьшая – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме (790 ± 193 экз/м²) (рис. 4.11.). Максимальная биомасса отмечена в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($6,6 \pm 0,8$ г/м²) (рис. 4.12.). Минимальный же ее уровень обнаружен в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,4 \pm 0,1$ г/м²).

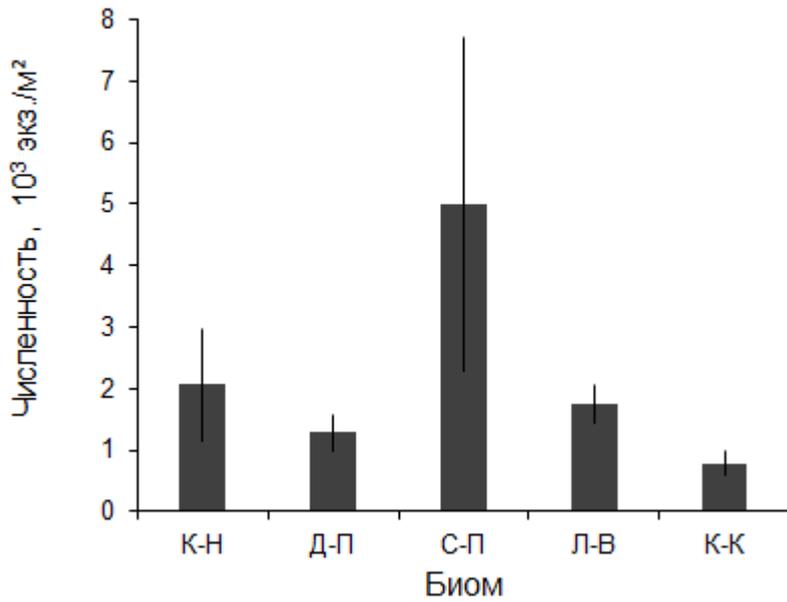


Рис. 4.11. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в ненарушенных лесах (n=4). Сокращения: К-Н – Крымско-Новороссийский оробиом, Д-П – Днепровско-Приволжский биом, С-П – Смоленско-Приволжский биом, Л-В – Ладожско-Вычегодский биом, К-К – Кольско-Карельский биом.

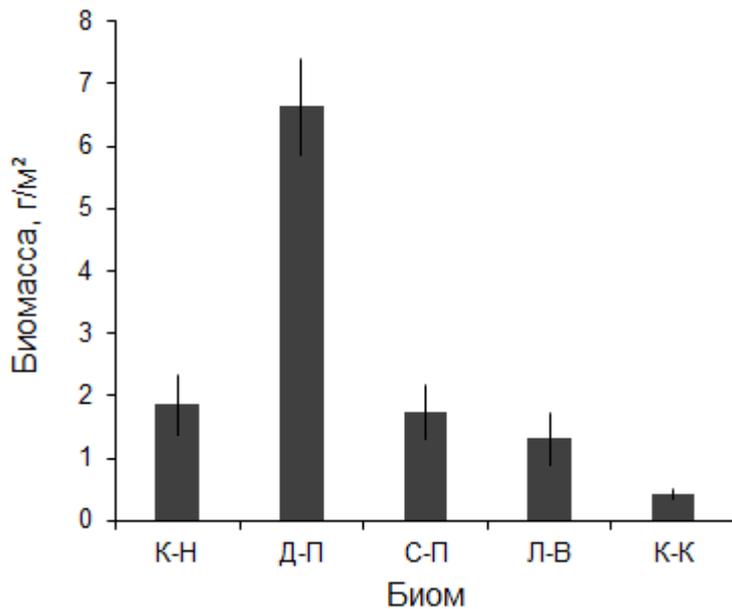


Рис. 4.12. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в ненарушенных лесах (n=4). Сокращения: см. рис. 4.11.

В ненарушенных лесах всех биомов нашими исследованиями установлено пребывание 110 семейств почвенной мезофауны. Выявленный при этом набор массовых таксонов соответствует результатам предыдущих исследований (Гиляров, 1965; Стриганова, 1996, 1997). Достоверно определено 136 видов, в т.ч. 92 – пауков (Araneae), 7 – губоногих многоножек (Chilopoda), 15 – двупарноногих многоножек (Diplopoda), 6 – мокриц (Isopoda), 16 – жуков–щелкунов (Elateridae). В ненарушенных лесах в числе доминантов было 14 семейств (рис. 4.13.). В Крымско-Новороссийском оробиоме, Днепровско-Приволжском биоме и Ладожско-Вычегодском биоме в числе доминантов отмечены дождевые черви Lumbricidae, причем дождевые черви были на первом месте по проценту биомассы (от 35% и больше), поэтому в этих биомах минимальное количество доминирующих семейств (по три семейства в каждом биоме). В четырех биомах среди доминантов были личинки жуков, при этом взрослые жуки есть среди доминирующих групп только в двух биомах. Также среди доминантов есть два семейства губоногих многоножек (Lithobiidae и Geophilidae) и одно семейство двупарноногих многоножек (Julidae), семейство мокриц (Trachelipodidae), брюхоногие моллюски, настоящие пилильщики, два семейства двукрылых (личинки Cecidomyiidae и Chironomidae). В Смоленско-Приволжском биоме отмечено максимальное число доминирующих семейств (значения биомассы от 7,5% до 14%).

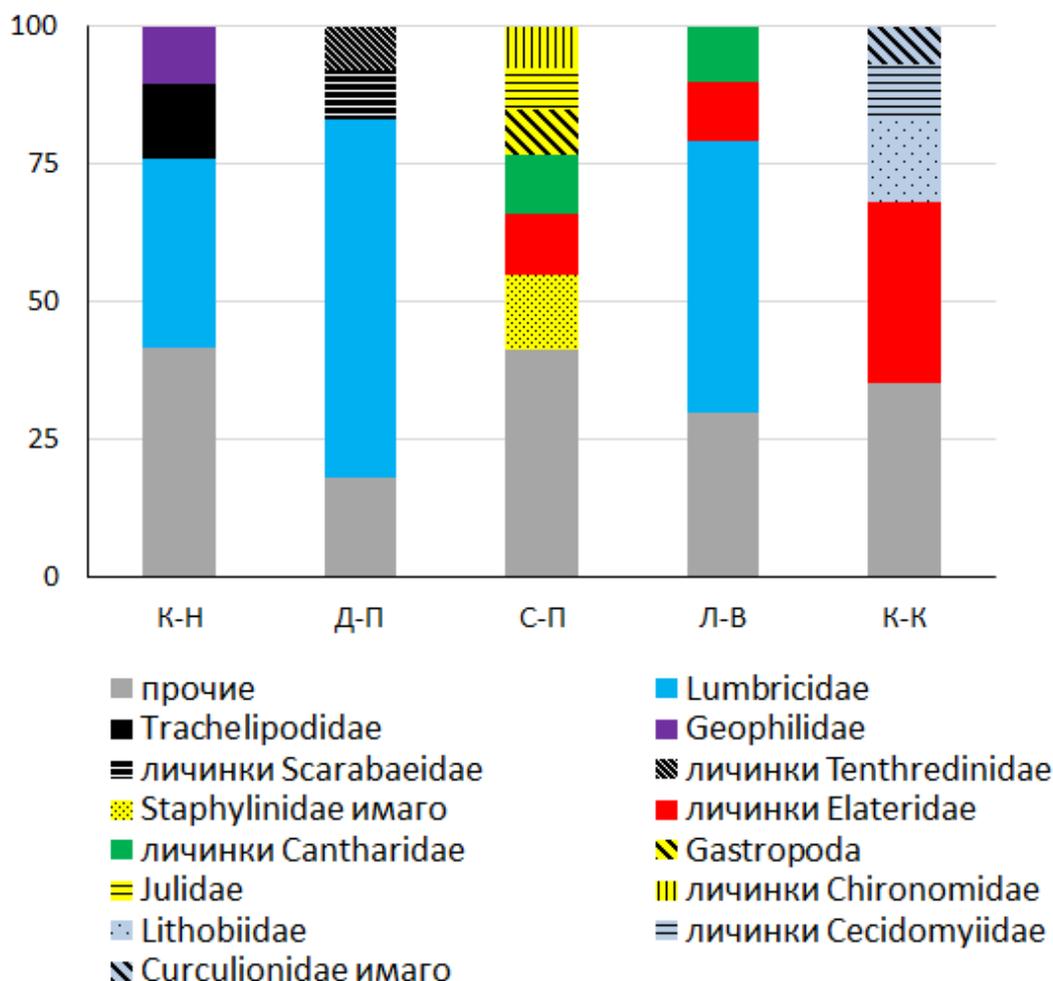


Рис. 4.13. Доминирующие таксоны почвенной мезофауны (биомасса > 7%) в ненарушенных лесах. Сокращения: см. рис. 4.11.

Кластерный анализ показал значительное сходство между площадками отбора проб в каждом биоме (рис. 4.14.). Площадки внутри каждого биома обладают высокой степенью сходства между собой (около 50 %). При этом между собой биомы различаются, Крымско-Новороссийский оробиом имеет минимальную степень сходства с другими биомами, Днепровско-Приволжский биом и Смоленско-Приволжский биом имеют степень сходства 30%, Ладожско-Вычегодский биом и Кольско-Карельский биом обладают большим сходством (40 %).

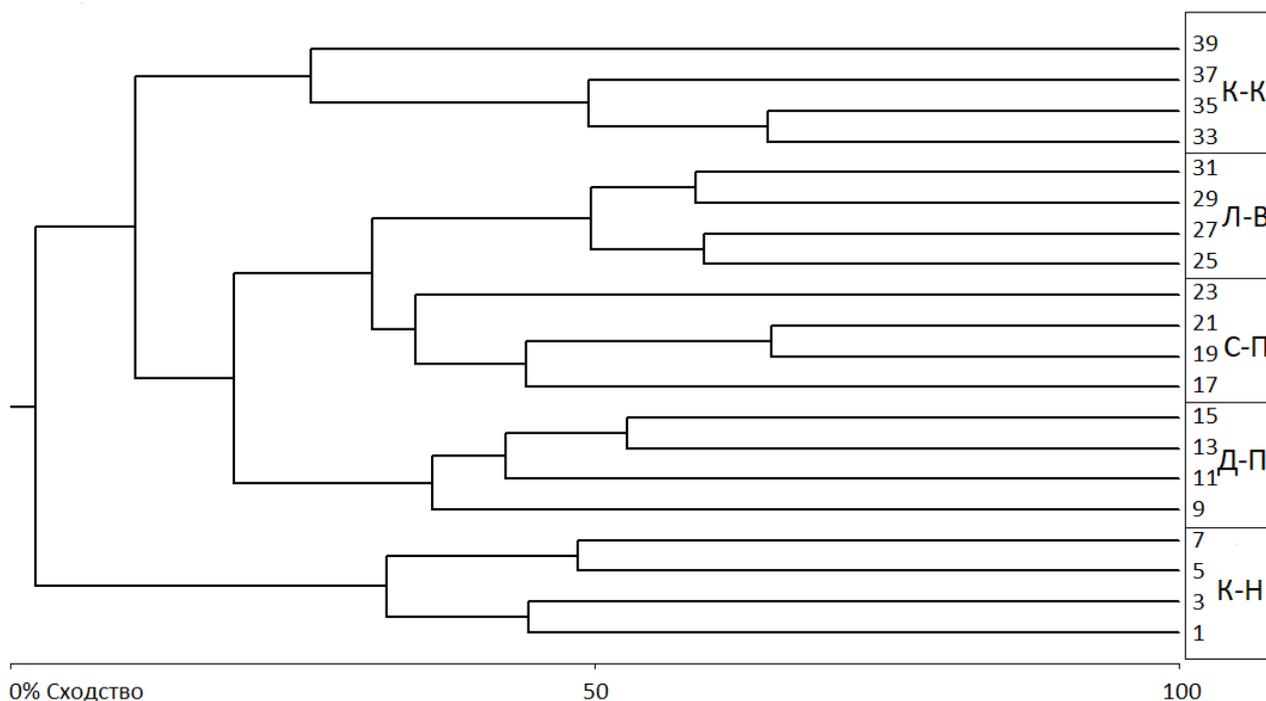


Рис. 4.14. Дендрограмма кластерного анализа сходства таксономического состава сообществ почвенной мезофауны в ненарушенных лесах в пяти биомах (индекс сходства Брея-Кертиса, метод дальнего соседа). Условные обозначения биомов: К-Н - Крымско-Новороссийский оробиом, Д-П - Днепровско-Приволжский биом, С-П - Смоленско-Приволжский биом, Л-В – Ладожско-Вычегодский биом, К-К - Кольско-Карельский биом. Цифрами обозначены участки ненарушенных лесов в каждом биомае.

Внутри биома выявлено значительное сходство ненарушенных лесов, несмотря на различия в растительности и почвах. Вариабельность участков внутри биома значительно ниже, чем между биомами.

Кроме того, анализ данных по каждому биомае показал, что полученные данные о численности, биомассе и таксономическом разнообразии почвенной мезофауны согласуются с информацией из литературных источников, что также подтверждает правомерность использования данных по биомам и возможность проводить сравнения сообществ почвенной мезофауны по биомам.

4.2. Численность, биомасса, таксономическое разнообразие на горях

В Крымско-Новороссийском оробииоме на двух разных сгоревших участках соснового леса были отмечены максимальный и минимальный показатель численности почвенной мезофауны (участок 4, 2162 ± 589 экз./м²; и участок 2, 440 ± 96 экз./м² соответственно) (рис. 4.15.). При этом максимальная биомасса была на сгоревшем участке фисташково-можжевелевого редколесья (участок 8, $1,39 \pm 0,26$ г/м²), а минимальная биомасса на сгоревшем участке соснового леса (участок 2, $0,74 \pm 0,04$ г/м²) (рис. 4.16.). В таксономическом составе почвенной мезофауны идентифицировано 45 семейств, 33 вида. Из них шесть семейств являются доминирующими по значению биомассы. На четырех участках в числе доминантов есть дождевые черви и многоножки-геофилиды, остальные доминирующие семейства есть только на двух или одном участке из четырех, это семейство мокриц, жужелицы, личинки щелкунов, и пауки-волки (табл. 4.6.).

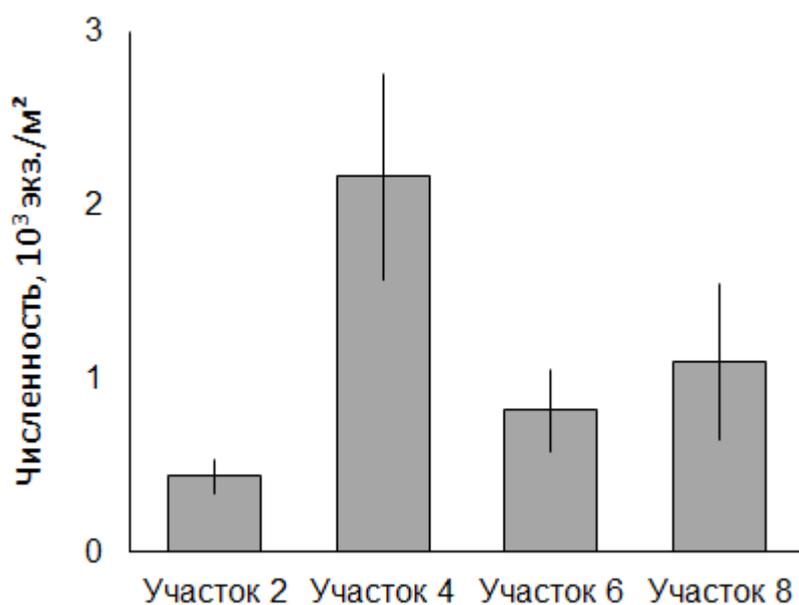


Рис. 4.15. Численность (10^3 экз./м²±SE) почвенной мезофауны в Крымско-Новороссийском оробииоме.

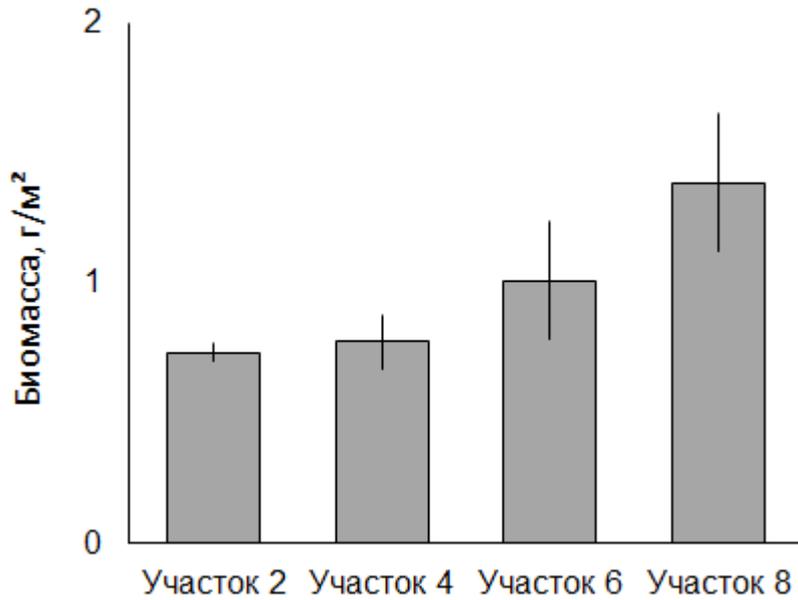


Рис. 4.16. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Крымско-Новоросийском оробииоме.

Таблица 4.6. Доминирующие семейства в Крымско-Новоросийском оробииоме (по значению биомассы).

Доминирующие таксоны	Участки в Крымско-Новоросийском оробииоме, значения биомассы в %			
	2	4	6	8
Carabidae, imago		9,6		10,61
Elateridae, larvae			7,58	
Geophilidae	7,42	17,17	8,05	36,59
Lumbricidae	85,98	21,08	54,49	24,22
Lycosidae				10,65
Trachelipodidae		8,46		
Прочие	6,6	43,69	29,89	17,93

В Днепровско-Приволжском биоме максимальная численность и биомасса были отмечены на сгоревшем участке дубового леса (участок 12, 1767 ± 284 экз./м², $7,47 \pm 1,21$ г/м²) (рис 4.17. и 4.18.), а минимальная численность и биомасса на сгоревшем участке сосново-дубового леса (участок 16, 1002 ± 93 экз./м², $3,95 \pm 0,19$ г/м²). В таксономическом составе почвенной мезофауны идентифицировано 55 семейств, 34 вида. Доминирующими семействами являются всего три семейства, причем максимальную долю (больше 65% на каждом участке) занимают дождевые черви, которые на участке 14 и 16 являются единственными доминантами (табл. 4.7.). Жужелицы являются доминирующим семейством на участке 10, а личинки настоящих пилильщиков на участке 12.

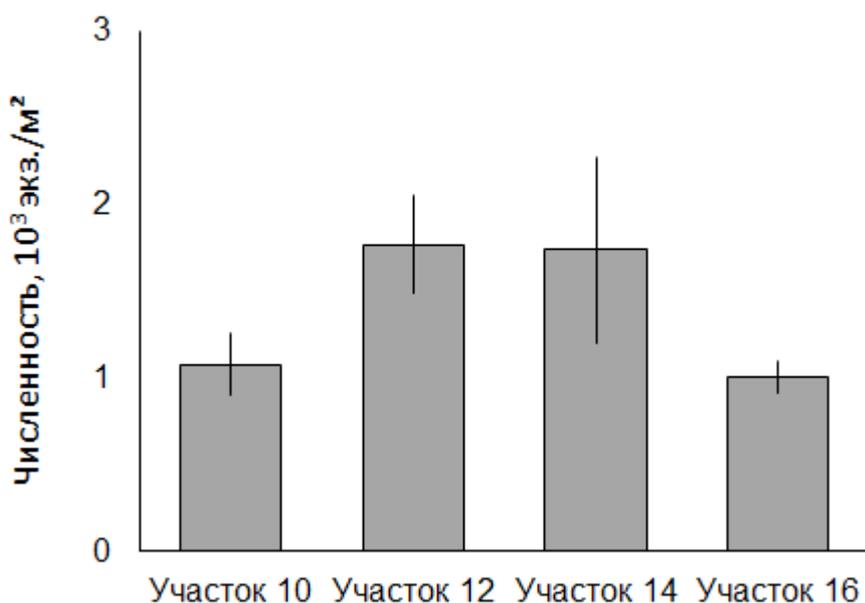


Рис. 4.17. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Днепровско-Приволжском биоме.

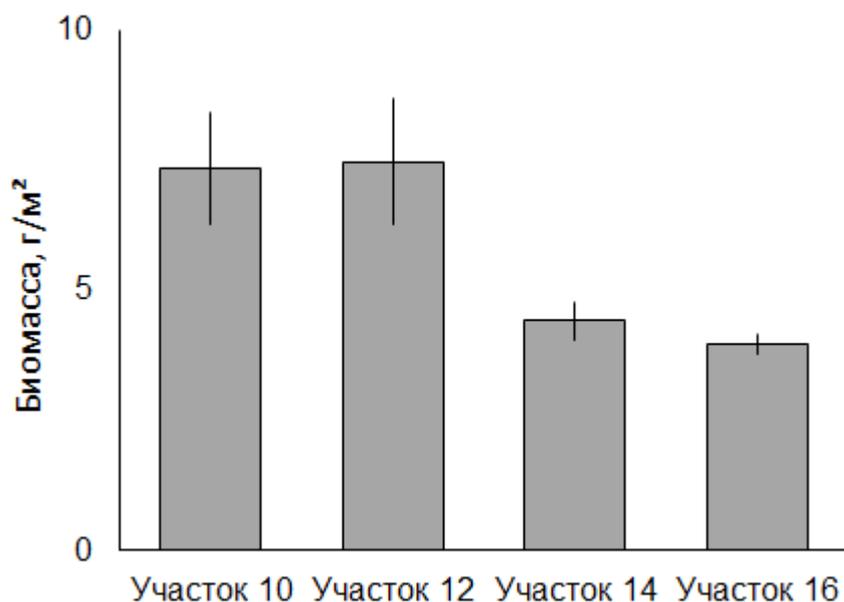


Рис. 4.18. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Днепровско-Приволжском биоме.

Таблица 4.7. Доминирующие семейства в Днепровско-Приволжском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие таксоны	Участки в Днепровско-Приволжском биоме, значения биомассы в %			
	10	12	14	16
Carabidae, imago	13,08			
Lumbricidae	65,8	69,63	73,4	84,52
Tenthredinidae		13,28		
Прочие	21,12	17,1	26,6	15,48

В Смоленско-Приволжском биоме максимальная численность и биомасса была на сгоревшем участке березово-елового леса (участок 18, 2612±366 экз./м², 3,83±0,94 г/м²) (рис. 4.19. и 4.20.), минимальные показатели численности и биомассы вычислены для сгоревшего участка березово-сосново-елового леса (участок 20,

790±212 экз./м², 0,51±0,12 г/м²). В таксономическом составе почвенной мезофауны идентифицировано 51 семейство, 39 видов. Девять семейств являются доминирующими по биомассе, на четырех участках в составе доминантов есть стафилиниды, остальные восемь семейств являются доминирующими только на двух или одном участке. Это пилюльщики, личинки мягкотелок, жужелиц, шелконов, брюхоногие моллюски, дождевые черви и два семейства двукрылых (табл. 4.8.).

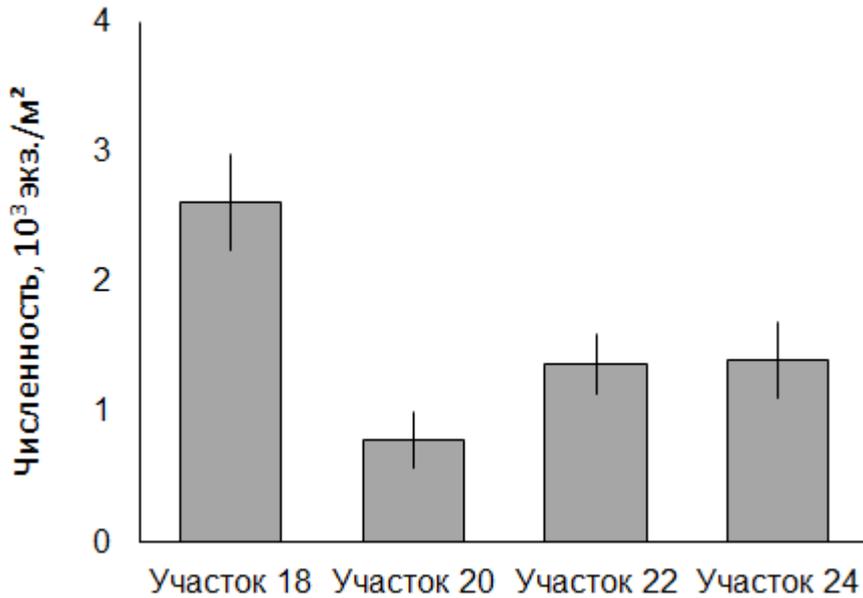


Рис. 4.19. Численность (10^3 экз./м²±SE) почвенной мезофауны в Смоленско-Приволжском биоме.

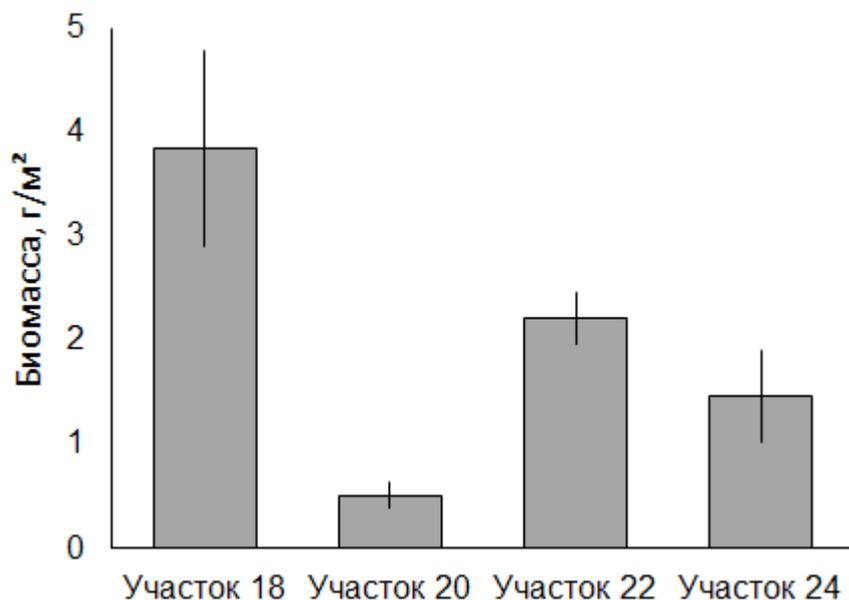


Рис. 4.20. Биомасса ($\text{г/м}^2 \pm \text{SE}$) почвенной мезофауны в Смоленско-Приволжском биоме.

Таблица 4.8. Доминирующие семейства в Смоленско-Приволжском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие таксоны	Участки в Смоленско-Приволжском биоме, значения биомассы в %			
	18	20	22	24
Byrrhidae, imago		22,45		
Cantharidae, larvae		23,08	12	
Carabidae, larvae		7,05		
Elateridae, larvae		16,17		16,61
Gastropoda	17,59			
Limoniidae	11,98			
Lumbricidae			56,66	23,58
Staphylinidae, imago	12,13	12,14	8,76	15,93
Tabanidae	20,63			
Прочие	37,67	19,11	22,58	43,88

В Ладожско-Вычегодском биоме максимальная численность и биомасса была на сгоревшем участке березово-соснового леса (участок 26, 2145 ± 545 экз./м²; $1,32 \pm 0,16$ г/м²) (рис. 4.21. и 4.22.), минимальная численность обнаружена на сгоревшем участке соснового леса (участок 30, 650 ± 284 экз./м²), а минимальная биомасса была на другом сгоревшем участке соснового леса (участок 32, $0,37 \pm 0,14$ г/м²). В таксономическом составе почвенной мезофауны идентифицировано 42 семейства, 36 видов. К доминирующим относятся десять семейств, пять из них – это семейства жуков (мягкотелки, жужелицы, долгоносики, щелкуны, стафилиниды) (табл. 4.9.). Кроме того, к доминирующим относятся два семейства двукрылых (ктыри *Asilidae* и галлицы *Cecidomyiidae*), семейство губоногих многоножек, семейство дождевых червей, и личинки паутинных пилильщиков (*Pamphiliidae*).

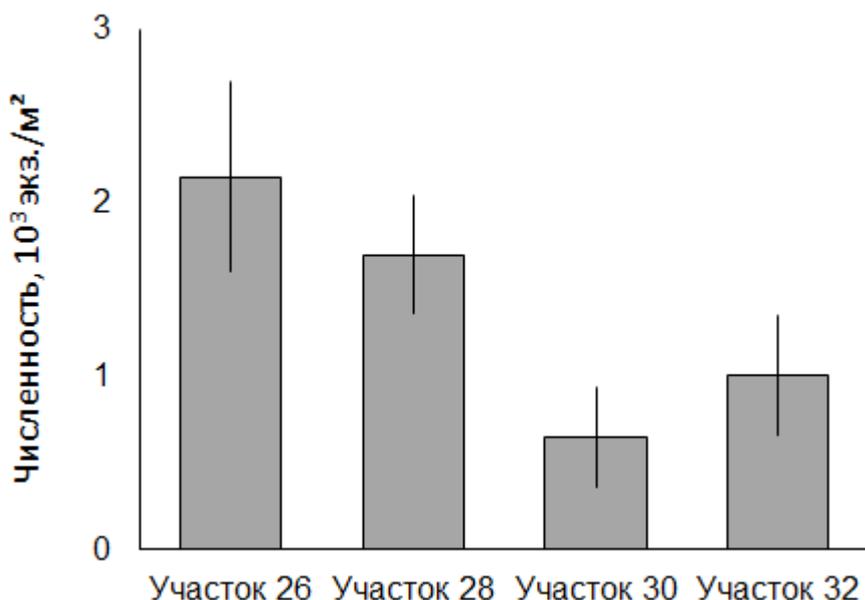


Рис. 4.21. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Ладожско-Вычегодском биоме.

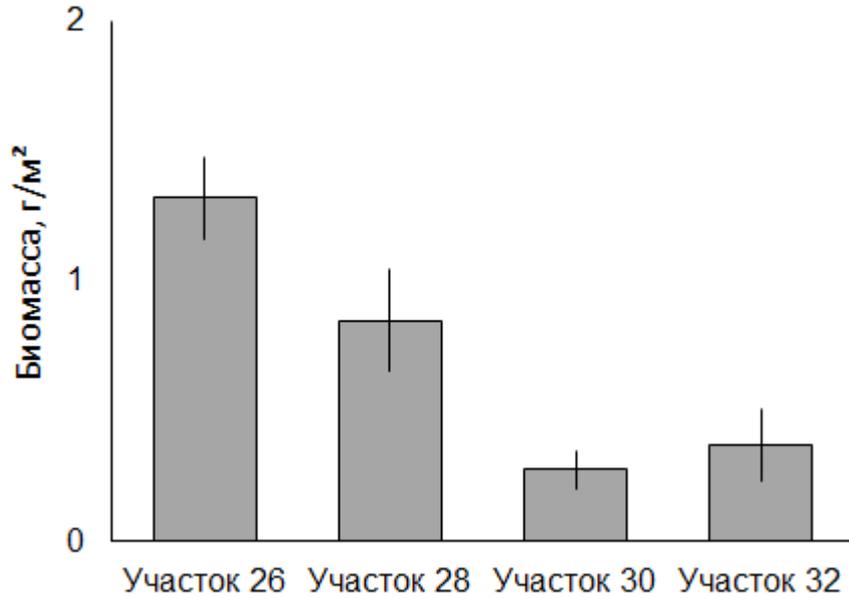


Рис. 4.22. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Ладожско-Вычегодском биоме.

Таблица 4.9. Доминирующие семейства в Ладожско-Вычегодском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие таксоны	Участки в Ладожско-Вычегодском биоме, значения биомассы в %			
	26	28	30	32
Asilidae			12,37	
Cantharidae, larvae	8,67	15,19	20,64	21,92
Carabidae, imago		9,6		
Cecidomyiidae			11,16	14,41
Curculionidae, imago			7,49	
Elateridae, larvae	12,44	13,36	16,81	33,4
Lithobiidae				9,91
Lumbricidae	56,5			
Pamphiliidae		10,12		
Staphylinidae, imago		15,71		
Прочие	22,39	36,02	31,52	20,37

В Кольско-Карельском биогеоценозе максимальная численность обнаружена на сгоревшем участке соснового леса (участок 34, 548 ± 361 экз./м²) (рис. 4.23.), а максимальная биомасса на сгоревшем участке елового-соснового леса (участок 36, $0,5 \pm 0,29$ г/м²) (рис. 4.24). Минимальная численность и биомасса были на сгоревшем участке соснового леса (участок 40, 262 ± 93 экз./м²; $0,13 \pm 0,07$ г/м²). В таксономическом составе почвенной мезофауны идентифицировано 22 семейства, 16 видов. Доминирующими являются четыре семейства двукрылых (Bibionidae, Volitophilidae, Mусetophilidae, Tipulidae), семейство жуков-щелкунов, семейство губоногих многоножек (табл. 4.10.).

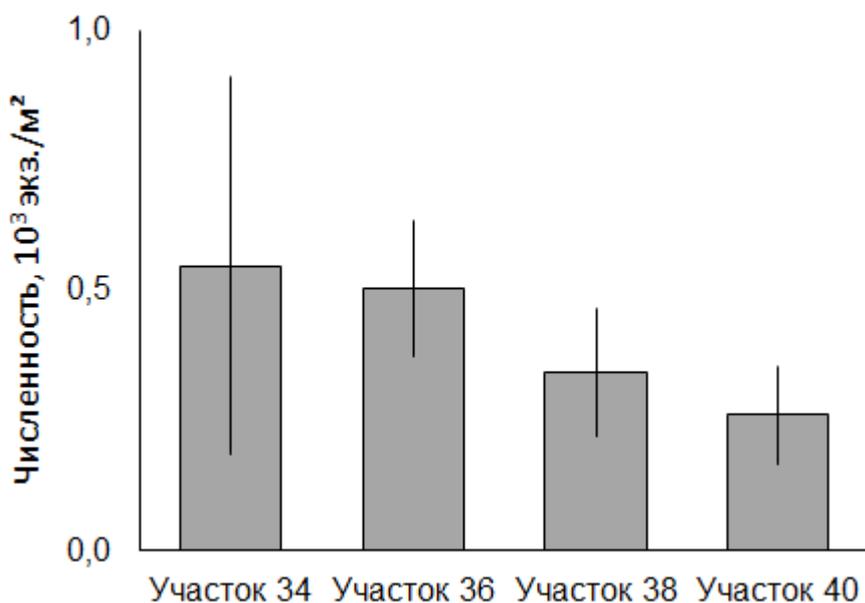


Рис. 4.23. Численность (10^3 экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Кольско-Карельском биогеоценозе.

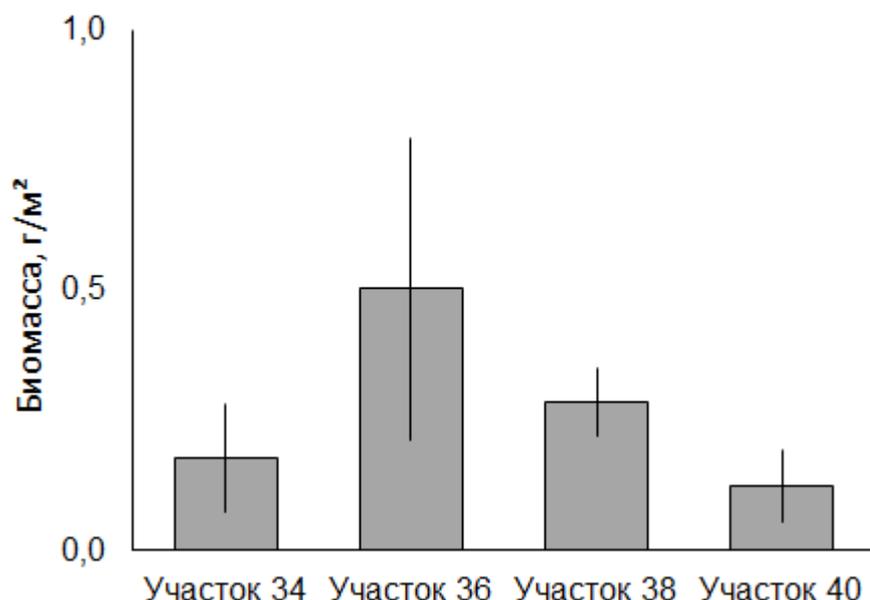


Рис. 4.24. Биомасса (г/м²±SE) почвенной мезофауны в Кольско-Карельском биоме.

Таблица 4.10. Доминирующие семейства в Кольско-Карельском биоме (по значению биомассы).

Доминирующие таксоны	Участки в Кольско-Карельском биоме, значения биомассы в %			
	34	36	38	40
Bibionidae	51,69			
Bolitophilidae			11,18	11,27
Elateridae, larvae		67,59	27,63	
Lithobiidae	15,92	18,81	13,26	44,15
Мycetophilidae				13,89
Tipulidae			37,38	
Прочие	32,39	13,6	10,55	30,69

Таким образом, несмотря на различия в растительности и почвах на участках, на гарях в разных биомах сообщества почвенной мезофауны изменились схожим образом: на большинстве участков уменьшились показатели численности и биомассы почвенной мезофауны, также уменьшилось число доминирующих семейств.

4.3. Сравнение численности, биомассы и таксономического разнообразия почвенной мезофауны ненарушенных лесов и гарей¹

Наибольшая численность для ненарушенных лесов зафиксирована в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме (4997 ± 2713 экз/м²), наименьшая численность – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме (790 ± 193 экз/м²) (рис. 4.25.). На гарях максимальная численность обнаружена в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме (1543 ± 383 экз/м²), минимальная – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме (414 ± 67 экз/м²). При этом в ненарушенных лесах и на гарях в разных биомах численность не имеет значимых различий (ANOVA: $p > 0,35$). Максимально высокая численность почвенной мезофауны еловых лесов предопределена повышенным обилием представителей семейств длинноусых двукрылых, например, комаров-звонцов (Chironomidae) и галлиц (Cecidomyiidae), которое связано с переувлажненными условиям на участке 23 в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме.

¹ При работе над данным разделом диссертации использованы публикации автора, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования: Gongalsky K.B., Zaitsev A.S., Korobushkin D.I., Saifutdinov R.A., Butenko K.O., de Vries F.T., Ekschmitt K., Degtyarev M.I., Gorbunova A.Yu., Kostina N.V., Rakhleeva A.A., Shakhb S.V., Yazrikova T.E., Wolters V., Bardgett R.D. Forest fire induces short-term shifts in soil food webs with consequences for carbon cycling // Ecology Letters. – 2021. – V. 24. – P. 438-450; Korobushkin D.I., Gorbunova A.Yu., Zaitsev A.S., Gongalsky K.B. Trait-specific response of soil macrofauna to forest burning along a macrogeographic gradient // Applied Soil Ecology. – 2017. – V. 112. – P. 97-100.

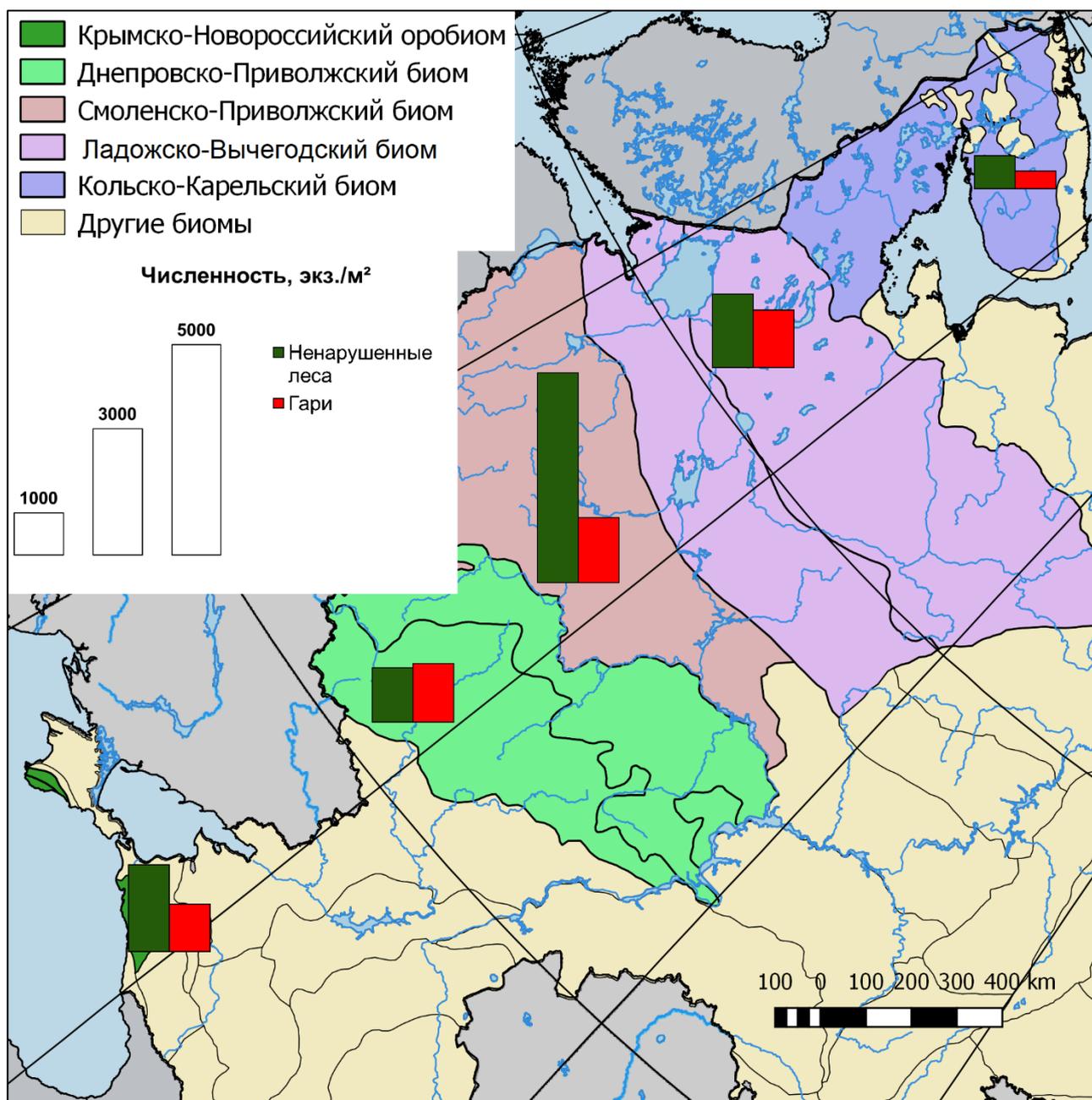


Рис. 4.25. Численность (экз./м²) почвенной мезофауны в биомах.

Распределение биомассы почвенной мезофауны не совпадало с распределением численности (рис. 4.26). В ненарушенных лесах максимальная биомасса зафиксирована в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме за счет преобладания дождевых червей ($6,6 \pm 0,8$ г/м²). Минимальный уровень биомассы обнаружен в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,4 \pm 0,1$ г/м²). Минимальная ($0,3 \pm 0,1$ г/м²) и максимальная ($5,8 \pm 0,9$ г/м²) биомасса на гарях выявлена в тех же зональных вариантах экосистем, что и в ненарушенных сосновых и дубовых лесах соответственно.

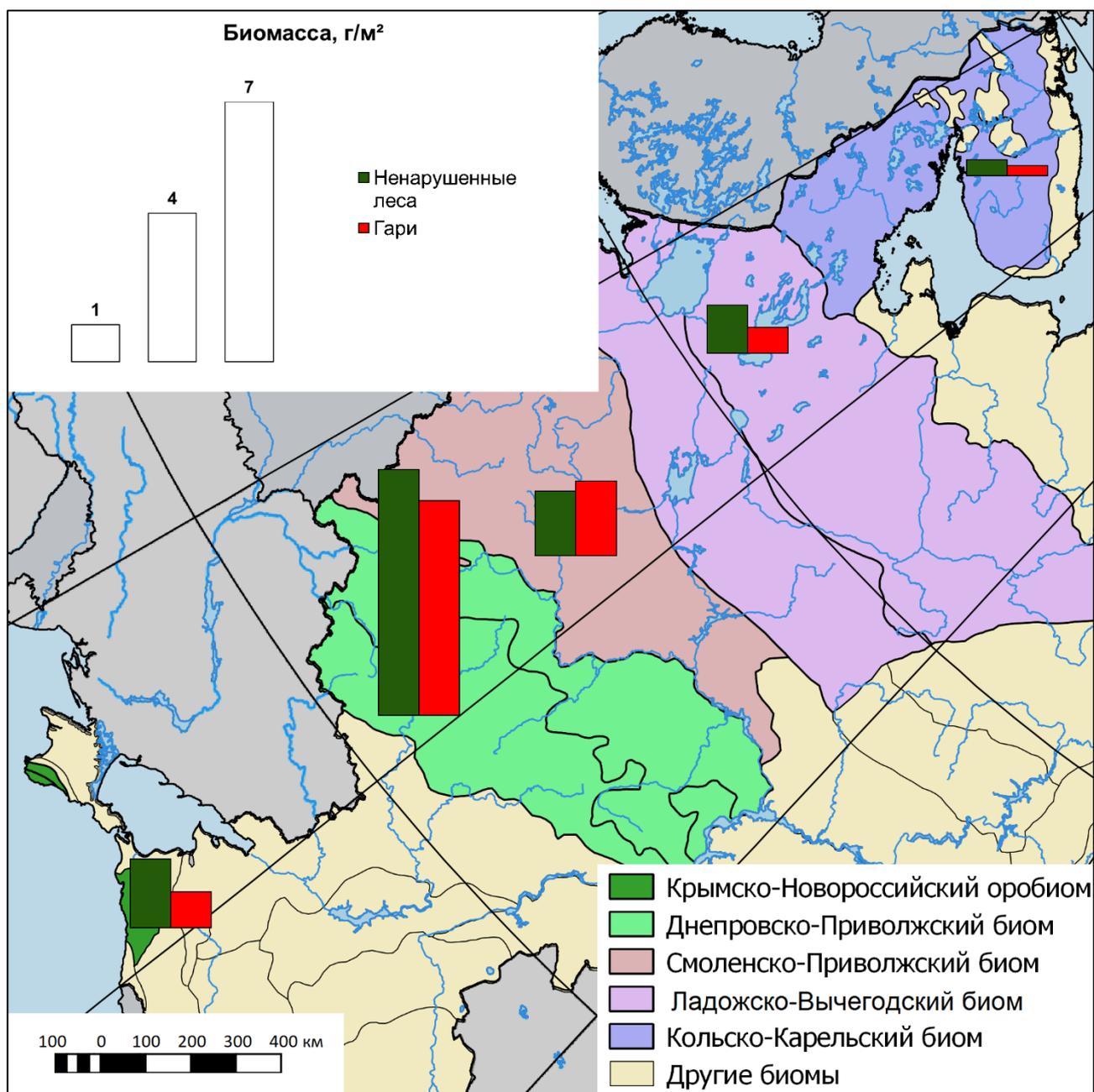


Рис. 4.26. Биомасса (г/м²) почвенной мезофауны в биомах.

В целом, в ненарушенных лесах и на гарях в разных зональных вариантах экосистем численность и биомасса не имеет статистически достоверных различий (ANOVA: $p > 0,35$; ANOVA: $p > 0,9$).

В ненарушенных лесах и на гарях всего идентифицировано 132 семейства почвенной мезофауны. Достоверно определено 172 вида, в т.ч. 121 вид пауков, 7 видов губоногих многоножек, 15 видов двупарноногих многоножек, 9 видов мокриц, 20 видов жуков-щелкунов. Наибольшее число семейств для ненарушенных лесов выявлено в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме (33 семейства), наименьшее в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме (14 семейств). На гарях

получена аналогичная тенденция: максимальное количество семейств в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме (32 семейства) и минимальное количество в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме (11 семейств) (таблица 4.11)

Таблица 4.11. Число семейств почвенной мезофауны в биомах (n=4).

Биомы	Число семейств почвенной мезофауны в биомах (n=4)	
	Ненарушенные леса	Гари
Крымско-Новороссийский оробиом	29±3	25±3
Днепровско-Приволжский биом	33±1	32±2
Смоленско-Приволжский биом	29±4	30±3
Ладожско-Вычегодский биом	23±1	23±3
Кольско-Карельский биом	14±1	11±1

В ненарушенных лесах в Крымско-Новороссийском оробиоме в числе доминантов были следующие группы: семейство Lumbricidae (34,5%), семейство мокриц-трахелиподид (Trachelipodidae - 13,3%), губоногие многоножки Geophilidae (10,6%). В дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме доминировали Lumbricidae (65,2%), личинки Scarabaeidae (8,7%), личинки Tenthredinidae (8,1%). Другие таксономические группы преобладали в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме: Staphylinidae имаго (13,6%), личинки жуков (Elateridae - 11,0% и Cantharidae - 10,7%), Gastropoda (8,4%), Julidae (7,5%), Chironomidae (7,5%). Сообщества в сосновых лесах в Ладожско-Вычегодском биоме состояли из таких доминантов: Lumbricidae (49,3%), личинки жуков (Elateridae - 10,6% и Cantharidae - 10,2%). Доминанты в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме включали личинок Elateridae (32,7%), Lithobiidae (15,6%), Cecidomyiidae (9,2%), имаго

Curculionidae (7,1%). Таким образом, в ненарушенных лесах в трех биомах в числе доминантов фигурировали Lumbricidae, причем они составляли значимую долю, на всех трех территориях они были на первом месте по проценту биомассы. На четырех территориях среди доминантов были личинки жуков, при этом взрослые жуки есть среди доминирующих групп только на двух территориях (рис. 4.27).

Структура сообществ на гарях изменилась. В пройденных пожаром лесах в Крымско-Новороссийском оробииме среди доминантов остались Lumbricidae (46,3%), Geophilidae (18,6%). Группами, доминирующими в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме, были Lumbricidae (71,9%). В еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме Lumbricidae (25,6%), Staphylinidae имаго (11,7%), Gastropoda (7,8%) были в числе доминантов. Но гары в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме отличались от ненарушенных лесов высоким обилием Tabanidae (9,1%). В сосновых лесах в Ладожско-Вычегодском биоме среди доминирующих групп отмечены Lumbricidae (30,1%), личинки Elateridae (15,5%), личинки Cantharidae (13,0%). Сообщества в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме включали такие доминирующие группы: личинки Elateridae (38,2%), Lithobiidae (19,9%), Tipulidae (9,7%), Vibionidae (8,4%). Как видно из результатов, Lumbricidae остались доминантами на тех же территориях, что и в ненарушенных лесах, но еще стали доминировать в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме. В дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме они остались единственной доминирующей группой. Новые группы доминантов добавились только в еловых лесах в Смоленско-Приволжском и в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме. На всех территориях, кроме сосновых лесов Ладожско-Вычегодского биома, число доминантов на гарях сократилось (рис. 4.27).

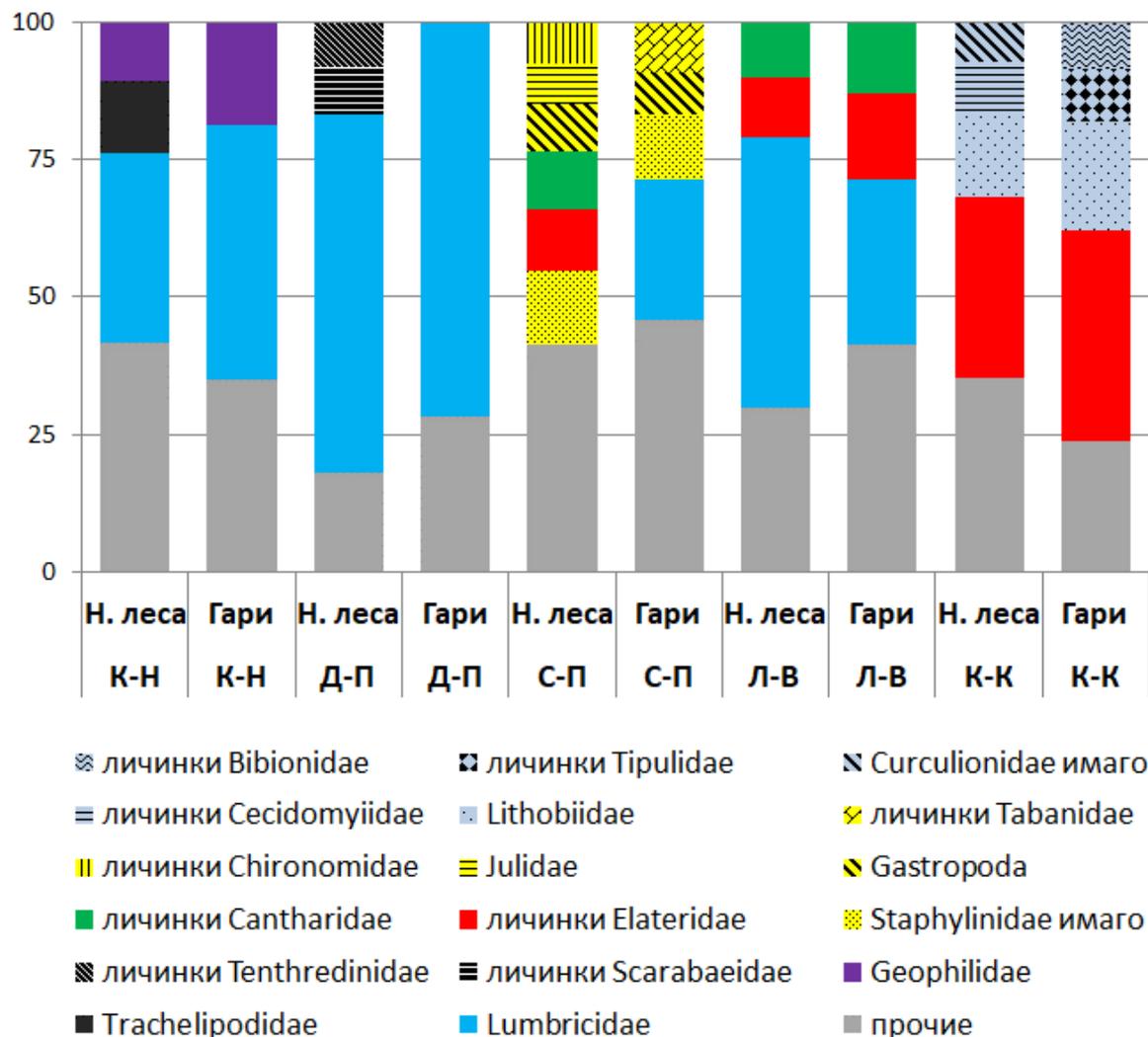


Рис. 4.27. Доминирующие таксоны (биомасса > 7%) в биомах. Сокращения: см. рис. 4.11. Н. леса – ненарушенные леса.

Максимальная биомасса сапрофагов в ненарушенных лесах зафиксирована в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($4,8 \pm 0,3$ г/м²), минимальная – в Кольско-Карельском биоме ($0,03 \pm 0,02$ г/м²) (рис. 4.28). Значительную долю среди сапрофагов занимали Lumbricidae, кроме того, по биомассе выделяются Julidae и личинки жуков (например, Scarabaeidae). На гарях наибольшая биомасса сапрофагов характерна для дубовых лесов Днепровско-Приволжского биома ($3,8 \pm 0,3$ г/м²), наименьшая отмечена в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,1 \pm 0,03$ г/м²) (рис. 4.28). Для семейства Lumbricidae зафиксирована наибольшая биомасса среди сапрофагов на гарях в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме.

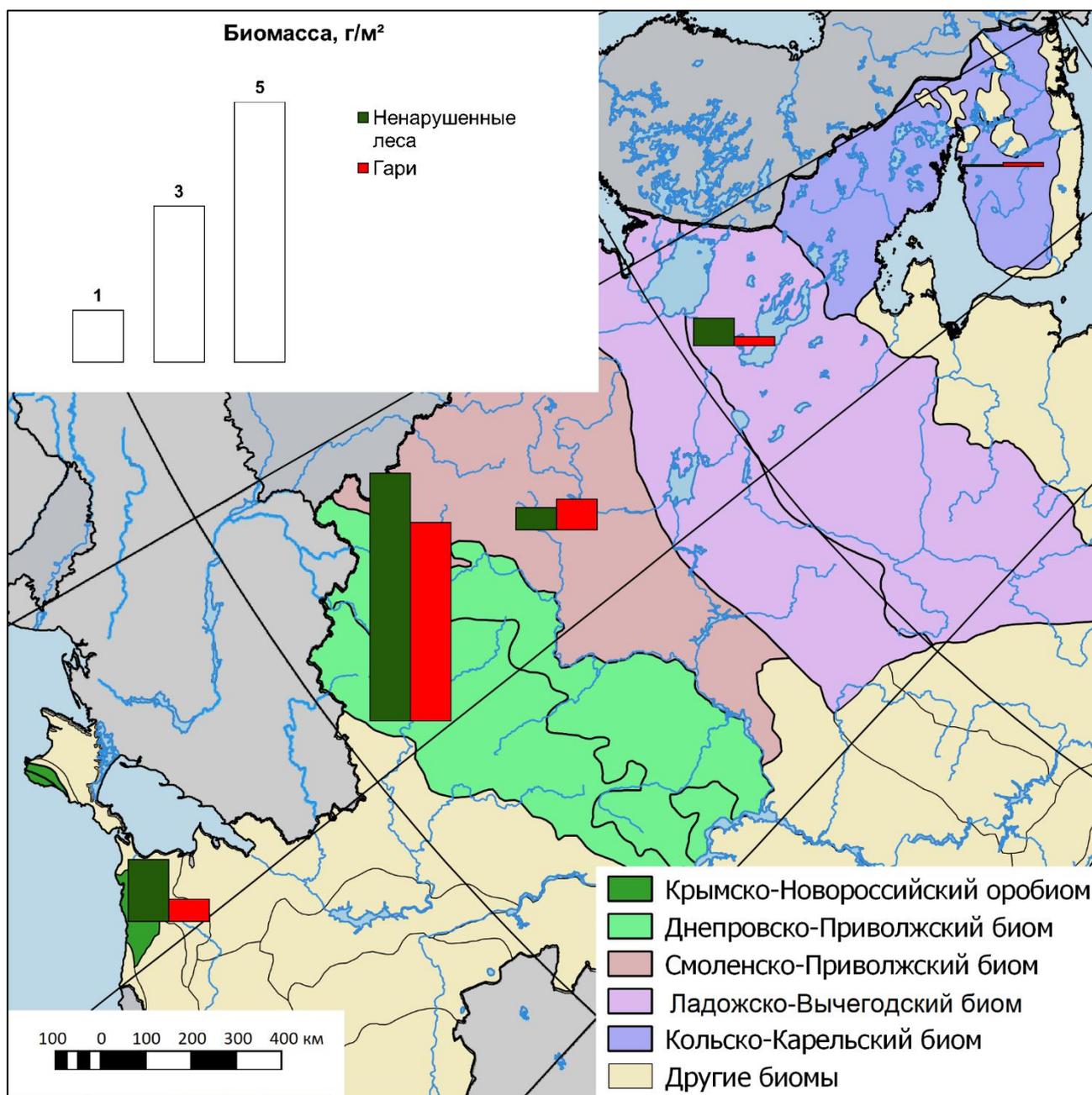


Рис. 4.28. Средняя биомасса (г/м²) сапрофитов в биомах.

В ненарушенных лесах наибольшая биомасса для хищников обнаружена в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме ($1,1 \pm 0,3$ г/м²), и наименьшая – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,3 \pm 0,1$ г/м²) (рис. 4.29). Можно отметить преобладание среди хищников в еловых лесах в Смоленско-Приволжском биоме личинок жуков (семейства *Cantharidae* и *Elateridae*), жуков *Staphylinidae*, многоножек *Lithobiidae*. Для хищников на гарях максимальное значение биомассы найдено в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($1,2 \pm 0,4$ г/м²), это отличается от показателя биомассы в ненарушенных лесах, но минимальное значение также обнаружено в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,2 \pm 0,09$ г/м²) (рис.

4.29). Для дубовых лесов Днепровско-Приволжского биома жуки *Carabidae* и многоножки *Geophilidae* превосходили остальные группы среди хищников.

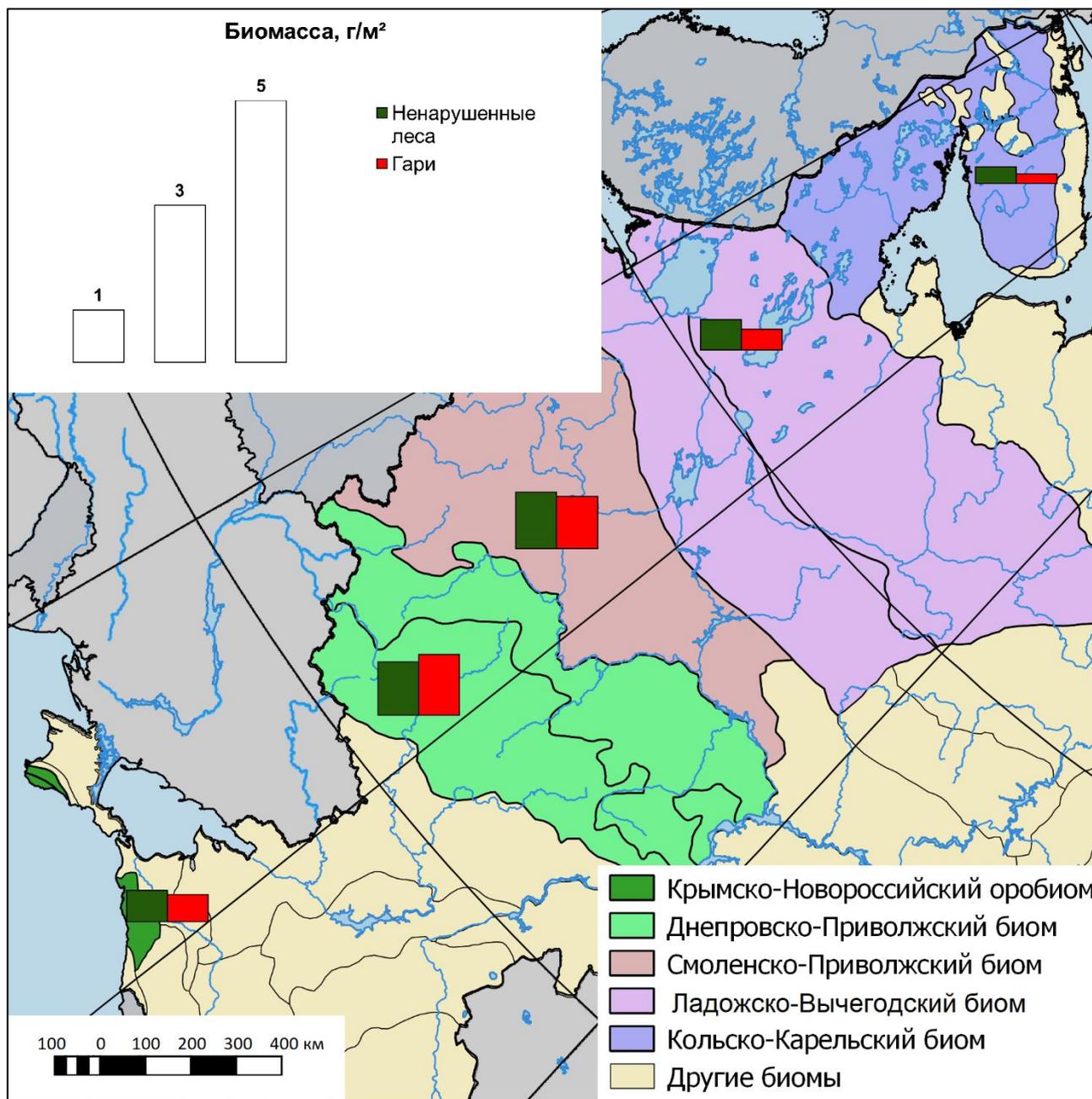


Рис. 4.29. Средняя биомасса (г/м²) хищников в биомах.

В ненарушенных лесах максимум биомассы фитофагов отмечен в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($0,8 \pm 0,5$ г/м²), минимум – в лесах в Крымско-Новороссийском оробиоме ($0,05 \pm 0,02$ г/м²) (рис. 4.30). Фитофаги, которые господствуют в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме среди прочих – это личинки *Tenthredinidae*, личинки *Cecidomyiidae*. На горях максимум биомассы фитофагов получен в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($0,8 \pm 0,4$ г/м²),

минимум – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,02 \pm 0,01$ г/м²) (рис. 4.30). Фитофагами с наибольшей биомассой для Днепровско-Приволжского биома были личинки Tenthredinidae.

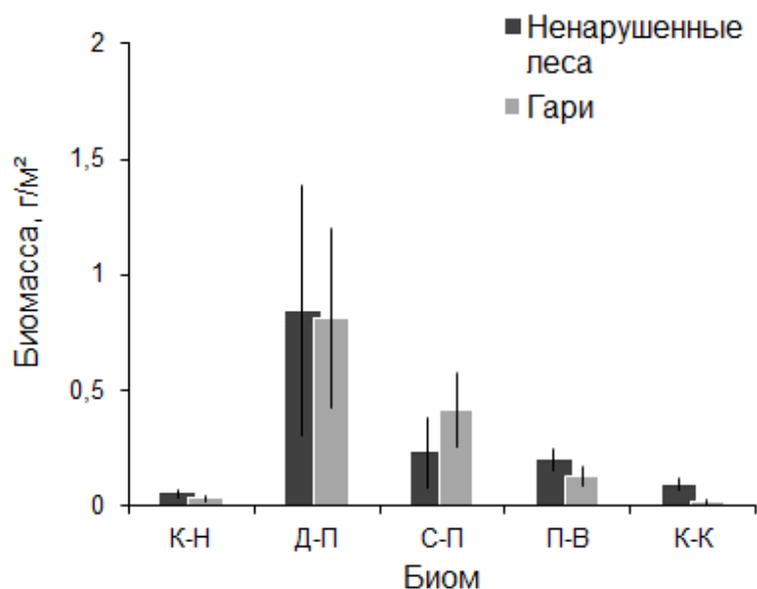


Рис. 4.30. Средняя биомасса (г/м²±SE) фитофагов в биомах. Сокращения: см. рис. 4.11.

При анализе мобильных и маломобильных групп было обнаружено, что маломобильные группы больше распространены в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме, чем в других биомах. В ненарушенных лесах максимальная биомасса мобильных групп зафиксирована в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($2,5 \pm 0,6$ г/м², большую долю занимают личинки Scarabaeidae, Tenthredinidae) и минимальная – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,4 \pm 0,09$ г/м²) (рис. 4.31). На гарях биомасса мобильных групп в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме представлена максимальным значением ($1,8 \pm 0,5$ г/м²), причем среди мобильных групп по доле биомассы выделяются жуки (Carabidae) и личинки Tenthredinidae. Минимальное значение обнаружено в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,2 \pm 0,07$ г/м²) (рис. 4.31).

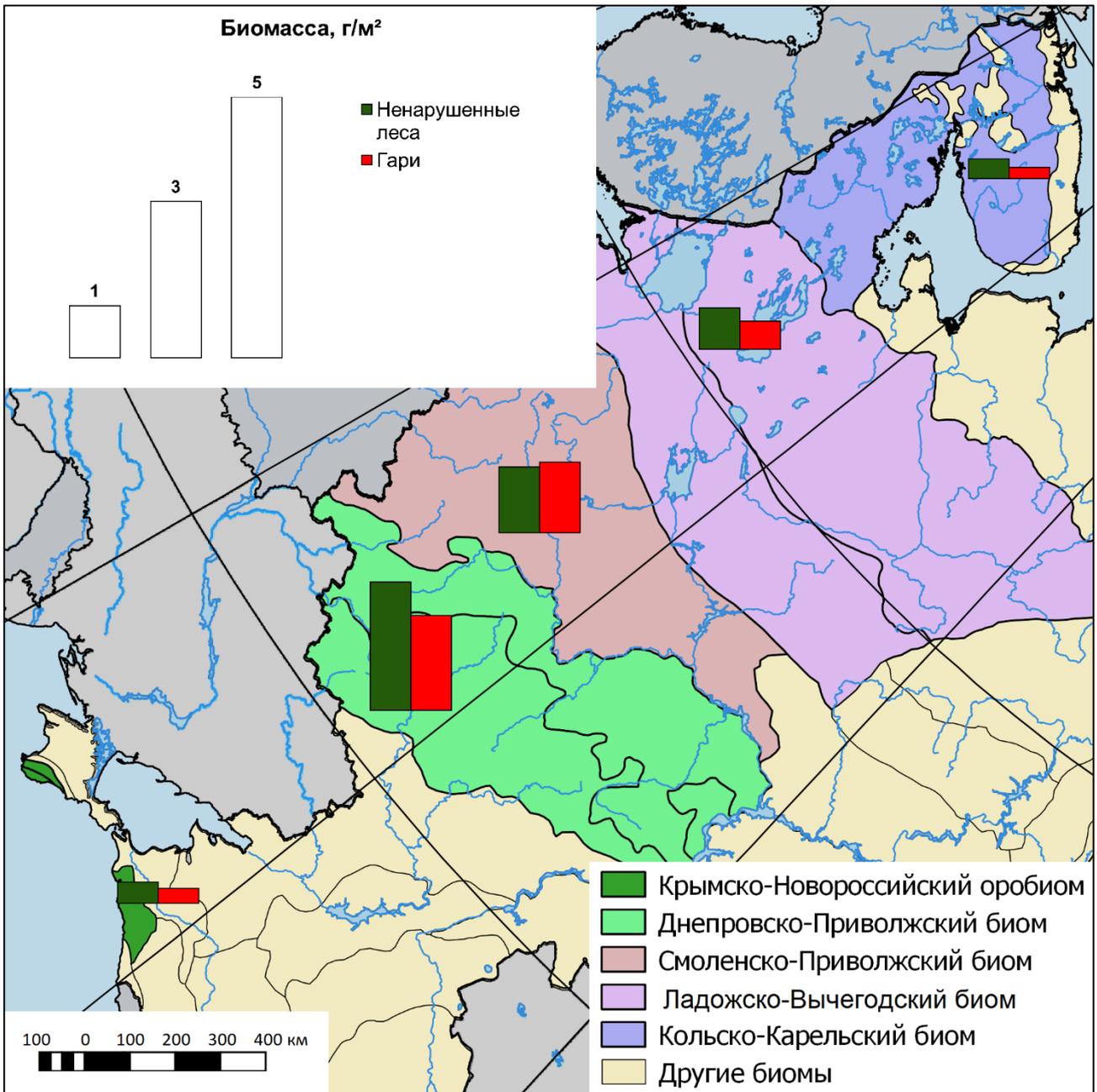


Рис. 4.31. Средняя биомасса (г/м²) мобильных групп в биомах.

Маломобильные группы имеют максимальную биомассу в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($4,2 \pm 0,2$ г/м², высокую долю по биомассе занимали Lumbricidae), и минимальную – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,1 \pm 0,02$ г/м²) (рис. 4.32). Такое соотношение маломобильных групп возникает из-за большой биомассы Lumbricidae в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме. На гарях маломобильные группы с максимальным значением биомассы найдены в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме, существенную часть в биомассе занимают Lumbricidae ($4,0 \pm 0,5$ г/м²), минимальное значение характерно для сосновых лесов Кольско-Карельского биома ($0,1 \pm 0,01$ г/м²) (рис. 4.32).

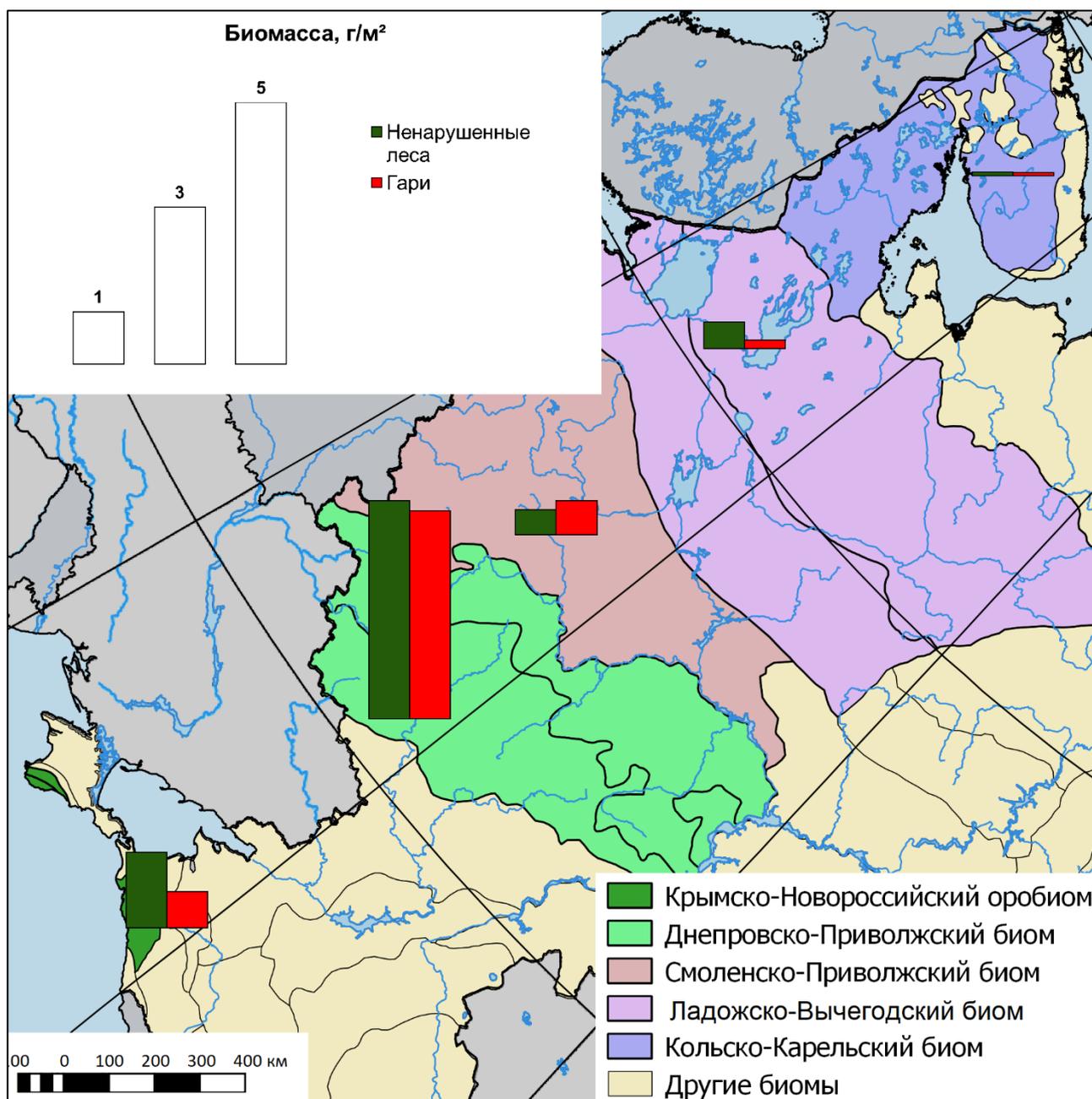


Рис. 4.32. Средняя биомасса (г/м²) маломобильных групп в биомах.

Для ненарушенных лесов максимальная биомасса почвенных групп зафиксирована в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($3,9 \pm 0,4$ г/м²), минимальная – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,2 \pm 0,1$ г/м²) (рис. 4.33). На гарях максимальная биомасса для почвенных групп определена для дубовых лесов Днепровско-Приволжского биома ($3,9 \pm 0,5$ г/м²), минимальная – для сосновых лесов Кольско-Карельского биома ($0,2 \pm 0,07$ г/м²) (рис. 4.33), что похоже на картину распределения на контрольных участках.

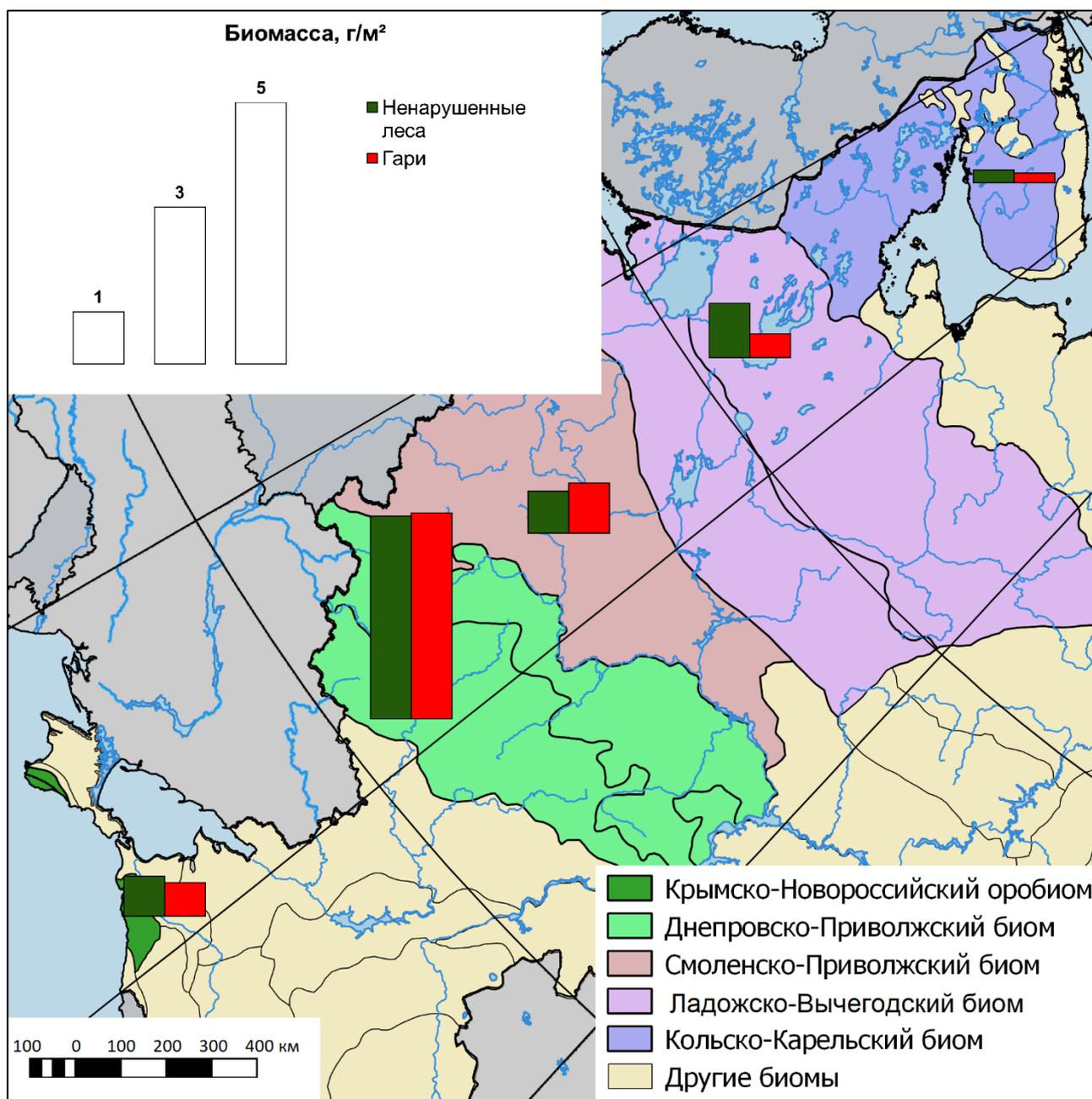


Рис. 4.33. Средняя биомасса (г/м²) почвенных групп в биомах.

Для напочвенных групп максимум биомассы установлен в дубовых лесах в Днепровско-Приволжском биоме ($2,7 \pm 0,6$ г/м²), минимум – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,2 \pm 0,04$ г/м²) (рис. 4.34). На гарях максимальное значение биомассы напочвенных групп обнаружено в Днепровско-Приволжском биоме ($1,9 \pm 0,5$ г/м²), минимальное – в сосновых лесах в Кольско-Карельском биоме ($0,1 \pm 0,02$ г/м²) (рис. 4.34).

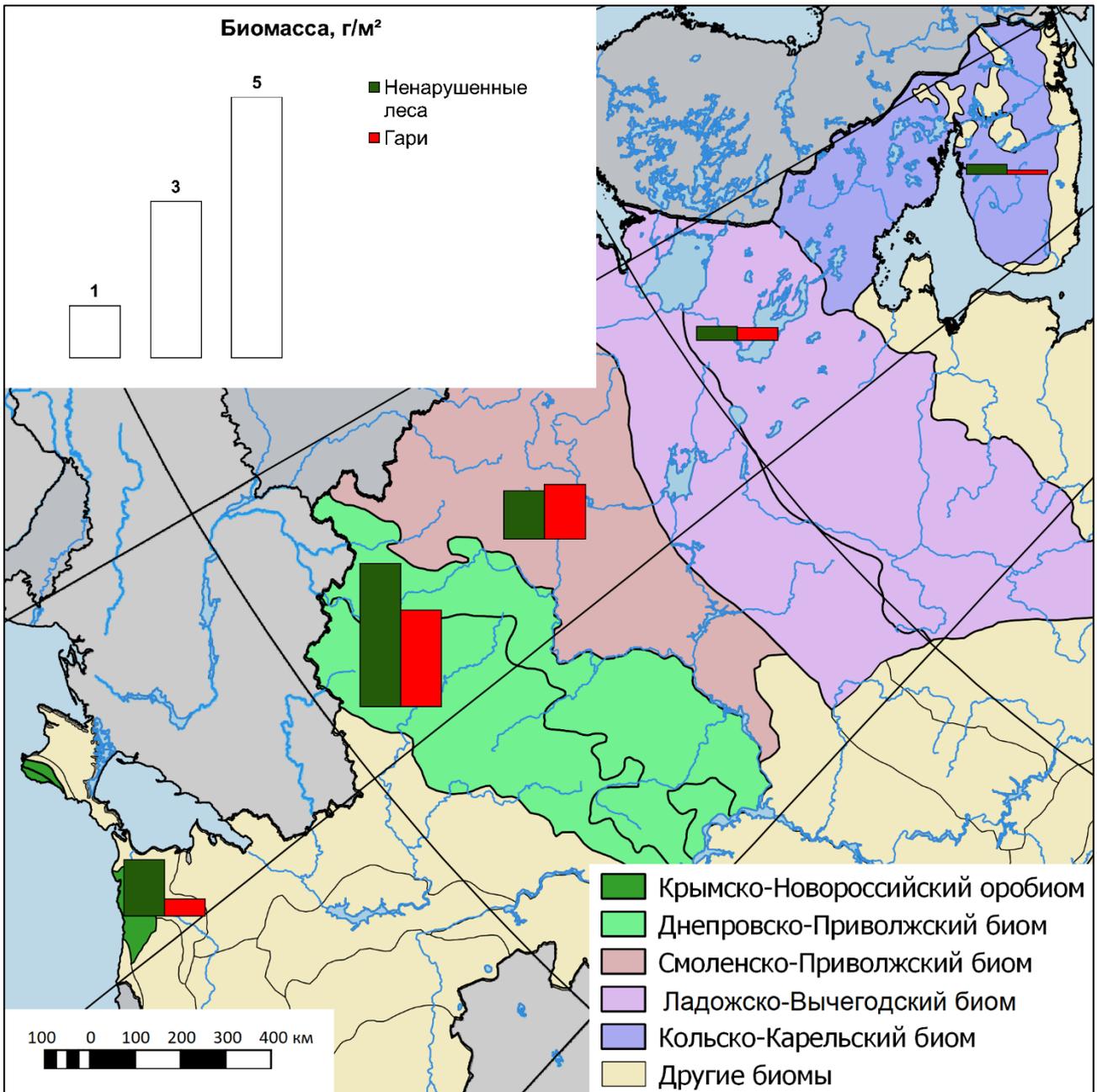


Рис. 4.34. Средняя биомасса (г/м²) напочвенных групп в биомах.

Проанализирована биомасса различных функциональных групп в ненарушенных лесах и на гарях. В результате установлено, что статистически значимо изменяется биомасса сапрофагов на гарях по сравнению с ненарушенными лесами (ANOVA: $p < 0,05$) (рис. 4.35.), а биомасса хищников и фитофагов не испытывает значимых изменений. Статистически значимо на гарях уменьшилась биомасса напочвенных сапрофагов (ANOVA: $p < 0,05$) и напочвенных маломобильных сапрофагов (ANOVA: $p < 0,03$). При этом биомасса почвенных, маломобильных, мобильных сапрофагов и

другие комбинаций сапрофагов значимо не изменилась на гарях в сравнении с ненарушенными лесами.

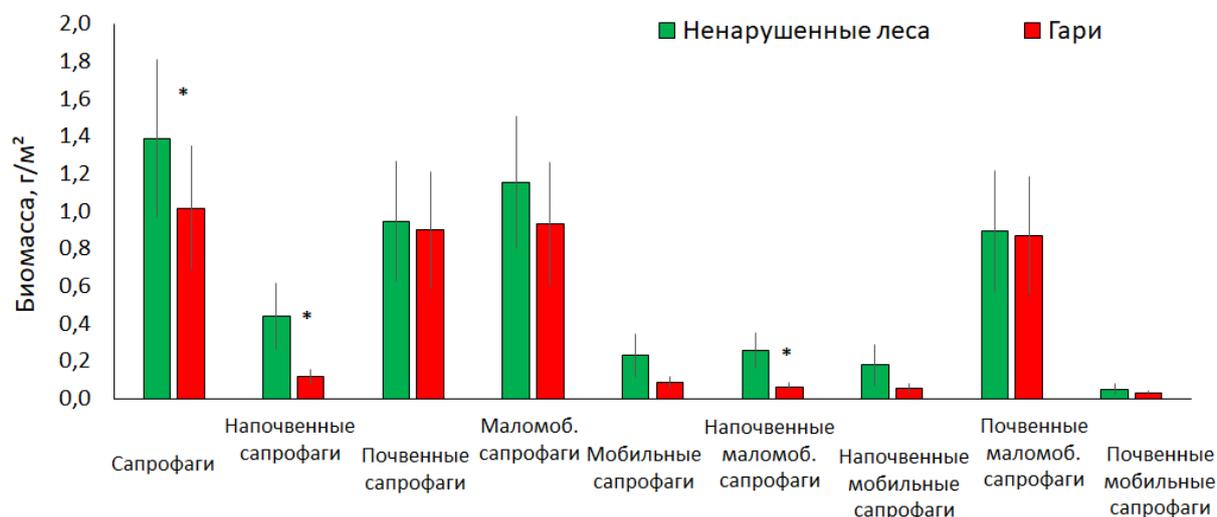


Рис. 4.35. Средняя биомасса животных из разных функциональных групп (г/м² ± SE, n=20). Пары столбцов, отмеченные звездочкой, указывают на достоверные различия между средними по данным дисперсионного анализа (ANOVA).

По нашим данным, количество таксонов, средняя численность и биомасса не проявляют достоверных отличий при сравнении ненарушенных лесов и гарей. Также показано, что степень воздействия пожара на разные функциональные группы почвенной мезофауны неодинакова. Наиболее уязвимы для огня сапрофаги. Это подтверждает то, что показатели их биомассы на гарях даже через 5-6 лет после пожара остаются меньше, чем в ненарушенных лесах. Сапрофаги экологически сильно зависимы от количества и качества подстилки, многие не способны быстро перемещаться, поэтому они заселяют гать медленнее, чем другие группы беспозвоночных (Потапова и др., 2002; Краснощекова, 2009; Buckingham et al., 2015). После пожара в ненарушенных лесах сокращается биомасса напочвенных и маломобильных сапрофагов: низкие уровни этого показателя на гарях зарегистрированы для двупарноногих многоножек, мокриц, некоторых личинок жуков. При этом биомасса почвенных маломобильных сапрофагов (дождевые черви, личинки двукрылых) на гарях достоверно не отличается от ненарушенных лесов. Это объясняется тем, что почва – хороший теплоизолятор. Температура на поверхности

почвы во время пожара достигает 900 °С, а на глубине 15 см не превышает 200 °С (Гонгальский, 2014). Биомасса хищников и фитофагов не имеет достоверных отличий между ненарушенными лесами и гарями. Большинство хищников мобильны, они активно перемещаются и быстрее восстанавливают численность и биомассу на гари до изначального (допожарного) уровня. Фитофаги зависят от восстановления растительности. Судя по результатам исследований биомассы фитофагов, условия на гари через 5-6 лет после пожара становятся для них вполне приемлемыми, что обусловлено прежде всего восстановлением кормовой базы.

Полученные результаты подтверждают предположение, что использование функциональных групп почвенной мезофауны позволяет выяснить эффект от воздействия нарушений, например, пожаров. Численность, биомасса и таксономическое разнообразие оказались более стабильными характеристиками, поскольку они больше зависят от изменения зональных факторов. Функциональные группы достоверно отображают изменение сообществ почвенной мезофауны и позволяют сравнивать сообщества в разных биомах.

4.4. Восстановление сообществ почвенной мезофауны после пожаров в зональных и эдафических вариантах экосистем²

Сообщества почвенной мезофауны ненарушенных лесов разных биомов достоверно отличаются в многомерном пространстве канонического (дискриминантного) анализа ($\lambda=0,035$, $p<0,0001$). Объясненная дисперсия распределялась по двум достоверным каноническим осям, на первую ось приходилось 60% объясненной дисперсии, на вторую – 32%. Наибольшие различия в

² При работе над данным разделом диссертации использованы публикации автора, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования: Gorbunova A.Yu., Korobushkin D.I., Zaitsev A.S., Gongalsky K.B. Forest fires increase variability of soil macrofauna communities along a macrogeographic gradient // *European Journal of Soil Biology*. – 2017. – V.80. – P.49-52

таксономическом составе почвенной мезофауны выявлены между ненарушенными лесами Крымско-Новороссийского оробิโอма и Смоленско-Приволжского биома (рис. 5.1 А). Наибольшим сходством таксономического состава обладают сообщества почвенной мезофауны ненарушенных лесов Кольско-Карельского и Смоленско-Приволжского биома (рис. 5.1 А).

При попарном сравнении биомов в таксономическом составе сообществ почвенной мезофауны на горях прослеживается меньше взаимных отличий, чем в ненарушенных лесах (рис. 5.1 Б). Расстояния между центроидами групп меньше на горях по сравнению с ненарушенными лесами, что статистически подтверждает квадрат расстояния Махаланобиса (d^2) (табл. 5.1.). Установлено, что различия по таксономическому составу между ненарушенными лесами в Крымско-Новороссийском оробิโอме и Смоленско-Приволжском биоме максимальны ($d^2=32,19$), а различия между горями в этих биомах значительно меньше ($d^2=5,19$).

Линейная корреляция Пирсона (R-значение) между относительной биомассой таксонов и дискриминантными осями 1 и 2 многомерного шкалирования приведена в Приложении, таблица 7.

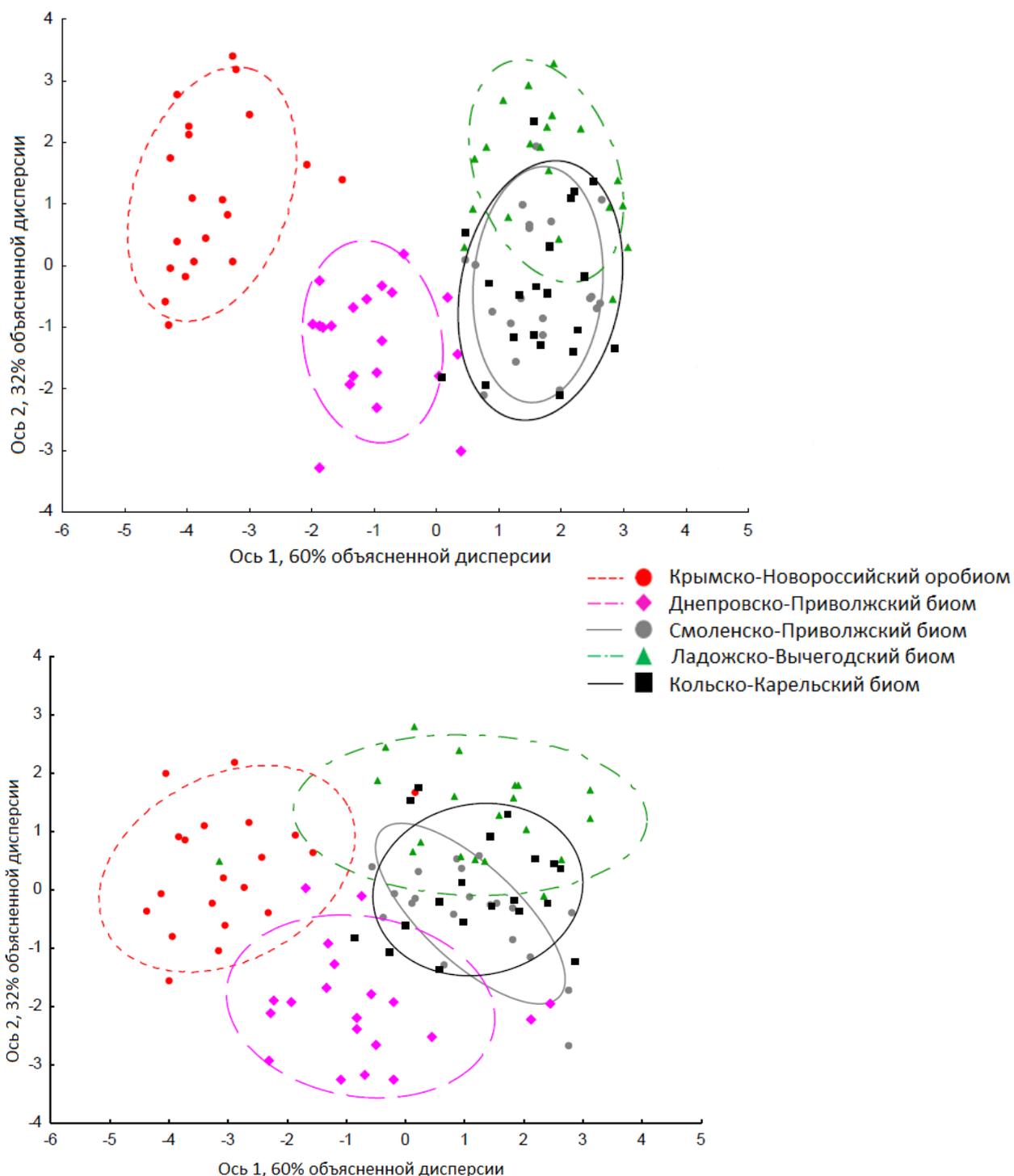


Рис. 5.1. Ординация сообществ почвенной мезофауны (многомерное шкалирование с последующим каноническим анализом (MDS)) в ненарушенных лесах (А) и на гарях (Б) в пяти биомах (данные биомассы и таксономического состава). Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95% доверительный интервал положения центра группы.

Таблица 5.1. Квадрат расстояния Махаланобиса (d^2) между центроидами сообществ почвенной мезофауны гарей (нижняя левая часть таблицы) и ненарушенных лесов (верхняя правая часть таблицы) в пяти биомах. Статистически значимые различия между ненарушенными лесами и гарями внутри одного биома приняты при $p < 0,05$.

Биомы	Крымско-Новороссийский оробиом ($p=0.001$)	Днепровско-Приволжский биом ($p=0.005$)	Смоленско-Приволжский биом ($p=0.46$)	Ладожско-Вычегодский биом ($p=0.06$)	Кольско-Карельский биом ($p=0.04$)
Крымско-Новороссийский оробиом	x	13,25	32,19	30,68	31,68
Днепровско-Приволжский биом	8,82	x	11,17	16,52	10,55
Смоленско-Приволжский биом	5,19	10,12	x	4,25	8,22
Ладожско-Вычегодский биом	6,88	14,53	15,07	x	9,86
Кольско-Карельский биом	11,05	18,15	19,06	23,70	x

После пожара из полного таксономического состава сообществ, характерных для ненарушенного леса, выпадает ряд видов мокриц (*Isopoda*), кивсяков (*Julida*), пауков (*Araneae*), личинок жуков-щелкунов (*Elateridae*) (табл. 5.2). При этом на гарях всех вариантов экосистем сохраняются основные доминирующие таксоны. В то же время на гарях всех вариантов экосистем (кроме сосновых лесов Кольско-Карельского биома) биомасса некоторых фитофагов становится больше, чем в ненарушенных лесах этих же вариантов экосистем. Среди фитофагов, увеличивающих биомассу на гарях: клопы, трипсы, цикадки, дельфациды (*Hemiptera*, *Thysanoptera*, *Cicadellidae*, *Delphacidae*).

Таблица 5.2. Виды почвенной мезофауны, обитающие в ненарушенных лесах соответствующих биомов и исчезающие после пожаров.

Биомы	Виды почвенной мезофауны
Крымско-Новороссийский оробиом	Мокрицы <i>Armadillidium vulgare</i> , <i>Cylisticus convexus</i> , кивсяки <i>Brachydesmus kalischewskyi</i> , <i>Chaetoleptophyllum flexum</i> , <i>Hirudisoma roseum</i> , паук <i>Centromerus minor</i>
Днепровско-Приволжский биом	Пауки <i>Zelotes subterraneus</i> , <i>Tapinocyboides pygmaeus</i>
Смоленско-Приволжский биом	Пауки <i>Centromerus brevipalpus</i> , <i>Maro sublestus</i>
Ладожско-Вычегодский биом	Пауки <i>Centromerus incilium</i> , <i>Asthenargus paganus</i>
Кольско-Карельский биом	Пауки <i>Palliduphantes antroniensis</i> , <i>Tibioplus diversus</i> , личинки щелкунов <i>Hypnoidus hyperboreus</i>

В ненарушенных лесах климатические параметры (средняя температура июля, средняя температура января, годовая средняя температура, годовое количество осадков, количество осадков самого влажного и самого сухого месяца) достоверно отличаются (ANOVA: для каждого параметра $p < 0,001$), достоверно отличается количество подвижного азота и углерода, ВУС почвы (ANOVA: для каждого

параметра $p < 0,001$). Эдафические параметры и параметры растительности достоверно отличаются между ненарушенными лесами и гарями (табл. 5.3).

Таблица 5.3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для факторов среды. Фактор «Пожар» – это два типа участков (гари и ненарушенные леса). Фактор «Биом» – это зональные варианты экосистем в пяти изученных биомах европейской территории России. Достоверные значения ($p < 0,05$) выделены жирным шрифтом.

Фактор	Пожар	Биом	Пожар×Биом
	p	p	p
Количество подвижного азота в почве	0,16	<0,01	0,79
Количество подвижного углерода в почве	0,02	<0,01	0,1
Влагоудерживающая способность почвы	0,06	<0,01	0,45
Мощность подстилки	<0,01	0,09	0,79
Объем упавших деревьев диаметром больше 10 см	0,01	<0,01	<0,01
Объем упавших веток диаметром больше 4 см	0,03	0,14	0,34

Результаты показывают, что воздействие пожара сглаживает различия между гарями в разных зональных вариантах экосистем, несмотря на значительные различия в климатических условиях и растительности. Результаты проведенных исследований позволили предположить, что на изменения в структуре сообществ почвенной мезофауны на гарях влияют в первую очередь эдафические факторы.

Для проверки этого предположения проведен статистический анализ. Результаты анализа методом главных компонент (РСА) показали взаимосвязь между биомассой напочвенных и почвенных сапрофагов и факторами среды (рис. 5.2). Для первой оси (53,62%) показана отрицательная корреляция между подвижным азотом, подвижным

углеродом, ВУС и биомассой напочвенных и почвенных сапрофагов. Таким образом, первая ось отражает влияние эдафических факторов. Вдоль второй оси (29,4%) отображена отрицательная корреляция между мощностью подстилки и высотой нагара. Можно заключить, что вторая ось отражает силу воздействия пожара.

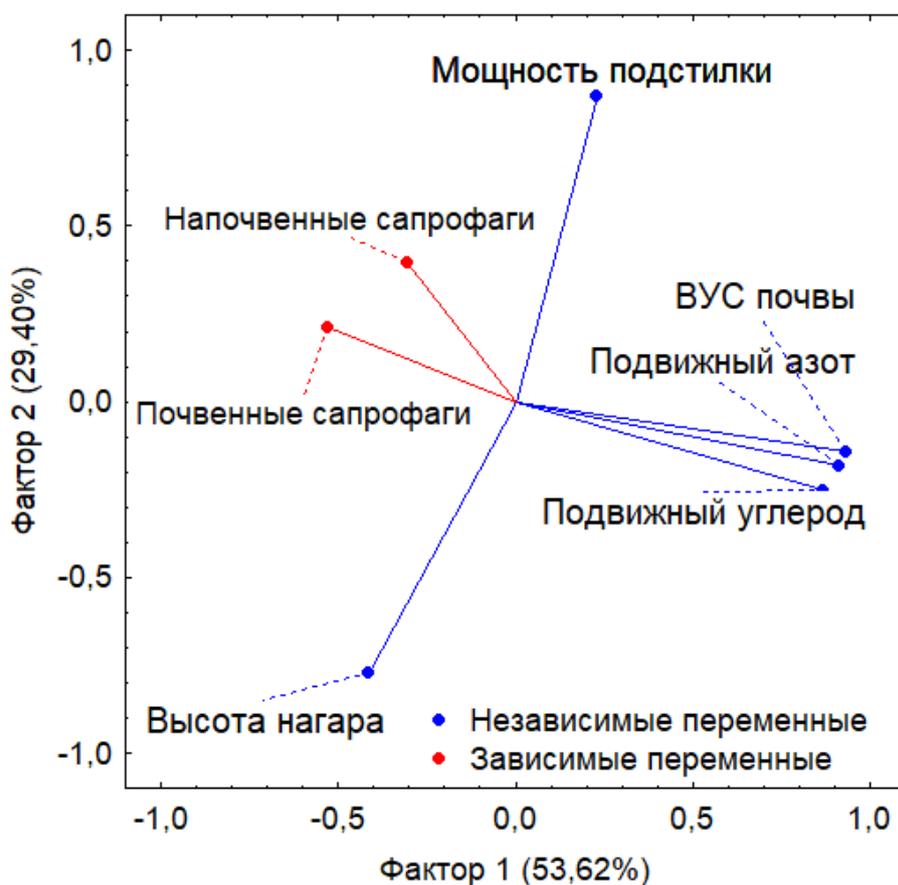


Рис. 5.2. Результаты анализа методом главных компонент (РСА) биомассы напочвенных и почвенных сапрофагов и факторов среды. ВУС – влагоудерживающая способность почвы.

Результаты РСА позволяют высказать предположение, что трофические группы почвенной мезофауны сильнее зависят от локальных свойств почвы и реагируют на их изменение после пожара, но при этом менее восприимчивы к таким факторам среды, как температура воздуха и количество осадков. Кроме того, высота нагара не оказывает значительного влияния на биомассу трофических групп.

Для сообществ в ненарушенных лесах важны климатические, эдафические параметры и растительность, а для сообществ на гарях наиболее важны различия в эдафических параметрах, которые влияют в первую очередь на сапрофагов. Различия климатических параметров и растительности частично затушевываются из-за пожара, значимость этих факторов для сообществ почвенной мезофауны снижается.

Сообщества на горях более схожи по таксономическому составу, и это несмотря на все еще сильные различия по климатическим параметрам и растительности. Результаты наших исследований показали, что на горях в отличие от ненарушенных лесов биомасса сапрофагов ниже, биомасса неспецифических таксонов из трофической группы фитофагов выше, число доминантов меньше, и в каждой зональной экосистеме пропадает часть специфических таксонов. Таким образом, пожар сглаживает различия между сообществами почвенной мезофауны в разных зональных вариантах экосистем.

ГЛАВА 5. СТРУКТУРА ДЕТРИТНОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ ПОСЛЕ ПОЖАРА

5.1. Структура детритной пищевой цепи в зональных и эдафических вариантах экосистем

При анализе объединенных данных по всем пяти изученным биомам Европейской территории России показано, что изотопный состав углерода и азота растительного опада статистически значимо зависел только от зонального варианта экосистем (фактор «биом»), но не зависел от воздействия пожара (фактор «пожар») (Таблица 5.1.). Также не было отмечено статистически значимого взаимодействия этих двух факторов (Таблица 5.1.).

Таблица 5.1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для изотопного состава углерода и азота растительного опада. Фактор «Пожар» – это два типа участков (гари и ненарушенные леса). Фактор «Биом» – это пять изученных биомов Европейской территории России.

Фактор	$\delta^{13}\text{C}$ растительного опада	$\delta^{15}\text{N}$ растительного опада
	p	p
Пожар	0,7	0,5
Биом	0,02	0,001
Пожар×Биом	0,6	0,9

Далее изотопный состав азота растительного опада будет использован для нормирования величины $\delta^{15}\text{N}$ всех образцов, это сделано для возможности сравнения почвенных беспозвоночных, собранных в разных биотопах (Тиунов, 2007; Коробушкин, 2014). Нормированные показатели обозначены как LC- $\delta^{15}\text{N}$.

Вначале будет рассмотрена структура детритной пищевой цепи с использованием ненормированных на опад данных во всех биомах. Ненормированные на опад показатели изотопного состава азота обозначены как $\delta^{15}\text{N}$.

Крымско-Новороссийский оробиом. В ненарушенных субсредиземноморских экосистемах для хищников, которые были представлены губоногими многоножками *Lithobius mutabilis*, *L. peregrinus*, *L. curtipes* и *L. ferganensis*, среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 2,5‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,5‰ (рис 5.1 А). Для сапрофагов из этих экосистем, которые в анализе были представлены тараканами, двупарноногими многоножками *Hirudisoma roseum*, *Polydesmus muralewiczii*, *Chordeumatida* sp., мокрицами *Trichoniscus pygmaeus*, *Trachelipus razzautii* и дождевыми червями, среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 0,3‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,2‰. Среди миксофагов в этих экосистемах были личинки жуков чернотелок (Tenebrionidae), мух львинок (Stratiomyidae) и бабочниц (Psychodidae). Для миксофагов среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 2,7‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,3‰.

На горях хищниками были те же виды губоногих многоножек, что и в ненарушенных экосистемах (*Lithobius mutabilis*, *L. peregrinus*, *L. curtipes* и *L. ferganensis*). При этом среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 2,5‰, а $\delta^{13}\text{C}$ — -24,6‰ (рис 5.1 Б). Среди сапрофагов были двупарноногие многоножки *Hirudisoma roseum*, *Polydesmus muralewiczii*, *Chordeumatida* sp., тараканы, дождевые черви, для всех сапрофагов среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ равнялось 0,5‰, и среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,6‰. Миксофагов на горях было только два семейства, это личинки бабочниц (Psychodidae) и жуки-скрытники (Lathridiidae). Средние значения для миксофагов были следующими: $\delta^{15}\text{N}$ — 3,2‰, $\delta^{13}\text{C}$ — -25,3‰.

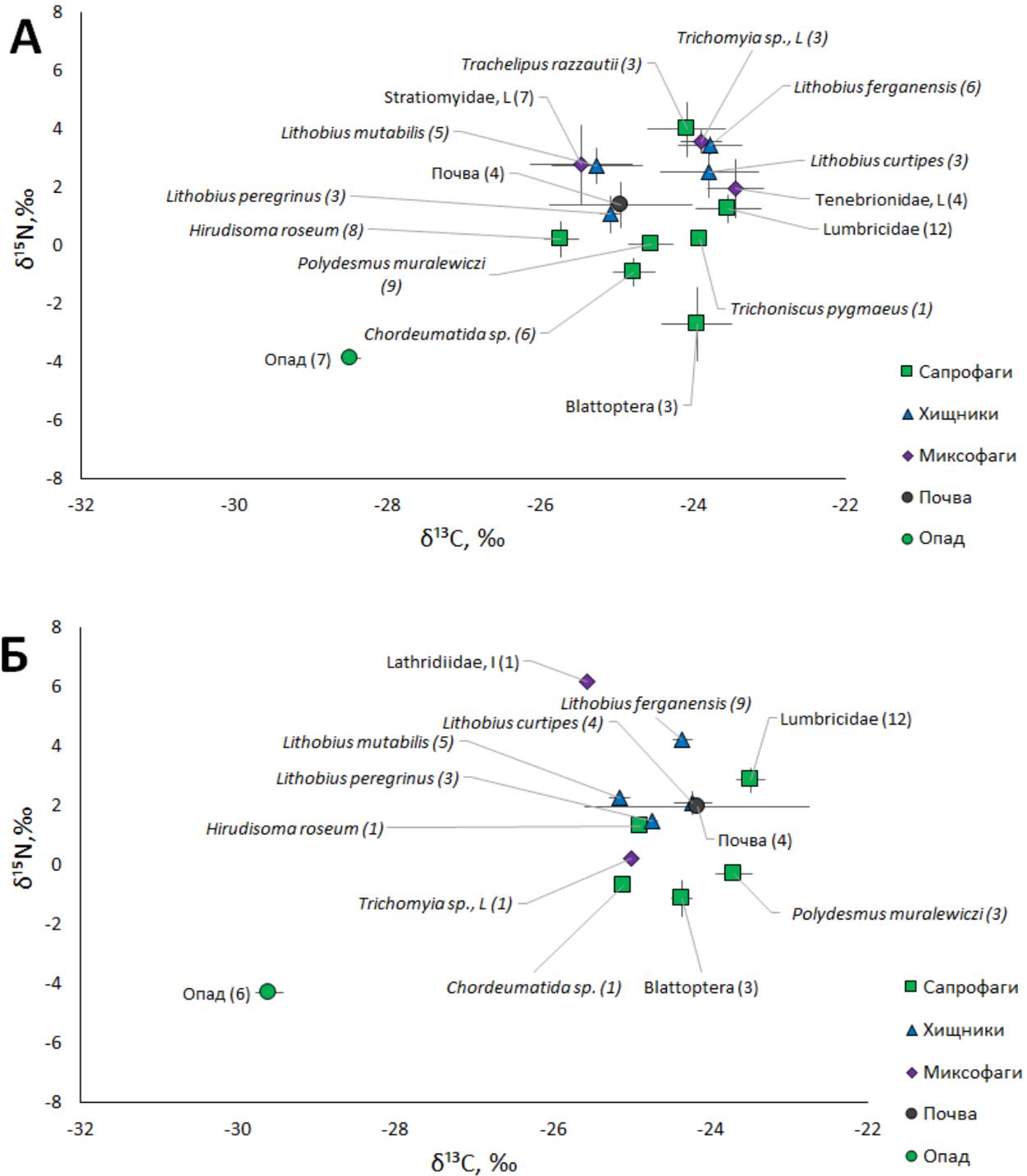


Рис. 5.1. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных, гумусового горизонта почвы и растительного опада (‰, среднее \pm стандартная ошибка, число проб указано в скобках) в ненарушенных лесах (А) и на гарях (Б) в Крымско-Новороссийском оробиоме. L (larvae) – личинки, I (imago) – взрослые животные

Днепровско-Приволжский биом. В ненарушенных экосистемах хищники были представлены губоногими многоножками *L. curtipes*, ювенильными пауками из семейств Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, и видом пауков *Trichoncus affinis*. Среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ для хищников равнялось 4,5‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,6‰ (рис. 5.2 А). Для сапрофагов, которые представлены двупарноногими многоножками *Megaphyllum sjaelandicum* и дождевыми червями, среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ было 3,0‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,6‰. Миксофагами в ненарушенных экосистемах были личинки мохнаток (Lagriidae), для которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 3,9‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,4‰.

На горях для хищников среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 4,6‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -25,0‰ (рис. 5.2 Б), это были губоногие многоножки *L. curtipes*, ювенильные пауки из семейств Gnaphosidae и Lycosidae, личинки пестряков (Cleridae). Среди сапрофагов были двупарноногие многоножки *Megaphyllum sjaelandicum* и дождевые черви, для которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 2,3‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,6‰. Для миксофагов среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 3,8‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,3‰, это были личинки двукрылых из семейств Trichoceridae, Stratiomyidae и Anisopodidae, личинок чернотелок Tenebrionidae.

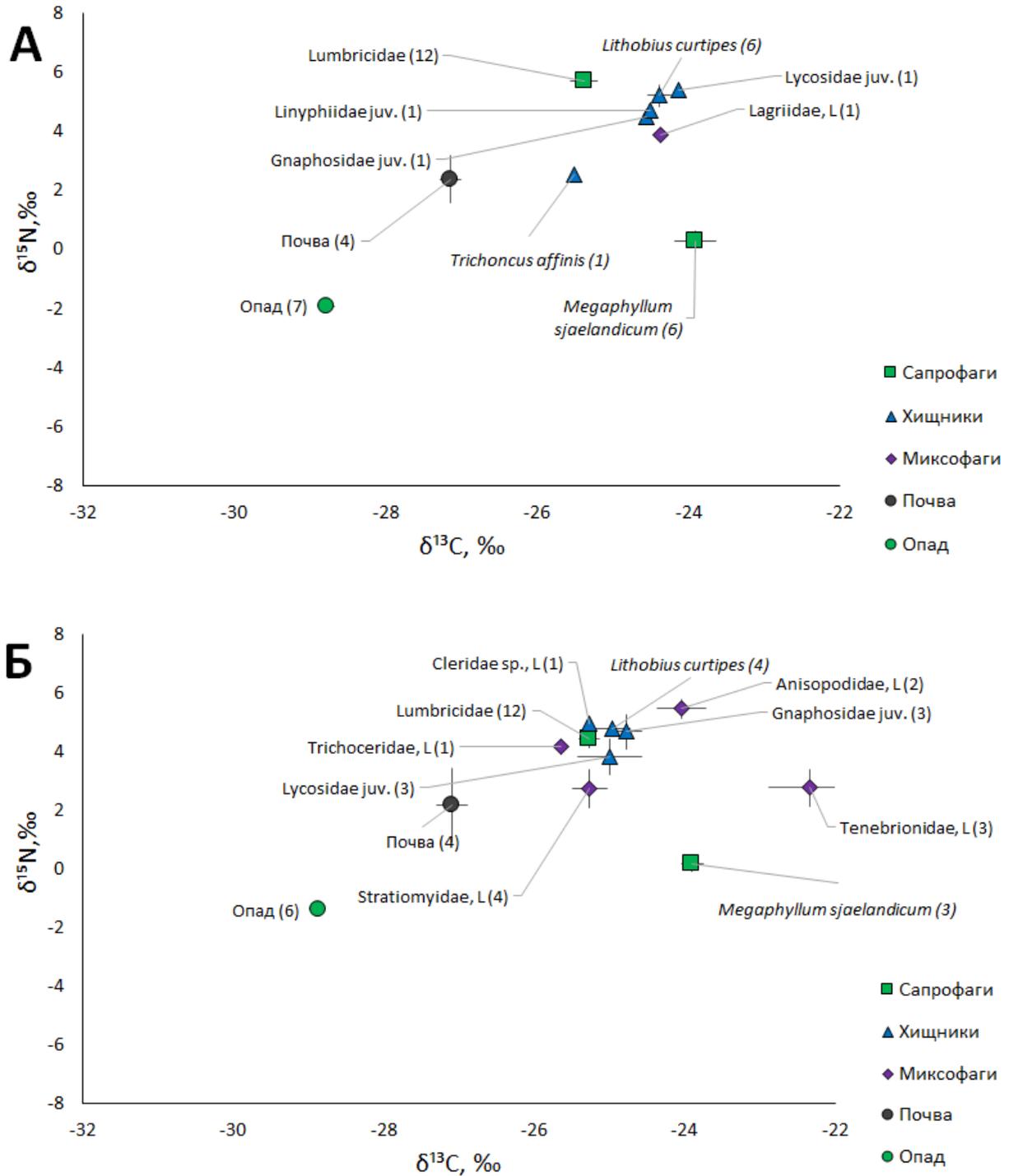


Рис. 5.2. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных, гумусового горизонта почвы и растительного опада (‰, среднее \pm стандартная ошибка, число проб указано в скобках) в ненарушенных лесах (А) и на гарях (Б) в Днепровско-Приволжском биоме. L (larvae) – личинки, juv. (juvenile) – ювенильные животные.

Смоленско-Приволжский биом. В ненарушенных экосистемах хищники представлены пауками *Clubiona sp.*, *Pirata sp.*, *Piratula sp.*, *Trochosa spinipalpis*, *Hahnia sp.*, *Agroeca brunnea*, *Trochosa sp.*, *Hahnia pusilla*, *Araneus sp.*, *Tapinocyba pallens*, и ювенильными пауками семейства Linyphiidae, а также губоногими многоножками *L. curtipes*, *L. forficatus*, среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ равнялось 4,4‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -25,7‰ (рис. 5.3 А). Среди сапрофагов были тараканы, дождевые черви и двупарноногие многоножки *Leptoiulus proximus*, *Pollyzonium germanicum* и *Polydesmus denticulatus*, и среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 0,3‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -25,4‰. Для миксофагов из этих экосистем, которые в анализе представлены личинками щелкунов *Dalopius marginatus*, *Ampedus balteatus*, *Athous subfuscus*, среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ равнялось 3,7‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,0‰.

На горях для хищников среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 4,6‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -26,1‰ (рис. 5.3 Б), это были пауки *Xysticus audax*, *Evarcha falcata*, *Alopecosa sp.*, *Zora sp.*, *Araneus sturmi*, *Xysticus sp.*, *Clubiona sp.*, *Xysticus ulmi*, *Haplodrassus sp.*, *Piratula juv.*, *Pirata sp.*, *Tapinocyba pallens*, *Trochosa sp.*, *Hahnia sp.*, *Hahnia pusilla*, *Walckenaeria antica*, и ювенильные пауки семейств Gnaphosidae и Linyphiidae, а также губоногие многоножки *L. forficatus*, *L. curtipes*. Среди сапрофагов были тараканы и дождевые черви, для которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 0,03‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -25,0‰. Для миксофагов среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ было 4,3‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,1‰, это личинки щелкунов *Ampedus balteatus*, *Athous subfuscus*, *Dalopius marginatus* и личинки двукрылых из семейства Anisopodidae.

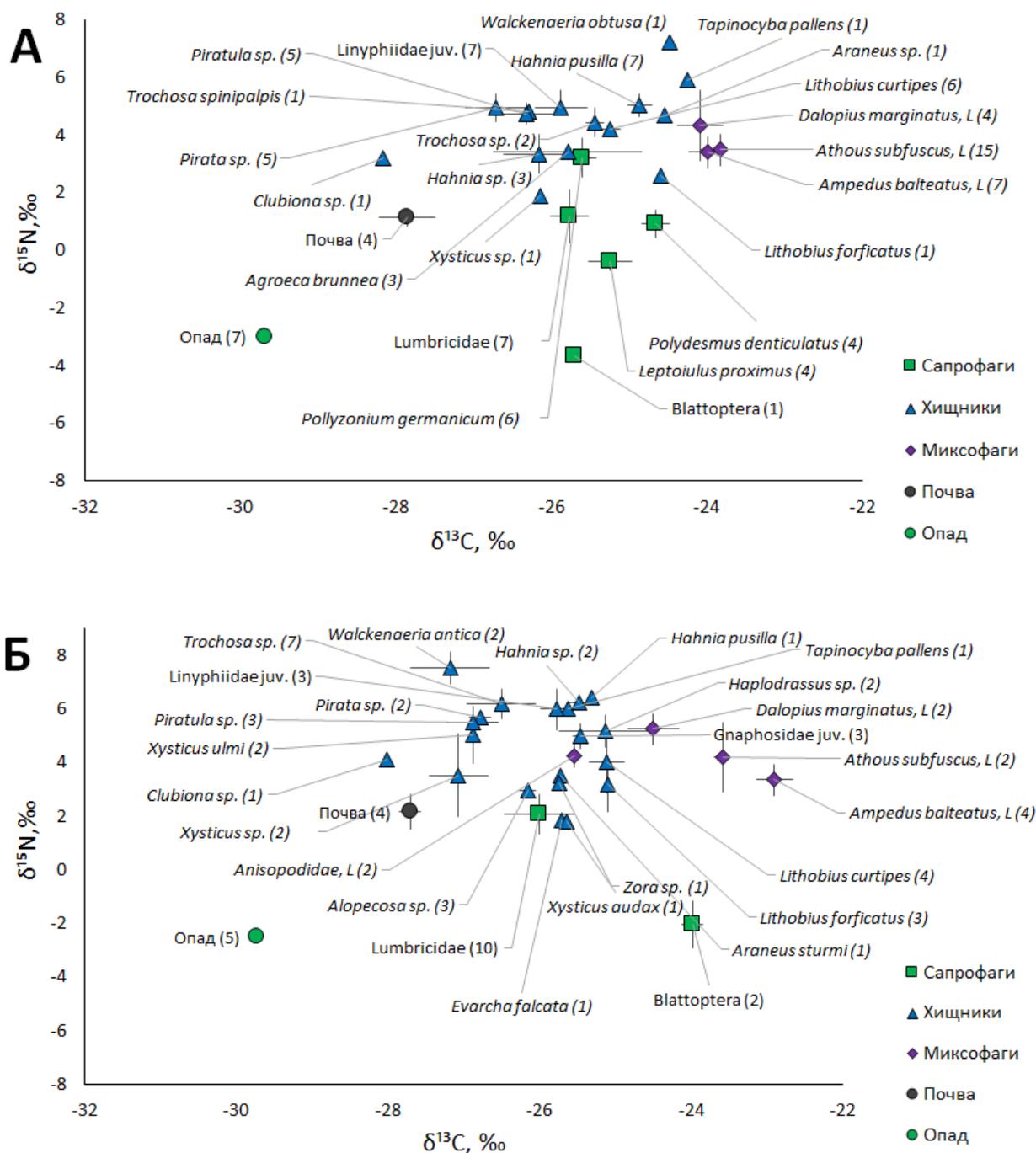


Рис. 5.3. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных, гумусового горизонта почвы и растительного опада (‰, среднее \pm стандартная ошибка, число проб указано в скобках) в ненарушенных лесах (А) и на гарях (Б) в Смоленско-Приволжском биоме. L (larvae) – личинки, juv. (juvenile) – ювенильные животные.

Ладожско-Вычегодский биом. В ненарушенных экосистемах среди выбранных хищников были пауки *Agroeca brunnea*, *Evarcha falcate*, *Haplodrassus sp.*, *Macrargus rufus*, *Pirata sp.*, *Theridion sp.*, *Hahnia sp.*, *Zora sp.*, *Trochosa sp.*, *Alopecosa sp.*, ювенильные пауки из семейств Lycosidae, Linyphiidae, губоногие многоножки *Lithobius curtipes*, и личинки двукрылых *Rhagionidae sp.*, для которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 2,7‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,0‰ (рис. 5.4 А). Сапрофагами в этих экосистемах были тараканы и дождевые черви, и среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ равнялось -0,8‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,7‰. Для миксофагов среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ было 3,7‰, и среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,0‰, в этих экосистемах это были личинки щелкунов *Athous subfuscus*, *Dalopius marginatus*.

На горях также было большое число пауков среди хищников, это *Hahnia sp.*, *Macrargus rufus*, *Theridion varians*, *Trochosa sp.*, *Agroeca brunnea*, *Evarcha falcate*, *Hahnia nava*, *Haplodrassus sp.*, *Zora sp.*, *Alopecosa sp.*, ювенильные пауки семейства Linyphiidae, и кроме пауков в анализе были губоногие многоножки *Lithobius curtipes*, для хищников среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 2,7‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -24,0‰ (рис. 5.4 Б). Сапрофаги в анализе были представлены только дождевыми червями, для которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ было 5,0‰, и среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -23,3‰. Миксофагами на горях были личинки щелкунов *Athous subfuscus*, *Dalopius marginatus*, Elateridae, у которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 1,8‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -23,8‰.

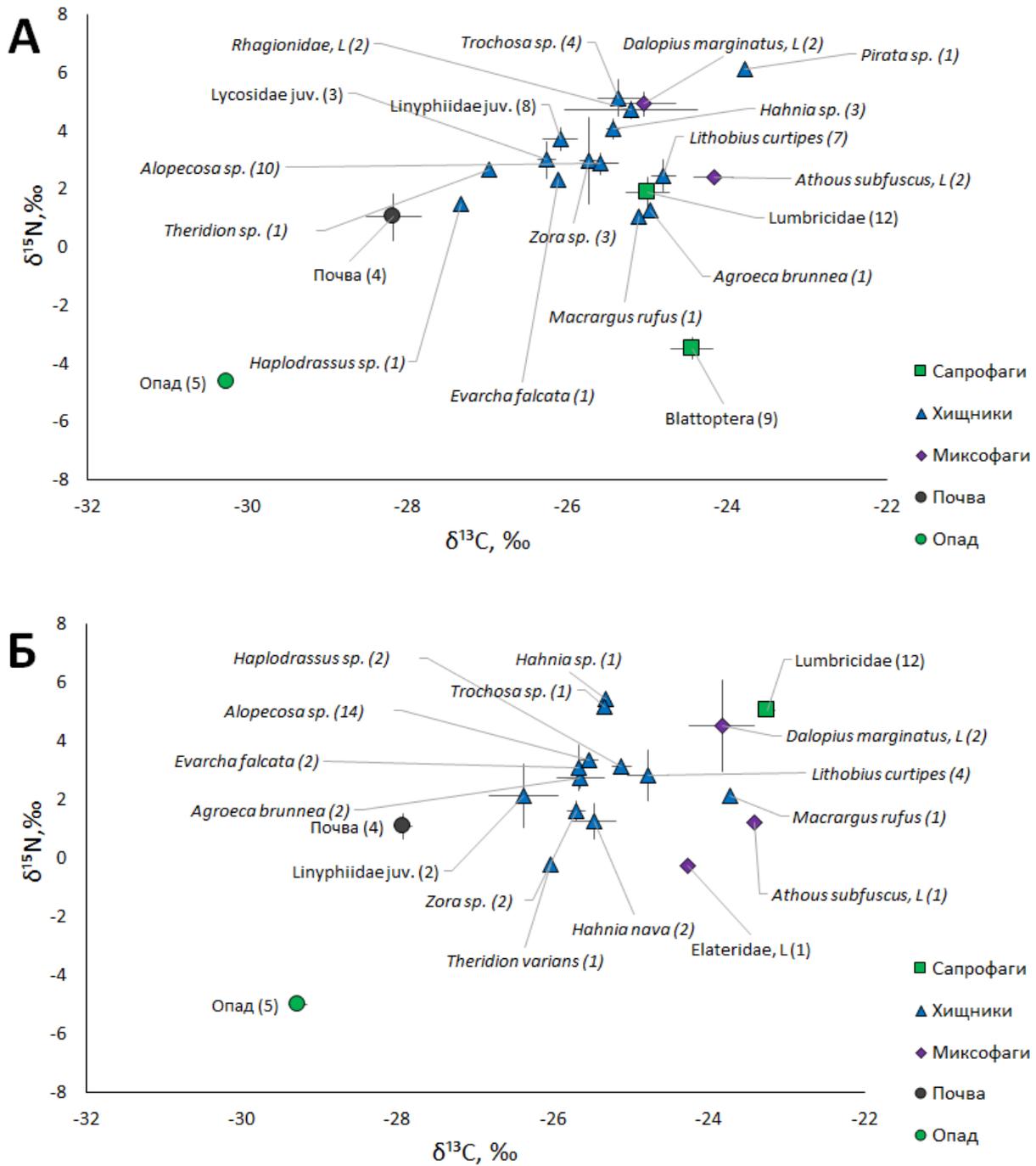


Рис. 5.4. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных, гумусового горизонта почвы и растительного опада (‰, среднее \pm стандартная ошибка, число проб указано в скобках) в ненарушенных лесах (А) и на гарях (Б) в Ладожско-Вычегодском биоме. L (larvae) – личинки, juv. (juvenile) – ювенильные животные.

Кольско-Карельский биом. Хищники в ненарушенных экосистемах представлены разнообразными пауками: *Diplocentria rectangulata*, *Macrargus rufus*, *Minyriolus pusillus*, *Palliduphantes antroniensis*, *Sisicus apertus*, *Xerolycosa nemoralis*, *Xysticus ulmi*, *Arctosa alpigena*, *Zora sp.*, *Alopecosa sp.*, ювенильными пауками семейства Linyphiidae, и одним видом губоногих многоножек (*Lithobius curtipes*). Для хищников среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 4,6‰, а среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — 25,5‰ (рис. 5.5 А). Сапрофагов для анализа выбрано не было. Среди миксофагов в этих экосистемах были личинки шелконов *Paranomus costalis*, личинки бабочниц (Psychodidae), для которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 4,7‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -26,7‰.

На горях для хищников среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ достигало 4,7‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -25,5‰ (рис. 5.5 Б), для анализа были выбраны пауки *Alopecosa pulverulenta*, *Alopecosa sp.*, *Arctosa alpigena*, *Diplocentria rectangulata*, *Xysticus sp.*, *Xerolycosa nemoralis*. Сапрофаги на горях были представлены дождевыми червями, для которых среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ равнялось 3,3‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -25,0‰. Личинки шелконов *Paranomus costalis* были выбраны в качестве миксофагов для анализа, среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составляло 2,2‰, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ — -27,1‰.

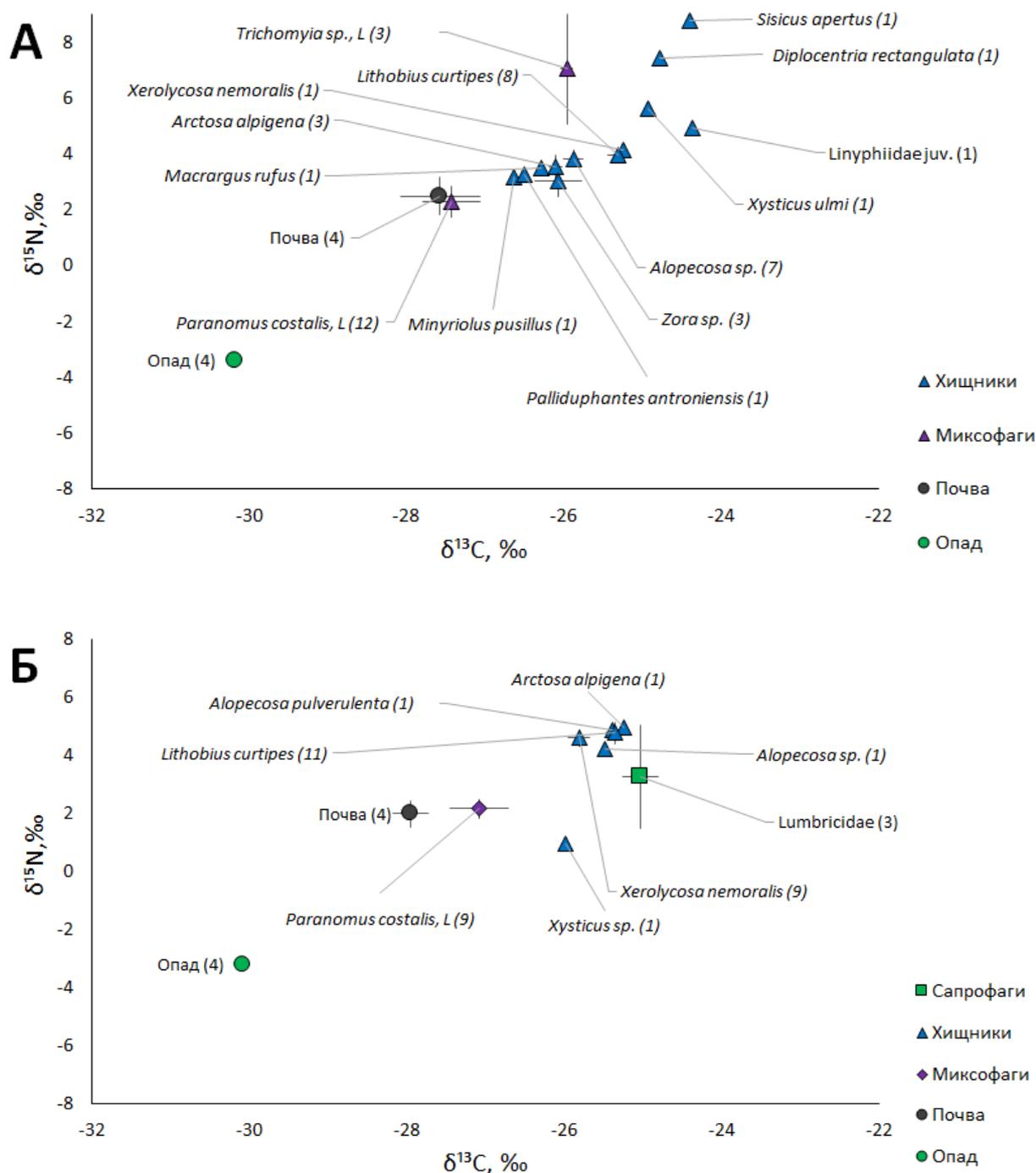


Рис. 5.5. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных, гумусового горизонта почвы и растительного опада (‰, среднее \pm стандартная ошибка, число проб указано в скобках) в ненарушенных лесах (А) и на гарях (Б) в Кольско-Карельском биоме. L (larvae) – личинки, juv. (juvenile) – ювенильные животные.

Ненарушенные леса и гари не имеют достоверных отличий по количеству таксонов в детритной пищевой цепи. Число таксонов миксофагов в цепях – от 1 до 3, хищников – от 4 до 15, сапрофагов – от 2 до 8. Среди хищников чаще всего встречаются пауки, особенно из семейства Linyphiidae. Наиболее обычные сапрофаги - дождевые черви. Максимальное количество таксонов сапрофагов в детритной пищевой цепи отмечено в Крымско-Новороссийском оробиоме. С продвижением на север количество таксонов сапрофагов в пищевой цепи снижается (от 8 до 0). Максимальное число хищников в детритной пищевой цепи отмечено в еловых лесах Смоленско-Приволжского биома за счет высокого разнообразия пауков.

5.2. Изотопный состав функциональных групп почвенных беспозвоночных

Хищники

Изотопный состав углерода и нормированного на опад азота всех хищников статистически значимо зависел от зонального варианта экосистем (фактор «биом»), но не зависел от воздействия пожара (фактор «пожар») (табл. 5.2).

Таблица 5.2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для изотопного состава углерода и нормированного на опад азота функциональных групп почвенных беспозвоночных. Фактор «Пожар» – это два типа участков (гари и ненарушенные леса). Фактор «Биом» – это пять изученных биомов Европейской территории России.

Фактор	$\delta^{13}\text{C}$ хищников	LC- $\delta^{15}\text{N}$ хищников
	p	p
Пожар	0,3	0,5
Биом	<0,01	<0,01
Пожар×Биом	0,2	0,7
	$\delta^{13}\text{C}$ пауков	LC- $\delta^{15}\text{N}$ пауков

	p	p
Пожар	0,6	0,9
Биом	<0,01	<0,01
Пожар×Биом	0,1	0,9
	$\delta^{13}\text{C}$ губоногих многоножек	LC-$\delta^{15}\text{N}$ губоногих многоножек
	p	p
Пожар	0,1	0,6
Биом	<0,01	<0,01
Пожар×Биом	0,5	0,1
	$\delta^{13}\text{C}$ сапрофагов	LC-$\delta^{15}\text{N}$ сапрофагов
	p	p
Пожар	<0,01	<0,01
Биом	<0,01	<0,01
Пожар×Биом	<0,01	<0,01
	$\delta^{13}\text{C}$ дождевых червей	LC-$\delta^{15}\text{N}$ дождевых червей
	p	p
Пожар	<0,01	<0,01
Биом	<0,01	<0,01
Пожар×Биом	<0,01	<0,01
	$\delta^{13}\text{C}$ миксофагов	LC-$\delta^{15}\text{N}$ миксофагов
	p	p

Пожар	0,6	0,8
Биом	<0,01	<0,01
Пожар×Биом	0,8	0,7

Изотопный состав углерода и нормированного на опад азота пауков статистически значимо зависел от зонального варианта экосистем (фактор «биом»), но не зависел от воздействия пожара (фактор «пожар») (табл. 5.2). Изотопный состав углерода пауков в Днепровско-Приволжском биоме был статистически значимо выше, а в Смоленско-Приволжском – статистически значимо ниже, чем в других двух биомах. При этом изотопный состав нормированного на опад азота отличался только в Ладожско-Вычегодском биоме от всех остальных биомов (рис 5.6, показаны объединенные данные по горям и ненарушенным лесам). На рисунке отсутствует Крымско-Новороссийский биом, поскольку для него не были взяты пауки в качестве хищников.

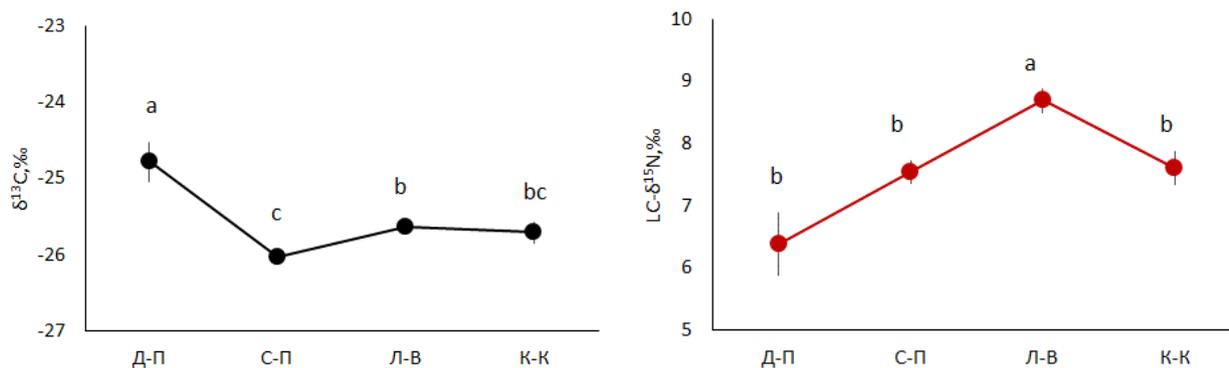


Рис 5.6. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и нормированного на опад азота (LC- $\delta^{15}\text{N}$) пауков (среднее \pm SE). Разные буквы указывают на достоверные различия между средними по результатам Тьюки-теста ($p < 0,05$). Условные обозначения биомов: Д-П – Днепровско-Приволжский биом ($n=10$), С-П – Смоленско-Приволжский биом ($n=76$), Л-В – Ладожско-Вычегодский биом ($n=67$), К-К – Кольско-Карельский биом ($n=35$).

Изотопный состав углерода и азота губоногих многоножек статистически значимо зависел от зонального варианта экосистем (фактор «биом»), но не зависел от воздействия пожара (фактор «пожар») (табл. 5.2). Губоногие многоножки в Кольско-Карельском биоме отличались по изотопному составу углерода от всех биомов, кроме Ладожско-Вычегодского (рис. 5.7, показаны объединенные данные по горям и ненарушенным лесам). Изотопный состав углерода губоногих многоножек в Крымско-Новороссийском оробиеме был статистически значимо выше, чем в Смоленско-Приволжском биоме и Кольско-Карельском биоме. Изотопный состав нормированного на опад азота в Кольско-Карельском биоме был статистически значимо выше, чем в Днепровско-Приволжском и Смоленско-Приволжском биоме.

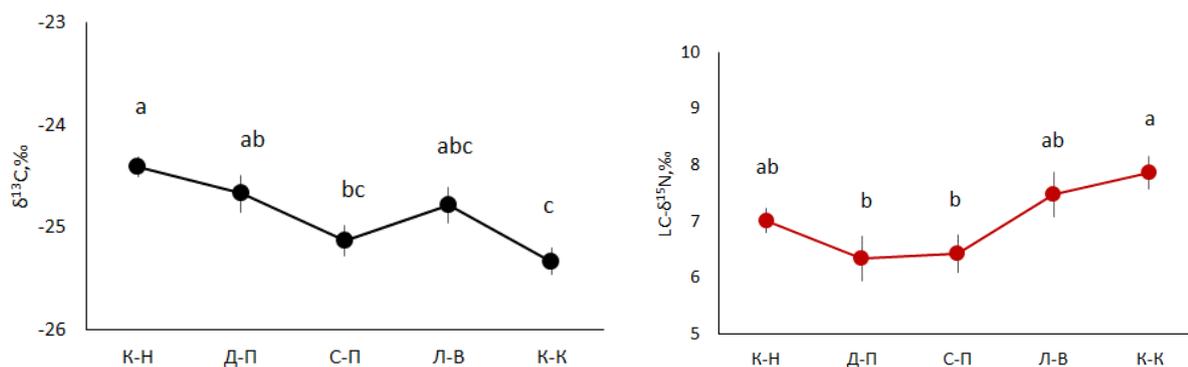


Рис 5.7. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$) и нормированного на опад азота (LC- $\delta^{15}\text{N}$) губоногих многоножек (среднее \pm SE). Разные буквы указывают на достоверные различия между средними по результатам Тьюки-теста ($p < 0,05$). Условные обозначения биомов: К-Н – Крымско-Новороссийский оробiom ($n=37$), Д-П – Днепровско-Приволжский биом ($n=10$), С-П – Смоленско-Приволжский биом ($n=14$), Л-В – Ладожско-Вычегодский биом ($n=11$), К-К – Кольско-Карельский биом ($n=19$).

Сапрофаги

Изотопный состав углерода и нормированного на опад азота всех сапрофагов статистически значимо зависел от зонального варианта экосистем и от воздействия пожара, а также от их взаимодействия (табл. 5.2). Отличия были между изотопным составом углерода на гарях в Ладожско-Вычегодском биоме от гарей и ненарушенных лесов в Днепровско-Приволжском и Смоленско-Приволжском биомах (рис 5.8). Изотопный состав нормированного на опад азота отличался на гарях в Ладожско-Вычегодском биоме от тех же биомов, а также от ненарушенных лесов в Крымско-Новороссийском оробиоме.

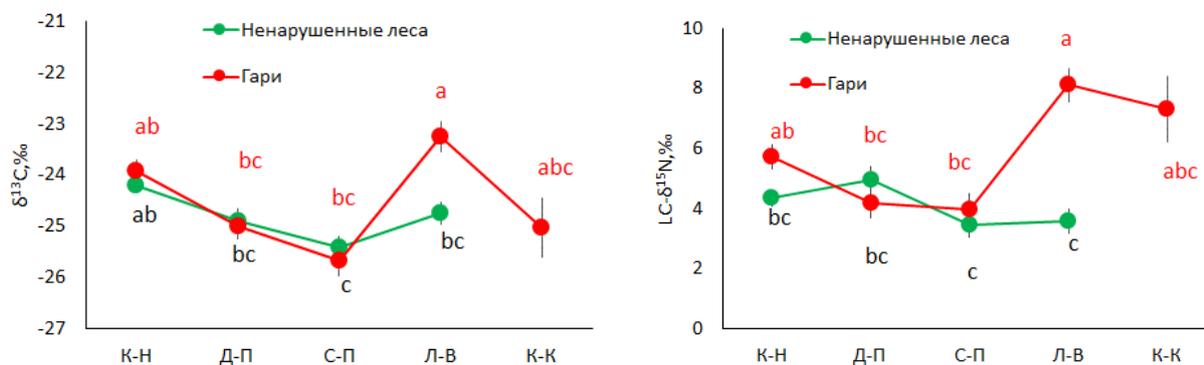


Рис 5.8. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$) и нормированного на опад азота (LC- $\delta^{15}\text{N}$) сапрофагов (среднее \pm SE). Разные буквы указывают на достоверные различия между средними по результатам Тьюки-теста ($p < 0,05$). Условные обозначения биомов: К-Н – Крымско-Новороссийский оробиом (ненарушенные леса: $n=51$, гари: $n=21$), Д-П – Днепровско-Приволжский биом (ненарушенные леса: $n=18$, гари: $n=15$), С-П – Смоленско-Приволжский биом (ненарушенные леса: $n=22$, гари: $n=12$), Л-В – Ладожско-Вычегодский биом (ненарушенные леса: $n=21$, гари: $n=12$), К-К – Кольско-Карельский биом (гари: $n=3$).

Изотопный состав углерода и нормированного на опад азота дождевых червей статистически зависел от зонального варианта экосистем и от воздействия пожара, а также от их взаимодействия (табл. 5.2). По углероду отличия были между гарями в Ладожско-Вычегодском биоме и гарями и ненарушенными лесами в Днепровско-Приволжском и Смоленско-Приволжском биомах (рис.5.9). По нормированному на опад азоту отличия были между гарями в Ладожско-Вычегодском биоме и гарями в Днепровско-Приволжском и Смоленско-Приволжском биомах, а также ненарушенными лесами в Крымско-Новороссийском оробиоме и Смоленско-Приволжском биоме.

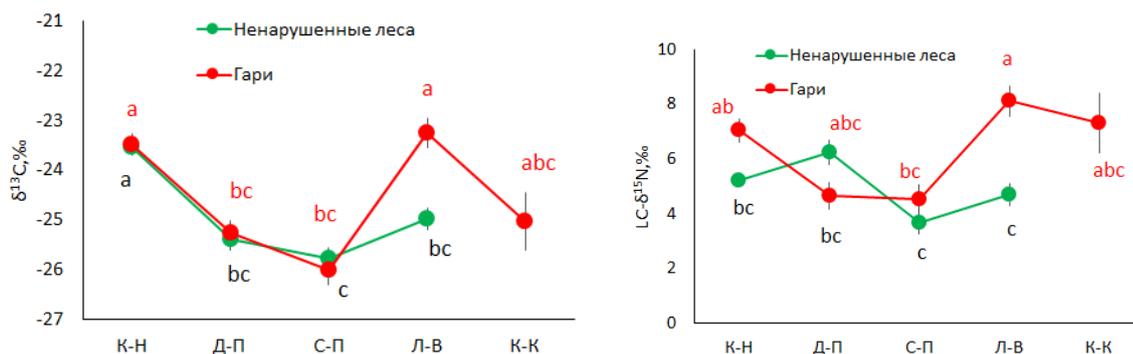


Рис 5.9. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$) и нормированного на опад азота ($\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) дождевых червей (среднее \pm SE). Разные буквы указывают на достоверные различия между средними по результатам Тьюки-теста ($p < 0,05$). Условные обозначения биомов: К-Н – Крымско-Новороссийский оробиом (ненарушенные леса: $n=12$, гари: $n=12$), Д-П – Днепровско-Приволжский биом (ненарушенные леса: $n=12$, гари: $n=12$), С-П – Смоленско-Приволжский биом (ненарушенные леса: $n=7$, гари: $n=10$), Л-В – Ладожско-Вычегодский биом (ненарушенные леса: $n=12$, гари: $n=12$), К-К – Кольско-Карельский биом (гари: $n=3$).

Миксофаги

Изотопный состав углерода и нормированного на опад азота миксофагов статистически значимо зависел от зонального варианта экосистем (фактор «биом»), но не зависел от воздействия пожара (табл. 5.2). По углероду получены различия между Кольско-Карельским биомом и остальными биомами, кроме Ладожско-Вычегодского биома (рис 5.10). Значения нормированного на опад азота различаются только в Днепровско-Приволжском и Ладожско-Вычегодском биомах.

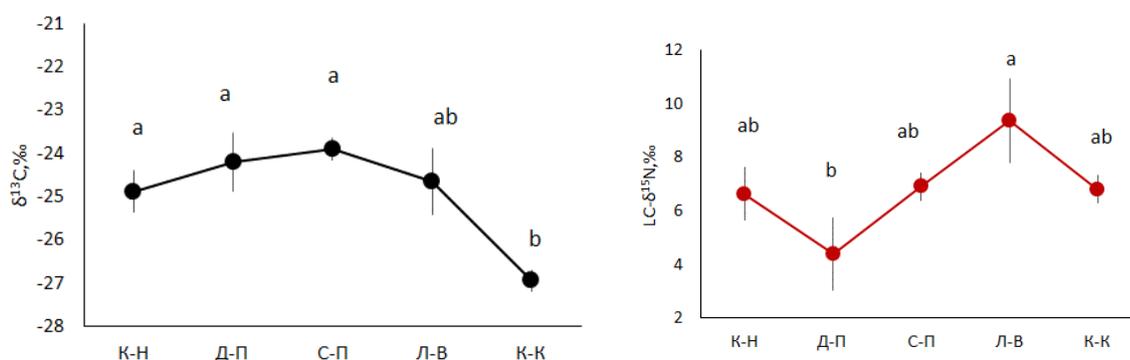


Рис 5.10. Изотопный состав ($\delta^{13}C$) и нормированного на опад азота (LC- $\delta^{15}N$) миксофагов (среднее \pm SE). Разные буквы указывают на достоверные различия между средними по результатам Тьюки-теста ($p < 0,05$). Условные обозначения биомов: К-Н – Крымско-Новороссийский оробiom ($n=14$), Д-П – Днепровско-Приволжский биом ($n=8$), С-П – Смоленско-Приволжский биом ($n=30$), Л-В – Ладожско-Вычегодский биом ($n=3$), К-К – Кольско-Карельский биом ($n=26$).

5.3. Разница между хищниками и сапрофагами по значению LC- $\delta^{15}N$

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа для изотопного состава азота выяснено, что статистически достоверное влияние на значение $\Delta^{15}N$ (разница между хищниками и сапрофагами по значению LC- $\delta^{15}N$) оказывает только зональный вариант экосистем (фактор «биом») (табл. 5.3.).

Таблица 5.3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для показателей разницы между хищниками и сапрофагами по значению LC- $\delta^{15}N$. Фактор «Пожар» –

это два типа участков (гари и ненарушенные леса). Фактор «Биом» – это пять изученных биомов Европейской территории России.

Фактор	Разница между хищниками и сапрофагами по значению LC- $\delta^{15}\text{N}$
	p
Пожар	0,1
Биом	0,01
Пожар×Биом	0,7

Поскольку не было выявлено статистически достоверного влияния от воздействия пожара на разницу между хищниками и сапрофагами по значению LC- $\delta^{15}\text{N}$, то гари и ненарушенные леса в одном биоме не отличались между собой. В ненарушенных лесах и на гарях максимальная разница между хищниками и сапрофагами по значению LC- $\delta^{15}\text{N}$ была в Ладожско-Вычегодском биоме (рис. 5.11).

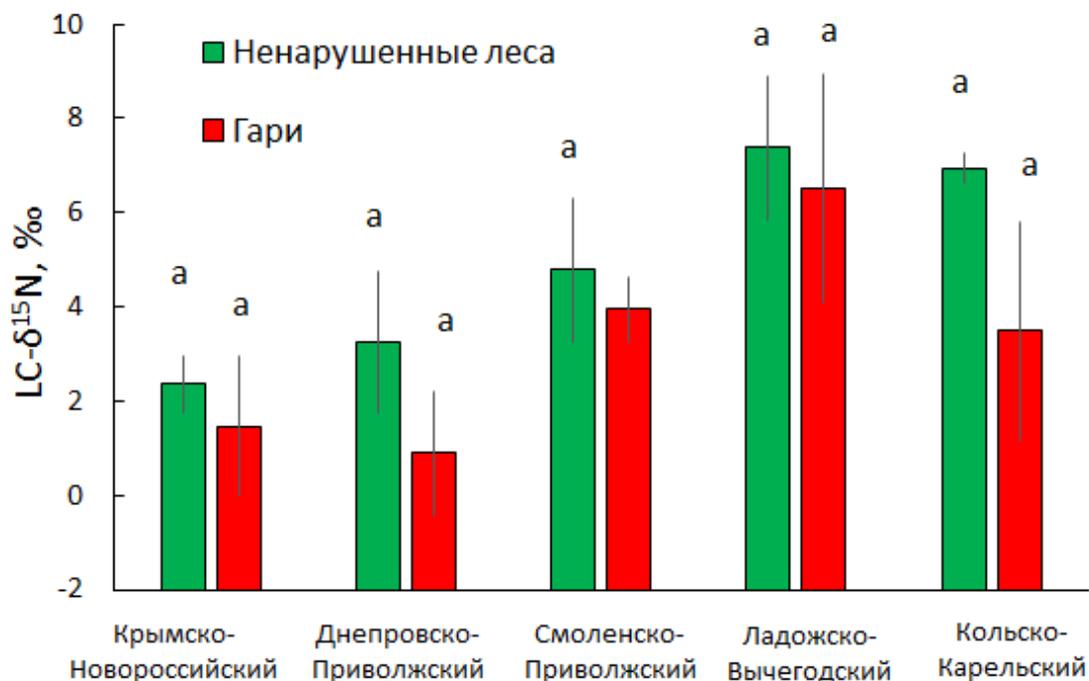


Рис. 5.11. $\Delta^{15}\text{N}$ (разница между хищниками и сапрофитами по значению $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) в ненарушенных лесах и на гарях в биомах (‰, среднее \pm SE, $n=4$).

Изотопный состав углерода и азота всех сапрофитов на гарях отличался от ненарушенных лесов. На гарях идет смещение в сторону увеличения содержания ^{13}C и ^{15}N у сапрофитов. Это происходит, вероятно, из-за различий в источнике их питания. На гарях практически полностью отсутствует старый опад, который уничтожается огнем. При этом свежий опад на гарях еще не успевает пройти обработку микроорганизмами, поэтому сапрофиты переключаются на другие источники питания, которые меньше подверглись действию пожара. В первую очередь это органическое вещество почвы, которое переработано почвенными микроорганизмами (Звягинцев и др., 2005; Schmidt et al. 2004). При этом известно, что при разложении количество ^{13}C увеличивается, поэтому по сравнению с свежим опадом в старом органическом веществе больше значение ^{13}C (Ågren et al., 1996; Boström et al., 2007). Соответственно, увеличение содержания ^{13}C , ^{15}N в опаде приводит к увеличению содержания этих изотопов у сапрофитов, питающихся опадом. У дождевых червей и мокриц в Крымско-Новороссийском биоме значение $\delta^{15}\text{N}$ было больше, чем у других сапрофитов. В Днепровско-Приволжском биоме у дождевых червей отмечено высокое содержание $\delta^{15}\text{N}$, которое было даже выше, чем у некоторых пауков в этом биоме. Это происходит потому, что пауки охотятся

преимущественно в подстилке, и их добыча состоит из первичных сапрофагов и фитофагов, которые слабо обогащены ^{15}N . При этом дождевые черви питаются переработанным микроорганизмами гумифицированным органическим веществом в почве, что может быть одной из причин их высокого обогащения ^{15}N (Oelbermann, Scheu, 2010; Larsen et al., 2016).

Установлено, что длина детритной пищевой цепи в зональных и эдафических вариантах экосистем на всем обследованном субмеридиональном трансекте не меняется на 5-6-летней гари и включает три трофических уровня по изотопному составу азота. Это можно объяснить тем, что в детритной цепи наблюдается высокое видовое разнообразие животных, которые, кроме того, обладают значительной пластичностью пищевого поведения (Anderson, 1975; Стриганова, 1980). Несмотря на воздействие пожара на почвенных сапрофагов и сокращение биомассы напочвенных маломобильных сапрофагов, это не приводит к значительным изменениям в детритной цепи на гарях, поскольку биомасса почвенных сапрофагов, а именно дождевых червей на гарях остается почти неизменной. В работе К.Б. Гонгальского (2018) показано, что поток углерода из детрита изменился незначительно на гарях, а доля бактерий выросла в общей биомассе микроорганизмов, что оказывает непосредственное влияние на почвенных животных, зависящих от бактериального звена. Несмотря на воздействие пожара на почвенных сапрофагов и сокращение биомассы напочвенных маломобильных сапрофагов, это не привело к значительным изменениям в детритной цепи на гарях, поскольку биомасса почвенных сапрофагов, а именно дождевых червей не сократилась после пожара. Дождевые черви остались как одни из основных сапрофагов в детритных цепях на гарях. При этом биомасса мобильных хищников также не сократилась после пожара, а за счет пищевой пластичности они смогли переключиться на других жертв, если их основной пищевой ресурс был сокращен.

Разница между хищниками и сапрофагами по значению $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$ в ненарушенных лесах и на гарях в биомах показала, что Крымско-Новороссийский оробiom достоверно отличался от Ладожско-Вычегодского и Кольско-Карельского биома.

Предположительно, это можно объяснить значительной разницей в почвах между биомами. В Крымско-Новороссийском биоме на исследованных участках были

дерново-карбонатные и коричневые почвы. Дерново-карбонатная почва образуется на почвообразующих породах с высоким содержанием карбонатов кальция, почвы обладают нейтральной реакцией гумусовых горизонтов, для них характерно высокое содержание гумуса, имеют хорошую оструктуренность почвенной массы. Коричневая почва формируется в условиях контрастного семиаридного климата, для них характерна высокая гумусированность верхних горизонтов, нейтральная реакция в гумусовом горизонте, оглинивание всей толщи почвы из-за непромывного типа водного режима. В Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах на исследованных участках преобладают подзолы. Эти почвы формируются во влажном и холодном климате на отложениях легкого гранулометрического состава, подзолы обладают кислой реакцией, низкой водоудерживающей способностью и бедны элементами питания, в их составе преобладает грубый гумус (Геннадиев, Глазовская, 2005; Национальный атлас почв, 2011).

Кроме того, в работе К.Б. Гонгальского (2018) показано, что содержание подвижного углерода и подвижного азота в почве зависит от географических условий. На исследованных участках в Крымско-Новороссийском биоме содержание подвижного углерода и подвижного азота в почве было меньше, чем в Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах. Запасы углерода в почве тоже различались в зависимости от биома, в Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах запасы углерода были ниже, чем в Крымско-Новороссийском биоме. Помимо количества углерода, который важен для понимания различий в детритной пищевой сети, также К.Б. Гонгальским показано, что биомасса бактерий и грибов также зависит от географических условий. При этом в Крымско-Новороссийском биоме был максимальным показатель запаса углерода в биомассе микроорганизмов, что также указывает на то, что детритная пищевая цепь в Крымско-Новороссийском биоме отличается от детритных пищевых цепей в Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах.

При этом в Ладожско-Вычегодском и Кольско-Карельском биомах разница между хищниками и сапрофагами по значению $LC-\delta^{15}N$ была максимальной по сравнению с другими биомами. В Кольско-Карельском биоме в ненарушенных лесах максимальное значение разницы между хищниками и сапрофагами по значению $LC-\delta^{15}N$, предположительно, связано с отсутствием сапрофагов. Кроме того, среднее

значение $\delta^{15}\text{N}$ для хищников здесь было высоким ($\text{LC-}\delta^{15}\text{N}= 7,7\%$). На горях в Ладожско-Вычегодском биоме была максимальная разница между хищниками и сапрофагами по значению $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$, что может быть связано с большим разнообразием хищников и наличием только одного сапрофага – дождевых червей. В результате действия пожара не происходит значимых изменений длины пищевой цепи, т.е. детритная пищевая цепь оказывается устойчивой к пирогенным нарушениям. За счет высокой насыщенности детритной пищевой цепи разнообразными таксонами сапрофагов и хищников влияние пожара было нивелировано.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пожары приводят к уничтожению большей части подстилки, снижению количества подвижного азота и углерода и уменьшению влагоудерживающей способности почв. Эти показатели на исследованных участках ненарушенных лесов и на горях отличаются недостоверно (Gongalsky et al., 2021). Однако, результаты РСА указывают на то, что биомасса напочвенных и почвенных сапрофагов зависит от этих факторов. Уничтожение подстилки приводит к сокращению пищевых ресурсов и в целом к созданию неблагоприятных условий для напочвенных сапрофагов, которые обитают в подстилке и зависят от ее количества, влажности и степени ее разложения (Стриганова, 2002; Ганин, 2005; Безкоровайная, 2007). Установлено, что на горях биомасса напочвенных сапрофагов меньше, чем в ненарушенных лесах, в отличие от биомассы других трофических групп почвенных беспозвоночных (Korobushkin et al., 2017).

Показатели биомассы почвенных сапрофагов в ненарушенных лесах почти не изменяются после пожара, и фиксируются на горях в тех же значениях. Выживаемость почвенных сапрофагов после пожара больше, чем напочвенных сапрофагов. Почвенные сапрофаги могут уйти глубже по почвенному профилю, а температура во время пожара в почве значительно меньше, чем на ее поверхности. Кроме того, на горях есть различия в трофическом положении сапрофагов. Предположительно, из-за уничтожения подстилки почвенные сапрофаги переключаются на органическое вещество почвы, что позволяет им не испытывать таких значительных потерь в пищевом ресурсе, как у напочвенных сапрофагов.

На горях в отличие от ненарушенных лесов нет ряда таксонов, специфических для зонального варианта экосистемы, а биомасса фитофагов больше. В результате

сообщества почвенной мезофауны гарей в разных зональных вариантах экосистем стали схожи по таксономическому составу.

На гарях действие пожара проявляется в изменении роли эдафических факторов и сглаживании различий между сообществами, несмотря на разные зональные условия (рис. 6.1.). Изменение функционального состава сообществ приводит к уменьшению скорости разложения подстилки. В свою очередь значительное накопление неразложившейся подстилки ведет к формированию пожароопасных условий, увеличивает вероятность возникновения повторного пожара, и снижает таким образом устойчивость лесного покрова.

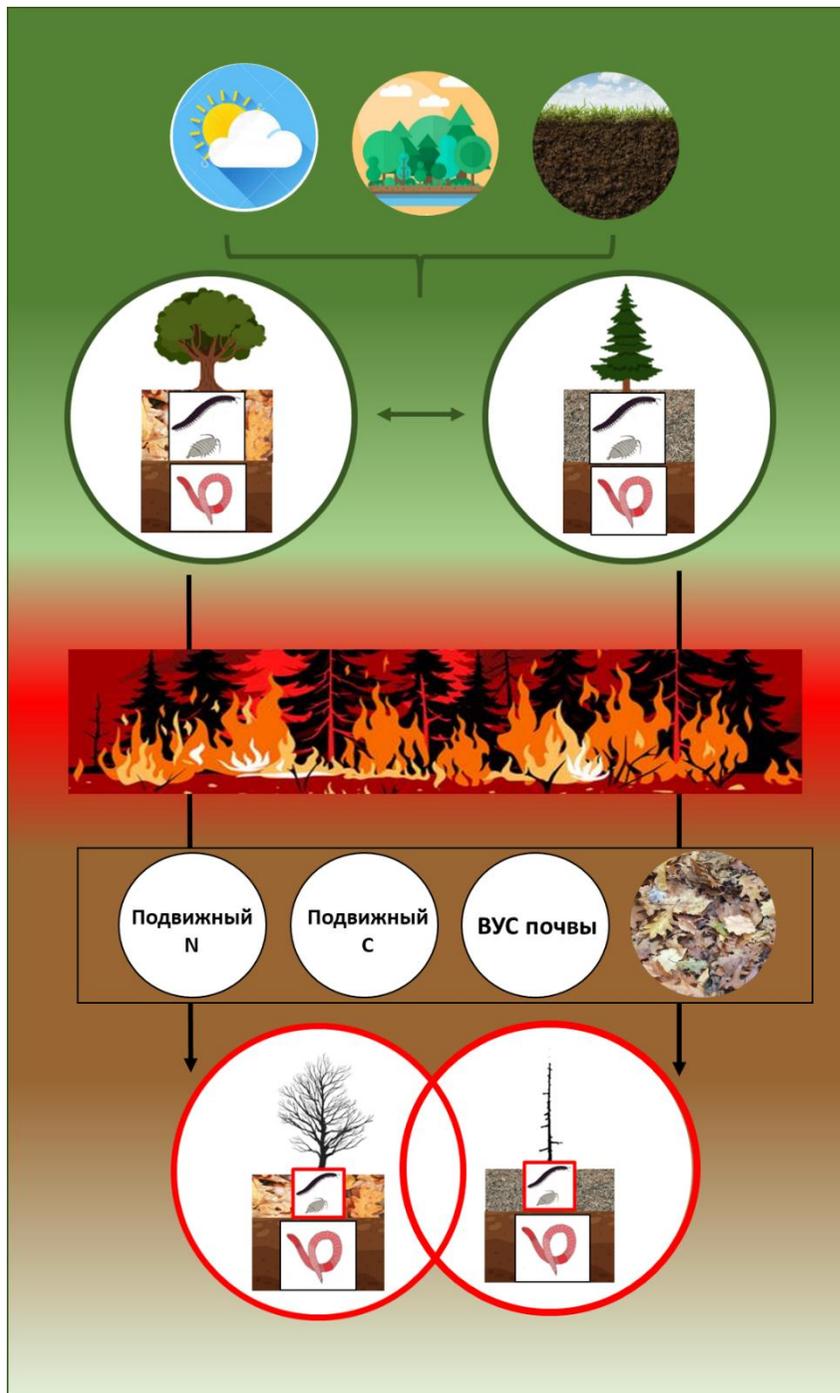
Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы:

1. Таксономическая структура сообществ почвенной мезофауны в ненарушенных лесах обследованных биомов включает 110 семейств, на гарях – 107 семейств. Коэффициент фаунистической общности между ненарушенными лесами и гарями составляет 78%. Средняя численность сообществ почвенной мезофауны в ненарушенных лесах составляет от 790 до 4997 экз/м², на гарях – от 414 до 1543 экз/м². Широтные закономерности изменения численности не выявлены. Средняя биомасса сообществ почвенной мезофауны в ненарушенных лесах варьирует от 0,4 до 6,6 г/м², на гарях – от 0,3 до 5,8 г/м². Биомасса достигает максимума в дубовых лесах, и уменьшается к северу от них.
2. Таксономическая структура, средняя численность и биомасса сообществ почвенной мезофауны ненарушенных лесов и гарей всех обследованных биомов не имеют достоверных отличий, что обусловлено восстановлением основных параметров почвенной мезофауны за период 5-6 лет после пожара.
3. В обследованных биомах средняя биомасса сапрофагов в ненарушенных лесах составляет от 0,03 до 4,8 г/м², на гарях – от 0,1 до 3,8 г/м². Средняя биомасса хищников в ненарушенных лесах составляет от 0,3 до 1,1 г/м², на гарях – от 0,2 до 1,2 г/м². Средняя биомасса фитофагов в ненарушенных лесах составляет от 0,8±0,5 до 0,05±0,02 г/м², на гарях – от 0,8±0,4 до 0,02±0,01 г/м². Максимальная биомасса сапрофагов и фитофагов зафиксирована в дубовых лесах, а хищников – в еловых лесах, к северу биомасса всех групп уменьшается.
4. Воздействие пожара нивелирует различия в таксономической структуре сообществ почвенной мезофауны во всех обследованных лесах. Показатели различия таксономической структуры почвенной мезофауны ненарушенных

- лесов обследованных биомов существенно превышают соответствующие показатели на горях. Максимальные различия ($d^2=32,19$) выявлены между ненарушенными лесами Крымско-Новороссийского оробиома и Смоленско-Приволжского биома, при том, что различия между горями в этих биомах значительно меньше ($d^2=5,19$).
5. В обследованных лесах обеднение таксономического состава сообществ после пожаров происходит за счет исчезновения некоторых сапрофагов (двух видов мокриц (*Isopoda*), трех видов двупарноногих многоножек (*Diplopoda*)), хищников (9 видов пауков (*Araneae*)) и миксофагов (одного вида личинок жуков-щелкунов (*Elateridae*)). На горях в Крымско-Новороссийском оробиоме исчезает 6 видов, максимальное число по сравнению с другими биомами. На горях увеличивается численность фитофагов: клопов (*Hemiptera*) – в 4 раза в Крымско-Новороссийском оробиоме, трипсов (*Thysanoptera*) – в 3 раза в Ладожско-Вычегодском биоме и Крымско-Новороссийском оробиоме, цикадок (*Cicadellidae*) – в 2–9 раз в Кольско-Карельском и Смоленско-Приволжском биомах. А дельфациды (*Delphacidae*) в Смоленско-Приволжском и Ладожско-Вычегодском биомах выявлены как специфические элементы послепожарных сообществ исключительно на горях. Широтные закономерности увеличения численности фитофагов не выявлены.
 6. Во всех изученных лесах максимально негативное влияние пожары оказывают на такую трофическую группу почвенной мезофауны как сапрофаги. После пожаров биомасса всех сапрофагов снижается с 1,4 до 1,0 г/м², в том числе напочвенных сапрофагов – с 0,5 до 0,1 г/м², напочвенных маломобильных сапрофагов – с 0,3 до 0,1 г/м². Повышенная уязвимость сапрофагов обусловлена тем, что во всех лесах пожар уничтожает их местообитание – подстилку, меняет количество подвижного азота и углерода, влагоудерживающую способность почв, от стабильности показателей которых сапрофаги экологически зависимы.
 7. На горях обследованных биомов действие пожара проявляется в изменении роли эдафических параметров и сглаживании различий между сообществами, несмотря на разные зональные условия. Изменение функционального состава сообществ приводит к уменьшению скорости разложения подстилки. В свою очередь значительное накопление неразложившейся подстилки ведет к

- формированию пожароопасных условий, увеличивает вероятность возникновения повторного пожара, и снижает таким образом устойчивость лесного покрова.
8. В обследованных биомах изотопный состав углерода и нормированного на опад азота сапрофагов на горях отличается от ненарушенных лесов из-за различий в источнике их питания. Различия в изотопном составе хищников в ненарушенных лесах и на горях отсутствуют, что указывает на неизменность спектра питания в условиях сохранения их трофической ниши. Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ сапрофагов составляет от -24,9 до -24,2 ‰ в ненарушенных лесах, и от -25,7 до -23,3 ‰ на горях. Среднее значение LC- $\delta^{15}\text{N}$ сапрофагов составляет от 3,5 до 4,9 ‰ в ненарушенных лесах, и от 3,9 до 8,1 ‰ на горях. Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ хищников составляет от -25,7 до -24,5 ‰ в ненарушенных лесах, и от -26,1 до -24,6 ‰ на горях. Среднее значение LC- $\delta^{15}\text{N}$ хищников составляет от 6,6 до 8,5 ‰ в ненарушенных лесах, и от 6,4 до 8,5 ‰ на горях.
 9. В пределах обследованных биомов основной состав хищников (пауки, губоногие многоножки) и сапрофагов (дождевые черви, тараканы, двупарноногие многоножки), входящих в детритную пищевую цепь, не изменяется после пожара. Как в ненарушенных лесах, так и на горях структура почвенной детритной пищевой цепи состоит из трех трофических уровней по изотопному составу азота.
 10. Длина детритной пищевой цепи на 5-6 летней гари не меняется, т.к. в детритную пищевую цепь входит большое количество видов почвенных животных, обладающих высокой пластичностью пищевого поведения. Максимальная разница по значению азота между соседними трофическими уровнями (сапрофагами и хищниками) выявлена в Ладожско-Вычегодском биоме (8 ‰ в ненарушенных лесах, 7 ‰ на горях), что может быть связано с разнообразием хищников (14 видов пауков и губоногих многоножек) и наличием только одного сапрофага - дождевого червя. Минимальная разница по значению азота – в Днепровско-Приволжском биоме (4 ‰ в ненарушенных лесах, 1 ‰ на горях), что вызвано тем фактом, что среди хищников было много мелких пауков, для которых среднее значение азота 4-6 ‰, а среди сапрофагов

– дождевых червей, которые по значению азота приближаются к мелким паукам.



Условные обозначения:

	сообщества почвенной мезофауны в ненарушенных широколиственных лесах
	сообщества почвенной мезофауны в ненарушенных хвойных лесах
	сообщества почвенной мезофауны на гарях на месте широколиственных лесов
	сообщества почвенной мезофауны на гарях на месте хвойных лесов
	пожар
	климатические параметры
	параметры растительности
	эдафические параметры
	подстилка
	напочвенные сапрофаги
	почвенные сапрофаги

Рис. 6.1. Схема влияния зональных факторов и пожара на сообщества почвенной мезофауны

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арнольди, К. В. Почвенная фауна средиземноморских местообитаний Северо-Западного Кавказа и ее значение для их характеристики / К.В. Арнольди, М.С. Гиляров // Зоол. Журн. – 1958. – Т.37. – Вып.6. – С. 801-819.
2. Бабьева, И. П. Практическое руководство по биологии почв / И.П. Бабьева, Н.С. Агре. – М.: Изд-во Московского университета, 1971. – 140 с.
3. Безкоровайная, И. Н. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных при низовых пожарах разной интенсивности / И.Н. Безкоровайная, Е.Н. Краснощекова, Г.А. Иванова // Изв. РАН. Сер. Биология. – 2007. – № 5. – С. 619-625.
4. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таусенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.
5. Биологический энциклопедический словарь / ред. М.С. Гиляров. – М.: БСЭ, 1986. – 649 с.
6. Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы. / Г. Н. Огуреева, Н. Б. Леонова, И.М. Микляева и др.; под ред. Г.Н. Огуреевой. – М.: ФГБУ ИГКЭ, 2020. – 623 с.
7. Бобров, А. А. К характеристике почвенной мезо- и нанофауны ненарушенных ельников Центрально-лесного государственного биосферного заповедника / А.А. Бобров, Е.Д. Коробов, Е.И. Дорофеева, С.Я. Трофимов // Вестн. МГУ. – сер. 17, Почвоведение. – 1994. – №4. – С. 44-52.
8. Бызова, Ю. Б. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю.Б. Бызова, М.С. Гиляров, В. Дунгер, А.А. Захаров, ЛС. Козловская, Г.А. Корганова, Г.П. Мазанцева, В.П. Мелецис, И. Прассе, Ю.Г. Пузаченко, Л.Б. Рыбалов, Б.Р. Стриганова. – М.: Наука, 1987. – 288 с.

9. Бызова, Ю. Б. Дыхание почвенных беспозвоночных / Ю.Б. Бызова. – М.: КМК, 2007. – 328 с.
10. Бызова, Ю. Б. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника / Ю.Б. Бызова, А.В. Уваров, В.Г. Губина и др. – М.: Наука, 1986. – 312 с.
11. Всеволодова-Перель, Т. С. О структуре почвенного населения дубрав на юге Среднерусской лесостепи / Т.С. Всеволодова-Перель, С.Э. Надточий // Экология. – 1992. – № 2. – С. 68-74.
12. Гельцер, Ю. Г. Биологическая активность лесных почв / Ю.Г. Гельцер, Т.Н. Камовникова // Генезис и экология почв Центральнолесного государственного заповедника. – М.: Наука, 1979. – С. 172-196.
13. Гиляров, М. С. Почвенные беспозвоночные как компоненты биоценозов / М.С. Гиляров // Журнал общей биологии. – 1965. – Т. 26. – №3.
14. Гиляров, М. С. Зоологический метод диагностики почв / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1965. – 280 с.
15. Гиляров, М. С. Методы количественного учета почвенной фауны / М.С. Гиляров // Почвоведение. – 1941. – №4. – С. 48-77.
16. Гиляров, М. С. Методы почвенно-зоологических исследований / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1975. – 274 с.
17. Гиляров, М. С. Жизнь в почве / М.С. Гиляров, Д.А. Криволицкий. – М.: Молодая гвардия, 1985. – 191 с.
18. Гиляров, М. С. Животное население почвы и его роль в создании почвенного плодородия / М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова // 100 лет генетического почвоведения. – М.: Наука, 1986. – С. 96-104.
19. Гиляров, М. С. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса / М.С. Гиляров, Ю.И. Чернов // Ресурсы биосферы (Итоги советских исследований по МБА). – Л.: Наука, 1975. – Т. 1. – С. 218-240.
20. Головач, С. И. Двупарноногие многоножки. / С.И. Головач. – М.: ВИНТИ, 1980. – 63 с.

21. Головянко, З. С. Образ жизни хрущей (*Melolontha hippocastani* и *Polyphylla fullo*) в Хреновском бору Воронежской губ. / З.С. Головянко // Труды по лесному опытному делу. – 1909. – 140 с.
22. Гонгальский, К. Б. Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных животных / К.Б. Гонгальский // Журн. общей биологии. – 2006. – №2 Т. 67. – С. 127-138.
23. Гонгальский, К. Б. Сокращение длины наземной детритной пищевой цепи при промышленном загрязнении (на примере Тульской области) / К.Б. Гонгальский, Ж.В. Филимонова, А.Ю. Горбунова и др. // Материалы Всероссийской конференции с элементами научной школы для молодежи "Экотоксикология" (30 сентября - 2 октября 2015 г.). – Тула: Тульский гос.университет, 2015. – С. 64-64.
24. Гонгальский, К. Б. Структурно-функциональная организация почвенной биоты после лесных пожаров: дис. ... д-ра биолог. наук: 03.02.08 / К.Б. Гонгальский. – М., 2018. – 334 с.
25. Гонгальский, К. Б. Лесные пожары и почвенная фауна / К.Б. Гонгальский. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 169 с.
26. Гонгальский, К. Б. Роль гетерогенности среды в восстановлении почвенной фауны после пожаров / К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев // Журн. Доклады Академии наук. – М.: Наука, 2016. – Т. 471, № 4. – С. 479-482.
27. Гонгальский, К. Б. Почвенная мезофауна субсредиземноморских экосистем полуострова Абрау (Северо-Западный Кавказ) / К. Б. Гонгальский, А. Д. Покаржевский, Ф. А. Савин // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 7. – С. 813-819.
28. Гонгальский, К. Б. Беспозвоночные животные бурых лесных почв Абрауского - полуострова. I. Численность и биомасса популяций / К.Б. Гонгальский, А.Д. Покаржевский, Ф.А. Савин, Ж.В. Филимонова. – в кн.: Биоразнообразие полуострова Абрау. – М.: ГФ МГУ, 2002. – 37-43с.
29. Гонгальский, К. Б. Влияние выпаса на пространственное микрораспределение почвенных животных в луговой степи Центрально-

- Черноземного заповедника / К.Б. Гонгальский, А.Д. Покаржевский, Ф.А. Савин // Аридные экосистемы. – 2005. – Т. 11. – С. 71-76.
30. Гончаров, А. А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем: дис. ... канд. биолог. наук: 03.02.08 / А.А. Гончаров. – Институт проблем экологии и эволюции. – 2014. – 177с.
31. Гончаров, А. А. Трофические цепи в почве / А.А. Гончаров, А.В. Тиунов // Журнал Общей Биологии. – 2013. Т. 74, № 6. – С. 450-462.
32. Государственный природный заповедник «Утриш». Атлас. Научные труды. – Анапа, 2013. – Т. 2.
33. Гришин, А. М. Теплофизика лесных пожаров / А.М. Гришин. – Томск: Изд. Томск. ун-та, 1994. – 218 с.
34. Грюнталь, С. Ю. Почвенная мезофауна таежных буроземов / С.Ю. Грюнталь // журн. Почвоведение. – 2009. – №11. – С. 1374-1382.
35. Добровольский, Г. В. Структурно-функциональная организация почвенной биоты в ненарушенном ельнике южной тайги (на примере ЦЛГБЗ) / Г.В. Добровольский, А.А. Бобров, А.В. Головченко, Е.И. Дорофеева и др. // Известия Академии наук, сер. Биолог. – 1997. – № 4. – С. 484-494.
36. Добровольский, Г. В. Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / Г.В. Добровольский, И.П. Бабьева, Л.Г. Богатырев и др. / Отв. ред. Г.В. Добровольский. – М.: Наука, 2003. – 364 с.
37. Добровольский, Г. В. Почвенно-экологический мониторинг и биоразнообразие. / Г.В. Добровольский, Д.С. Орлов, Б.Р. Стриганова // Мониторинг биоразнообразия. – М.: РАН, 1997. – С. 43-49.
38. Добровольский, Г. В. Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов (отв. ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 273 с.
39. Долин, В. Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР / В.Г. Долин. – Киев: Урожай, 1978. – 124 с.

40. Дорохов, К. В. Изменение видового состава и популяционной структуры почвенной мезофауны в результате низовых пожаров и рубок леса / К.В. Дорохов, В.П. Шелуха // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2014. – № 4 (24). – С. 31-47.
41. Емец, В. М. Мониторинг разнообразия почвенной фауны на реакционно используемых и заповедных территориях (первый уровень) / В.М. Емец. – Воронеж, 2002. – 66 с.
42. Зайцев, А. С. Картографический анализ разнообразия панцирных клещей (Acariiformes, Oribatida) равнинной части Европейской территории России: дис. ... канд. географ. наук: 25.00.23 / А.С. Зайцев. – М., 2002. – 182 с.
43. Зайцев, А. С. Снижение уровня функционирования почвенных пищевых сетей после пожаров на примере бореальных лесов Центральной России / А.С. Зайцев, К.Б. Гонгальский, Д.И. Коробушкин, К.О. Бутенко, И.А. Горшкова, А.А. Рахлеева, Р.А. Сайфутдинов, Н.В. Костина, С.В. Шахаб, Т.Е. Язрикова // В жур. Сибирский экологический журнал. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2017. – № 3. – С. 321-331.
44. Залесов, А. С. Классификация лесных пожаров: метод. указания по курсу "Лесная пирология" для самостоят. работы студентов очной и заоч. форм обучения: направление 250200 "Лесное хоз-во и ландшафт. стр-во", 250100 "Лесное дело" : специальности 250201, 250203 / А.С. Залесов; Урал. гос. лесотехн. ун-т, Каф. лесоводства. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2011. – 14 с.
45. Залеская, Н. Т. Определитель многоножек-костянок СССР / Н.Т. Залеская. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
46. Залеская, Н. Т. Губоногие многоножки (Chilopoda) / Н.Т. Залеская, Л.П. Титова // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. – 1980. – Т. 7. – С. 63-131.
47. Залеская, Н. Т. Фауна мокриц (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea) Москвы и Московской области / Н.Т. Залеская, П.Б. Рыбалов // Почвенные беспозвоночные Московской области: сб. ст. – М.: Наука, 1982. – С. 123-154.

48. Захаров, А. А. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья / А.А. Захаров, Ю.Б. Бызова, А.В. Уваров и др. – М.: Наука, 1989. – 233 с.
49. Звягинцев, Д. Г. Биология почв / Д.Г. Звягинцев, И.П. Бабьева, Г.М. Зенова. – М.: Изд-во Московского университета, 2005. – 446 с.
50. Зенкова, И. В. Пионерная фауна отвалов нефелин-содержащих пород / И.В. Зенкова, В.В. Калмыкова, А.А. Лисковая // Почвоведение. – 2009. – № 8. – С. 962-969.
51. Зенкова, И. В. Динамика параметров мезофауны в природных подзолах Кольского полуострова / И.В. Зенкова // Кольский полуостров на пороге третьего тысячелетия: проблемы экологии. – Сб. ст. – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. – С. 107-118.
52. Огуреева, Г. Н. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных стран. Пояснительный текст и легенда карты. / Г.Н. Огуреева, И.М. Микляева, И.Н. Сафронова, Т.К. Юрковская. – М.: ЭКОР Москва, 1999. – 64 с.
53. Ильина, В. Н. Некоторые причины и итоги лесных пожаров на территории европейской части Российской Федерации в 2010 году / В.Н. Ильина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2012. – Т. 21, № 2. – С. 175-183.
54. Исаченко, А. Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование / А.Г. Исаченко. – М.: Высш. шк., 1991. – 366 с.
55. Казеев, К. Ш. Почвенный покров государственного заповедника «Утриш» / К.Ш. Казеев, С.И. Колесников, О.Н. Быхалова, П.А. Дмитриев, К.О. Янкина // В сборнике: Охрана биоты в государственном природном заповеднике "Утриш" Научные труды. – Государственный природный заповедник «Утриш». – Майкоп, 2015. – С. 17-44.
56. Казеев, К. Ш. Биологическая диагностика экологического состояния почв мониторинговых площадок заповедника «Утриш» / К.Ш. Казеев, М.П. Черникова, С.И. Колесников, Ю.В. Акименко, Ю.С. Козунь, В.С.

- Полувянова, О.Н. Быхалова // Известия вузов. Северо-кавказский регион. Естественные науки. – 2016. – № 1. – С. 61-65.
57. Огуреева, Г. Н. Карта "Биомы России" в серии карт природы для высшей школы. (1:7 500 000) / Г.Н. Огуреева, Н.Б. Леонова, Л.Г. Емельянова и др. – 2-е изд., перераб. и доп. – Всемирный фонд дикой природы (WWF). Электронная версия: <https://wwf.ru/what-we-do/bio/biomy-rossii/> Москва, 2018.
58. Шишов, Л. Л. Классификация и диагностика почв России / Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. – Смоленск: Ойкумена, 2004. – 342 с.
59. Козлов, М. В. Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными / М.В. Козлов // Журнал общей биологии. – 2003. – Т.64. – № 4. – С.292-307.
60. Количественные методы в почвенной зоологии / Под ред. Гилярова М.С., Стригановой Б.Р. – М.: Наука, 1989. – 288 с.
61. Огуреева, Г. Н. Концепция региональных биомов в биоэкологическом картографировании / Г.Н. Огуреева, А.К. Даниленко, Т.В. Котова и др. // География и окружающая среда. – Наука СПб, 2003. – С.626-644.
62. Коробов, Е. Д. Распределение почвообитающих беспозвоночных в связи со структурой почвенного покрова в южной подзоне тайги / Е.Д. Коробов // Генезис и экология почв Центрально-Лесного государственного заповедника. М.: Наука, 1979. – С.237-248.
63. Краснощекова, Е. Н. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных под воздействием пожаров в среднетаежных сосняках Енисейской равнины: автореферат диссертации кандидата биологических наук: 03.00.16, 06.03.03 2009, Красноярск.
64. Криволицкий, Д. А. Морфо-экологические типы панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) / Д.А. Криволицкий // Зоол. журн. Т. XLIX. Вып. 8. 1965. – С.1176-1189.
65. Криволицкий, Д. А. Введение в биогеоценологию: Учебн. Пособие / Д.А. Криволицкий, А.Д. Покаржевский. М.: МГУ, 1990. –105 с.

66. Кудряшева, И. В. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) лесов низовьев Онеги / И.В. Кудряшов // Почвенная фауна Северной Европы. М.: Наука, 1987. – С. 39-50.
67. Кудряшева, И. В. Численность и биомасса (весовая и энергетическая оценки) почвообитающих беспозвоночных в широколиственном лесу / И. В. Кудряшева // Журнал общей биологии. – 1973. – XXXIV. – № 3. – С. 417-424.
68. Кузнецова, Н. А. Новые подходы к оценке структурной организации сообществ коллембол (Hexapoda: Collembola) / Н.А. Кузнецова // Экология. – 2003. – № 4. – С. 281-288.
69. Кулешова, Л. В. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) / Л.В. Кулешова, В.Н. Коротков, Н.А. Потапова, О.И. Евстигнеев, А.Б. Козленко, О.М. Русанова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1996. – Вып. 4. – С. 3-15.
70. Курбатский, Н. П. О классификации лесных пожаров. / Н.П. Курбатский // Лесное хоз-во. – 1970. – № 3, С. 68-73.
71. Курчева, Г. Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков / Г.Ф. Курчева. – М.: Наука, 1971. – 156 с.
72. Лаверов, Н. П. «Дистанционное зондирование Земли из космоса» / Н.П. Лаверов, 25 января 2013, Москва, ИКИ РАН Конференция, посвященная 80-летию академика Сагдеева Роальда Зиннуровича.
73. Локшина, И. Е. Определитель двупарноногих многоножек *Diplopoda* равнинной части европейской территории СССР / И.Е. Локшина. – М.: Наука, 1969. – 79 с.
74. Мамаев, Б. М. Определитель насекомых по личинкам / Б.М. Мамаев. – М.: Просвещение, 1972. – 400 с.
75. МГЭИК, 2014: Изменение климата, 2014 г.: Обобщающий доклад. Вклад Рабочих групп I, II и III в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата [основная группа авторов, Р.К. Пачаури и Л.А. Мейер (ред.)]. МГЭИК, Женева, Швейцария, 163 с.

76. Мелехов, И. С. Природа леса и лесные пожары / И.С. Мелехов. – Архангельск: ОГИЗ, 1947. – 60 с.
77. Михайлов, К. Г. Общая арахнология. Краткий курс. Часть 1. Введение. Малые отряды / К.Г. Михайлов. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. – 72 с.
78. Мордкович, В. Г. Влияние пожара на население педобионтов березово-осинового колка южной лесостепи Западной Сибири / В. Г. Мордкович, О. Г. Березина // Евраз. энтомол. журн. – 2009. – Т. 8. – С. 279-283.
79. Мордкович, В. Г. Проблема лесных пожаров и пирогенных сукцессий сообществ почвенных членистоногих в Сибири / В. Г. Мордкович, И. И. Любечанский, О. Г. Березина // Сиб. экол. журн. – 2007. – Т. 14. – С. 169-181.
80. Мохов, И. И. Особенности формирования летней жары 2010 г. на европейской территории России в контексте общих изменений климата и его аномалий / И.И. Мохов // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 2011. – Т. 47, № 6. – С. 709-716.
81. Национальный атлас почв Российской Федерации / гл. ред. С.А. Шоба. – М.: Астрель АСТ, 2011. – 632с.
82. Негроров, О. П. К изучению мезофауны катены Усманского бора Воронежской области / О.П. Негроров, А.П. Щербаков А, В.В. Говоров // Экология. – 2003. – № 1 (10). – С. 9-14.
83. Огуреева, Г. Н. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий / Г.Н. Огуреева, М.В. Бочарников // Экосистемы: экология и динамика. – 2017. – Т. 1, № 2. – С. 52-81.
84. Огуреева, Г. Н. Карта "Биомы России" и ее роль в совершенствовании экологического образования и природоохранной деятельности / Г.Н. Огуреева, Т.В. Котова // Материалы Международной конференции Устойчивое развитие территорий: картографо-геоинформационное обеспечение. – Белгород, 2014. – Т. 23. – С. 562-571.

85. Огуреева, Г. Н. Экологическое картографирование. Биогеографические подходы / Г.Н. Огуреева, Т.В. Котова, Л.Г. Емельянова. – М.: Географический ф-т МГУ, 2010. – 160 с.
86. Огуреева, Г. Н. Биоразнообразие оробиомов Северного Кавказа на карте Биомы России / Г.Н. Огуреева // В журнале Юг России: экология, развитие. – Махачкала: Камертон, 2016. – Т. 11. – № 1. – С. 21-34.
87. Огуреева, Г. Н. Ботаническое разнообразие степных биомов России / Г.Н. Огуреева, И.М. Микляева // Степи Северной Евразии. Материалы VII международного симпозиума. – Оренбург: ПД "Димур", 2015. – С. 70-72.
88. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т.1. – 325 с.; Т. 2. – 373 с.
89. Определитель обитающих в почве личинок насекомых / под ред. М.С. Гилярова. – М.: Наука, 1964. – 920 с.
90. Панцирные клещи / под ред. Д.А. Криволицкого. – М.: Наука, 1995. – 224 с.
91. Перель, Т. С. Жизненные формы Lumbricidae / Т.С. Перель // Журнал общей биологии. – 1975. – № 36. – С. 189-202.
92. Перель, Т. С. Жизненные формы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) / Т. С. Перель // журн. общ. биол. – 1975. – Вып. 36, № 2. – С. 189-202.
93. Перель, Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель; отв. ред. М. С. Гиляров. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
94. Петрушина, М. Н. Ландшафтная структура юга полуострова Абрау / М.Н. Петрушина; под ред. А.Н. Иванова, О.А. Леонтьевой, Е.Г. Сусловой // Природа полуострова Абрау (ландшафты, растительность и животное население). – Географический факультет МГУ Москва, 2000. – С. 15-25.
95. Петрушина, М. Н. Ландшафтные исследования в заповеднике "Утриш" / М.Н. Петрушина, К.А. Мерекалова // Наземные и прилегающие морские экосистемы полуострова Абрау: структура, биоразнообразие и охрана. Научные труды. – М.: ИП И. В. Казенин, 2017. –Т.4. – С. 43-67.

96. Покаржевский, А. Д. Геостатистический анализ сообществ почвенных животных на границе двух растительных ассоциаций в степи Центрально-Черноземного заповедника / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский // Аридные экосистемы. – 2007. – Т. 13(32). – С. 5-18.
97. Покаржевский, А. Д. Пищевая сеть и ее структура / А.Д. Покаржевский, Д.А. Криволицкий; под ред. А.Д. Покаржевского, К.Б. Гонгальского, А.С. Зайцева // Методы оценки структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей. Методическое руководство.– М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2003. – С. 8-16.
98. Полевой определитель почв России. – М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. – 182 с.
99. Потапова, Н. А, Население почвенных беспозвоночных в лесных сообществах Костомукшского заповедника / Н.А. Потапова // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сборник научных трудов. – М.: ВНИИприрода, 1989. – С. 152-157.
100. Потапова, Н.А. Послепожарная сукцессия почвенных беспозвоночных (мезофауна) – 20 лет наблюдений в Окском заповеднике / Н.А. Потапова, А.В. Уваров // Проблемы почвенной зоологии. – Москва, 2002. – С. 142-143.
101. Потоцкая, В.А. Морфо-экологические типы личинок Staphyloidea (Coleoptera) / В.А. Потоцкая // Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. – М.: Наука, 1982. – С. 37-58.
102. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника / отв. ред. Гиляров М. С. – М.: Наука, 1986. – 312 с.
103. Пузаченко, Ю. Г. Экологическая дифференциация грызунов сезонновлажных тропических лесов северного Вьетнама / Ю.Г. Пузаченко, Г.В. Кузнецов // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77, № 1. – С. 117-132.
104. Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Ред. А.Н. Громцев, С.П.Китаев, В.И. Крутов, О.Л.Кузнецов, Т.Линдхольм, Е.Б. Яковлев. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. – 262 с.

105. Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / отв. ред. Добровольский Г.В. – М.: Наука, 2002. – 364с.
106. Рыбалов, Л. Б. Разнообразие почвенной мезофауны в северотаежных биогеоценозах бассейна реки Каменная (Карелия) / Л.Б. Рыбалов, И.О. Камаев // Известия РАН. Серия биологическая, 2011. – № 4. – С. 403-412.
107. Рыбалов, Л. Б. Структурно-функциональная организация населения почвенной мезофауны болот и заболоченных лесов северо-западной Карелии / Л.Б. Рыбалов, И.О. Камаев // Почвоведение. – 2011. – № 11. – С. 1344-1354.
108. Савин, Ф. А. Распределение крупных почвенных беспозвоночных и его связь с некоторыми почвенными параметрами / Ф.А. Савин, А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский // Почвоведение. – 2007. – № 1. – С. 74-79.
109. Сайфутдинов, Р. А. Таксоцены ногохвосток (Hexapoda: Collembola) в почвах, нарушенных катастрофическими и хроническими воздействиями (на примере лесных пожаров и рисоводства): дис. ... канд. биолог. наук: 03.02.04 / Р.А Сайфутдинов. – Казань, 2019. – 144 с.
110. Северцов, С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С.А. Северцов. – Москва; Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1941. – 316 с.
111. Сент-Илер, К. К. Наблюдение над фауной почвы окрестностей г. Воронежа / К.К. Сент-Илер // Тр. ВГУ. – 1938. – Т. 10. – Вып. 3. – С. 37-62.
112. Стебаева, С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) / С.К. Стебаева // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49. – № 10. – С. 1437-1454.
113. Стриганова, Б. Р. Адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса / Б.Р. Стриганова // Почвоведение. – 1996. – №6. – С. 714-721.
114. Стриганова, Б. Р. Зональные тренды динамики разнообразия животного населения почв / Б.Р. Стриганова // Динамика разнообразия животного мира. – Москва: ИПЭЭ РАН, 1997. – С. 25-34.
115. Стриганова, Б. Р. Изучение разнообразия животного населения в зональных климатических градиентах с использованием трансектного метода / Б.Р.

- Стриганова, В.Е. Соколов // Известия РАН, серия биол. – 1998. – № 4. – С.422-427.
116. Стриганова, Б. Р. Питание почвенных сапрофагов / Б.Р. Стриганова. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
117. Стриганова, Б. Р. Почвенные беспозвоночные и энтомофауна / Б.Р. Стриганова // Российский европейский трансект. – М.: ИПЭЭ, 1996. – С. 38-44.
118. Стриганова, Б. Р. Структура и функции сообществ почвообитающих животных / Б. Р. Стриганова // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. – М.: Наука, 2003. – С. 151-174.
119. Стриганова, Б. Р. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины / Б.Р. Стриганова, Н.П. Порядина. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 234 с.
120. Стриганова, Б. Р. Распределение почвообитающих беспозвоночных в лесных почвах Воронежской области / Б. Р. Стриганова // Проблемы почвенной зоологии: Матер. II Всесоюз. совещ. – 1966. – С. 132-133.
121. Сывороткин, В. Л. Глубинная дегазация, озоновый слой и природные пожары в европейской России летом 2010 года / В.Л. Сывороткин // Пространство и Время. – 2010. – № 2(2). – С. 175-182.
122. Тиунов, А. В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: Дис. ... докт. биол. наук. – Москва, 2007. – 284 с.
123. Тиунов, А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях / А.В. Тиунов // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. – №4. – С.475-489.
124. Трофимов, С. Я. Почвы и биоразнообразие: анализ взаимного влияния / С.Я. Трофимов, А.А. Бобров, Е.И. Дорофеева // В сборнике: Роль почв в биосфере: Труды Института почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова и РАН / под ред. Г.В Добровольского и С.Я. Трофимова. – М.: Изд. Института почвоведения МГУ-РАН; Тула: Гриф и К, 2004. – Вып. 4. Почвы и биоразнообразие. – 237 с.

125. Ухова, Н. Л. Численность и структура населения почвенной мезофауны в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом и его гари / Н.Л. Ухова // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России, материалы научно-практической конференции, посвящённой 70-летию Окского государственного природного биосферного заповедника. Сер. "Труды Окского государственного природного биосферного заповедника". – 2005. – С. 521-527.
126. Физико-географический атлас мира. – М.: Академия наук СССР и главное управление геодезии и картографии ГГК СССР, 1964. – 298 с.
127. Физико-географическое районирование СССР. Характеристика региональных единиц. / Под ред. проф. Н. А. Гвоздецкого. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. – 576 с.
128. Хёфс, Й. Геохимия стабильных изотопов / Й. Хёфс. – М.: Мир, 1983. – 200 с.
129. Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю.И. Чернов. – М: Мысль, 1975. – 222 с.
130. Чернова, Н. М. Общие особенности структуры населения ногохвосток лесных почв / Н.М. Чернова, Н.А. Кузнецова // Экология микроартропод лесных почв. – М.: Наука, 1988. – С. 5-24.
131. Чернова, Н. М. Общая экология / Н.М. Чернова, А.М. Былова. – М.: 2004. – 416 с.
132. Шарова, И. Х. Жизненные формы жуков (Coleoptera, Carabidae) / И.Х. Шарова. – М.: Наука, 1981. – 283 с.
133. Швиденко, А. З. Климатические изменения и лесные пожары в России / А.З. Швиденко, Д.Г. Щепаченко // Лесоведение. – 2013. – № 5. – С. 50-61.
134. Эколого-фаунистические исследования центральной лесостепи Европейской части СССР / отв. ред. Забродин В.А. – Сб. научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М.: 1984. – 157 с.

135. Aaltonen, H. Forest fires in Canadian permafrost region: the combined effects of fire and permafrost dynamics on soil organic matter quality / Aaltonen H., Köster K., Köster E. et al. // *Biogeochemistry*. – 2019 – Vol. 143. – P. 257–274.
136. Agren, G. I. Isotope discrimination during decomposition of organic matter: a theoretical analysis. / Agren, G. I., Bosatta, E. & Balesdent, J. // *Soil Science Society of America Journal*. – 1996. – Vol. 60. – P. 1121–1126.
137. Anderson J.M. The enigma of soil animal species diversity / *Progress in soil zoology* [ed. J. Vanek]. Prague: Academia, 1975. – P.51-58.
138. Anderson, J. M. Improvements in the gelatine-embedding technique for woodlands soil and litter samples. / Anderson, J.M. & Healey, I.N. // *Pedobiologia*. – 1970. – Vol.8. – P.108-120.
139. Andersson, G. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. / Andersson G., Meidell B.A., Scheller U., Winqvist J-Å, Osterkamp Madsen M., Djursvoll P., Budd G., Gärdenfors U. *Mångfotingar Myriapoda*. – Uppsala: ArtDatabanken, SLU, 2005. – 351 p.
140. Auclerc, A. Decadal post-fire succession of soil invertebrate communities is dependent on the soil surface properties in a northern temperate forest. / Auclerc A., Le Moine J.M., Hatton P.J., Bird J.A., Nadelhoffer K.J. // *Sci Total Environ*. – 2019. – Vol.647. – P.1058-1068.
141. Bardgett, R. D. The biology of soil: a community and ecosystem approach / Bardgett R. D. – Oxford University Press. – 2005. – 256 p.
142. Barrios, E. Soil biota, ecosystem services and land productivity. / Barrios E. // *Ecol. Econ*. – 2007. – Vol.64. – P. 269–285.
143. Begon, M. Ecology: Individuals, Populations and Communities. / Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. – Blackwell Science, 1996. – 1068 p.
144. Birkhöfer, K. Regional conditions and land-use alter the potential contribution of soil arthropods to ecosystem services in grasslands / Birkhöfer K., Dietrich C., John K., Schorpp Q., Zaitsev A.S., Wolters V. // *Front. Ecol. Evolut*. – 2016. – Vol.3. – P.1-11.
145. Błońska, E., Bednarz, B., Kacprzyk, M., Piaszczyk, W., & Lasota, J. Effect of scots pine forest management on soil properties and carabid beetle occurrence

- under post-fire environmental conditions-a case study from Central Europe // Forest Ecosystems. – 2020. – V. 7. – №. 1. – P. 1-12.
146. Bond, W.J. The global distribution of ecosystems in a world without fire. / Bond W.J., Woodward F.I., Midgley G.F. // New Phytologist. – 2005. Vol.165. – P.525–537.
147. Bostrom, B. Isotope fractionation and ^{13}C enrichment in soil profiles during the decomposition of soil organic matter. / Bostrom B., Comstedt D. & Ekblad A. // Oecologia. – 2007. – Vol.153. – P. 89-98.
148. Brennan, K. E., Christie, F. J., & York, A. Global climate change and litter decomposition: more frequent fire slows decomposition and increases the functional importance of invertebrates // Global Change Biology. – 2009. – V. 15. – №. 12. – P. 2958-2971.
149. Brookes, P. C. Chloroform fumigation and release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen / Brookes P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S. // Soil Biol. Biochem. – 1985. – V. 17. – P. 837–842.
150. Buckingham, S., Murphy, N., & Gibb, H. Effects of fire severity on the composition and functional traits of litter-dwelling macroinvertebrates in a temperate forest //Forest Ecology and Management. – 2019. – V. 434. – P. 279-288.
151. Buddle, C. M., Spence, J. R., & Langor, D. W. Succession of boreal forest spider assemblages following wildfire and harvesting. / Buddle, C. M., Spence, J. R., & Langor, D. W. // Ecography. – 2000. – Vol. 23. – №. 4. – P. 424-436.
152. Bugledich, E.-M.A., Cranston, P.S. & Martin, J. Psychodidae. / In: Bugledich, E.-M.A. (Ed.) Diptera: Nematocera; Zoological Catalogue of Australia Vol. 30.1. – CSIRO Publishing Melbourne. – 1999. – P. 112-158.
153. 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 and Biochemistry. – 2017. – V. 109. – P. 107-117.
154. Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet

- reconstruction //Journal of Applied Ecology. – 2009. – V. 46. – №. 2. – P. 443-453.
155. Certini, G., Moya, D., Lucas-Borja, M. E., & Mastrodonato, G. The impact of fire on soil-dwelling biota: A review //Forest Ecology and Management. – 2021. – V. 488. – P. 118989.
156. Chertov, O. G., Komarov, A. S., Gryazkin, A. V., Smirnov, A. P., & Bhatti, D. S. Simulation modeling of the impact of forest fire on the carbon pool in coniferous forests of European Russia and Central Canada //Contemporary Problems of Ecology. – 2013. – V. 6. – №. 7. – P. 727-733.
157. Coleman D.C., Crossley D.A., Hendrix P.F. Fundamentals of Soil Ecology. / Coleman D.C., Crossley D.A., Hendrix P.F. – Academic Press, 2004. – 370 p.
158. Crotty, F. V., Blackshaw, R. P., Adl, S. M., Inger, R., & Murray, P. J. Divergence of feeding channels within the soil food web determined by ecosystem type //Ecology and Evolution. – 2014. – V. 4. – №. 1. – P. 1-13.
159. Crowther, T. W., Van den Hoogen, J., Wan, J., Mayes, M. A., Keiser, A. D., Mo, L., ... & Maynard, D. S. The global soil community and its influence on biogeochemistry //Science. – 2019. – V. 365. – №. 6455. – P. eaav0550.
160. Crutzen P. J., Goldammer J. G. Fire in the Environment //The ecological, atmospheric. – 1993. – 416 p.
161. DeBano L. F., Neary D. G., Ffolliott P. F. Fire effects on ecosystems. – John Wiley & Sons, 1998. – 333 p.
162. Death R. G., Zimmermann E. M. Interaction between disturbance and primary productivity in determining stream invertebrate diversity //Oikos. – 2005. – V. 111. – №. 2. – P. 392-402.
163. Díaz S. et al. Functional diversity—at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters //Terrestrial ecosystems in a changing world. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2007. – P. 81-91.
164. Didden W.A.M. Ecology of terrestrial Enchytraeidae // Pedobiologia. – 1993. – V. 37. – №. 1. – P. 2-29.

165. Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B., & Brose, U. Unravelling the complex structure of forest soil food webs: higher omnivory and more trophic levels // *Oikos*. – 2014. – V. 123. – №. 10. – P. 1157-1172.
166. Dindal D.L. (Ed.). *Soil Biology Guide*. / John Wiley & Sons, New York, 1990. – 1376 p.
167. Dixon R. K., Krankina O. N. Forest fires in Russia: carbon dioxide emissions to the atmosphere // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1993. – V. 23. – №. 4. – P. 700-705.
168. Edwards C. A. The assessment of populations of soil-inhabiting invertebrates // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. – 1991. – V. 34. – №. 1-4. – P. 145-176.
169. Eitzinger B. *Molecular Analysis of Centipede Predation*. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen. Göttingen, 2013. – 145 p.
170. *European Atlas of Soil Biodiversity* - edited by Jeffery, S., Gardi, C., Jones, A., Montanarella, L., Marmo, L., Miko, L., Ritz, K., Peres, G., Römbke, J. & van der Putten, W. European Union, 2010. – 128 pp.
171. 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 pp.
172. Fenton G. R. The soil fauna: with special reference to the ecosystem of forest soil // *The Journal of Animal Ecology*. – 1947. – P. 76-93.
173. Filkov, A. I., Ngo, T., Matthews, S., Telfer, S., & Penman, T. D. Impact of Australia's catastrophic 2019/20 bushfire season on communities and environment. Retrospective analysis and current trends // *Journal of Safety Science and Resilience*. – 2020. – V. 1. – №. 1. – P. 44-56.
174. Flynn D.F.B., Mirotnick N., Jain M., Palmer M.I., Naeem, S. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships // *Ecology*. – 2011. – V.92. – P. 1573-1581.

175. Fultz L. M. et al. Forest wildfire and grassland prescribed fire effects on soil biogeochemical processes and microbial communities: Two case studies in the semi-arid Southwest // *Applied Soil Ecology*. – 2016. – V. 99. – P. 118-128.
176. *Fundamentals of soil ecology* / David Coleman Mac Callaham D. Crossley, Jr. 3rd Edition, Academic Press, 2018. – 376 p.
177. Gandhi, K. J., Spence, J. R., Langor, D. W., & Morgantini, L. E. Fire residuals as habitat reserves for epigaeic beetles (Coleoptera: Carabidae and Staphylinidae) / Gandhi, K. J., Spence, J. R., Langor, D. W., & Morgantini, L. E. // *Biological Conservation*. – 2001. – V. 102. – №. 2. – P. 131-141.
178. Garnier E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession // *Ecology*. – 2004. – V. 85. – №. 9. – P. 2630-2637.
179. Gibb Timothy J. *Contemporary Insect Diagnostics: The Art and Science of Practical Entomology*. Academic Press, 1 edition, 2014. – 345 p.
180. *Global Soil Biodiversity Atlas*. Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., Chotte J-L., De Deyn G.B., Eggleton P., Fierer N., Fraser T., Hedlund K., Jeffery S., Johnson N.C., Jones A., Kandeler E., Kaneko N., Lavelle P., Lemanceau P., Miko L., Montanarella L., Moreira F.M.S., Ramirez K.S., Scheu S., Singh B.K., Six J., van der Putten W.H., Wall D.H. *Global Soil Biodiversity Atlas* // European Commission, Publications Office of the European Union. Luxembourg. 2016. – 176 pp.
181. Goldammer J. G., Furyaev V. V. Fire in ecosystems of boreal Eurasia: ecological impacts and links to the global system // *Fire in ecosystems of Boreal Eurasia*. – Springer, Dordrecht, 1996. – P. 1-20.
182. Gongalsky K. B. *Soil macrofauna: Study problems and perspectives* / K. B. Gongalsky // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2021. – V. 159. – P. 108-281.
183. Gongalsky, K. B., Pokarzhevskii, A. D., Filimonova, Z. V., & Savin, F. A. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north–south gradient in Russia // *Applied Soil Ecology*. – 2004. – V. 25. – №. 2. – P. 111-122.
184. Gongalsky, K. B., Malmström, A., Zaitsev, A. S., Shakhab, S. V., Bengtsson, J., & Persson, T. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil

- fauna in a heterogeneous landscape // *Applied Soil Ecology*. – 2012. – V. 59. – P. 73-86.
185. Gongalsky K. B., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // *Soil biology and biochemistry*. – 2013. – V. 57. – P. 182-191.
186. Gongalsky K.B., Pokarzhevskii A. D., Filimonova Z. V., Savin F. A. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north-south gradient in Russia // *Applied Soil Ecology*. – 2004. – Vol. 25, no. 2. – P. 111–122
187. Gongalsky, K. B., Pokarzhevskii, A. D., Filimonova, Z. V., & Savin, F. A. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north–south gradient in Russia // *Applied Soil Ecology*. – 2004. – V. 25. – №. 2. – P. 111-122.
188. Gongalsky K. B. et al. Forest fire induces short-term shifts in soil food webs with consequences for carbon cycling // *Ecology Letters*. – 2021. – V. 24. – №. 3. – P. 438-450.
189. Gorchakov, G. I., Karpov, A. V., Pankratova, N. V., Semoutnikova, E. G., Vasiliev, A. V., & Gorchakova, I. A. Brown carbon and black carbon in the smoky atmosphere during boreal forest fires // *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*. – 2017. – V. 53. – №. 9. – P. 875-884.
190. Hoekman D., Bartrons M., Gratton C. Ecosystem linkages revealed by experimental lake-derived isotope signal in heathland food webs // *Oecologia*. – 2012. – V. 170. – №. 3. – P. 735-743.
191. Hooper D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // *Ecological monographs*. – 2005. – V. 75. – №. 1. – P. 3-35.
192. Hopkin S.P., Read H.J. The biology of millipedes. / Hopkin S.P., Read H.J. – Oxford University Press, 1992. – 233 p.
193. Hövemeyer K. The study of dipterous populations and communities in European terrestrial ecosystems // *Proceedings of the Second International Congress of Dipterology Bratislava, Czechoslovakia*. – 1991. – P. 99-109.

194. Hunt H.W., Coleman D.C., Ingham E.R., Ingham R.E., Elliot E.T., Moore J.C., Rose S.L., Rid C.F.F., Morley C.R. The detrital food web in a shortgrass prairie // *Biology and Fertility of Soils*. – 1987. – V.3. – P. 57-68
195. Hyodo F., Kohzu A., Tayasu I. Linking aboveground and belowground food webs through carbon and nitrogen stable isotope analyses // *Ecological research*. – 2010. – V. 25. – №. 4. – P. 745-756.
196. Hyodo F. Use of stable carbon and nitrogen isotopes in insect trophic ecology // *Entomological Science*. – 2015. – V. 18. – №. 3. – P. 295-312.
197. Ikeda H., Kubota K., Kagawa A., Sota T. Diverse diet compositions among harpaline ground beetle species revealed by mixing model analyses of stable isotope ratios // *Ecological Entomology*. – 2010. – V. 35. – P. 307-316.
198. Jhariya M. K., Singh L. Effect of fire severity on soil properties in a seasonally dry forest ecosystem of Central India // *International Journal of Environmental Science and Technology*. – 2021. – V. 18. – №. 12. – P. 3967-3978.
199. Jolly W. M. et al. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013 // *Nature communications*. – 2015. – V. 6. – №. 1. – P. 1-11.
200. Joschko M. et al. Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale // *Agriculture, ecosystems & environment*. – 2006. – V. 112. – №. 4. – P. 367-380.
201. Koricheva, J., Mulder, C. P., Schmid, B., Joshi, J., & Huss-Danell, K. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands // *Oecologia*. – 2000. – V. 125. – №. 2. – P. 271-282.
202. Korobushkin D. I., Gongalsky K. B., Tiunov A. V. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests // *Rapid communications in mass spectrometry*. – 2014. – V. 28. – №. 11. – P. 1303-1311.
203. Langlands, P. R., Brennan, K. E., Framenau, V. W., & Main, B. Y. Predicting the post-fire responses of animal assemblages: testing a trait-based approach using spiders // *Journal of Animal Ecology*. – 2011. – V. 80. – №. 3. – P. 558-568.
204. Larsen, T., Pollierer, M. M., Holmstrup, M., D'Annibale, A., Maraldo, K., Andersen, N., & Eriksen, J. Substantial nutritional contribution of bacterial amino

- acids to earthworms and enchytraeids: A case study from organic grasslands // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – V. 99. – P. 21-27.
205. Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., Matich P., Rosenblatt A.E., Vaudo J.J., Yeager L.A., Post D.M., Bearhop S. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools // *Biological Reviews*. – 2012. – V. 87. – P. 545-562
206. Lewis J.G.E. *The Biology of Centipedes*. / Lewis J.G.E. – Cambridge: University Press, 1981. – 476 p.
207. Maggionto G. et al. Soil fauna community and ecosystem's resilience: A food web approach // *Acta Oecologica*. – 2019. – V. 99. – P. 103445.
208. Makkonen M., Berg M.P., Handa I.T., Hattenschwiler S., van Ruijven J., van Bodegom P.M., Aerts R. Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient // *Ecol. Lett.* – 2012. – V. 15. – P. 1033-1041.
209. 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. – V. 43. – P. 61-74.
210. Malmström A., Persson T., Ahlström K. Effects of fire intensity on survival and recovery of soil microarthropods after a clearcut burning / Malmström A., Persson T., Ahlström K. // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2008. – V. 38. – №. 9. – P. 2465-2475.
211. Malmström A. The importance of measuring fire severity - Evidence from microarthropod studies // *Forest Ecology and Management*. – 2010. – V. 260. – №. 1. – P. 62-70.
212. Mayntz D., Toft S., Effect of nutrient balance on tolerance to low quality prey in a wolf spider // *Ekologia*. – 2000. – V. 19. – P. 153-158.
213. McAleece, N., *BioDiversity Professional statistics analysis software* / N. McAleece, J.D.G. Gage, P.J.D. Lamshead, G.L.J. Paterson. – Jointly developed by the Scottish Association for Marine Science and the Natural History Museum London, 1997

214. McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C., McGrath C.C. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // *Oikos*. – 2003. – V. 102. – P. 378-390
215. McHugh P.A., McIntosh A.R., Jellyman P.G. Dual influences of ecosystem size and disturbance on food chain length in streams // *Ecology Letters*. – 2010. – V. 13. – P. 881–890
216. Moretti M. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits / M. Moretti, A.T.C. Dias, F. de Bello, F. Altermatt, S.L. Chown, F.M. Azcarate, J.R. Bell, B. Fournier, M. Hedde, J.Hortal, S. Ibanez, E. Öckinger, J.P. Sousa, J.Ellers, M.P. Berg // *Functional Ecology*. – 2017. – V. 31. – P.558-567.
217. Moretti M., Legg C. Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance // *Ecography*. – 2009. – V. 32. – P. 299-309
218. Moretti, M. Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests / Moretti M., Duelli P., Obrist M. // *Oecologia*. – 2006. – V. 149. – P. 312–327.
219. Moretti, M., Conedera, M., Duelli, P., & Edwards, P. J. The effects of wildfire on ground-active spiders in deciduous forests on the Swiss southern slope of the Alps // *Journal of applied ecology*. – 2002. – V. 39. – №. 2. – P. 321-336.
220. Mouillot F., Field C. B. Fire history and the global carbon budget: a 1× 1 fire history reconstruction for the 20th century // *Global Change Biology*. – 2005. – V. 11. – №. 3. – P. 398-420.
221. Nentwig W, Blick T, Gloor D, Hänggi A, Kropf C: Spiders of Europe. www.araneae.unibe.ch. Version 03. – 2015.
222. Nyffeler M., Moor H., Foelix R. Spiders feeding on earthworms // *Journal of Arachnology*. – 2001. – V. 29. – P. 119-124.
223. Oelbermann K., Scheu S. Trophic guilds of generalist feeders in soil animal communities as indicated by stable isotope analysis ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Bulletin of entomological research*. – 2010. – V. 100. – №. 5. – P. 511-520.

224. Palinkas L. A. Global climate change, population displacement, and public health. – Berlin: Springer, 2020. – 253 p.
225. Palmgren P. Die spinnenfauna Finnlands und Ostfenoskandies. VI. Linyphiidae 1 // Fauna Fennica. – 1975. – V.28. – P.1-102.
226. Palmgren P. Die spinnenfauna Finnlands und Ostfenoskandies. VII. Linyphiidae 2 // Fauna Fennica. – 1976. – V.29. – P.1-126.
227. Pausas J. G. et al. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems // Ecology. – 2004. – V. 85. – №. 4. – P. 1085-1100.
228. Peterson B.J, Fry B. Stable isotope in ecosystem studies. // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1987. – V.18. – P. 293-320
229. Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., ... & Hedde, M. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology // Basic and Applied Ecology. – 2014. – V. 15. – №. 3. – P. 194-206.
230. Pimm, S.L. Food Webs. / Chapman & Hall, London. 1982. –258 p.
231. Pollierer, M. M., Langel, R., Scheu, S., & Maraun, M. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) // Soil Biology and Biochemistry. – 2009. – V. 41. – №. 6. – P. 1221-1226.
232. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. –2002. – V. 83. – P. 703-718
233. Post D. M., Pace M. L., Hairston N. G. Ecosystem size determines food-chain length in lakes // Nature. – 2000. – V. 405. – №. 6790. – P. 1047-1049.
234. Potapov A. M., Tiunov A. V., Scheu S. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // Biological Reviews. – 2018. – V. 94. – №. 1. – P. 37-59.
235. Potapov, A. M., Brose, U., Scheu, S., & Tiunov, A. V. Trophic position of consumers and size structure of food webs across aquatic and terrestrial ecosystems // The American Naturalist. – 2019. – V. 194. – №. 6. – P. 823-839.

236. Potapov, A. M., Rozanova, O. L., Semenina, E. E., Leonov, V. D., Belyakova, O. I., Bogatyreva, V. Y., ... & Tiunov, A. V. Size compartmentalization of energy channeling in terrestrial belowground food webs // *Ecology*. – 2021. – V. 102. – №. 8. – P. e03421.
237. Potapov, A. M., Sun, X., Briones, M. J., Brown, G., Cameron, E., Cortet, J., ... & Wall, D. Global monitoring of soil animal communities using a common methodology // *bioRxiv*. – 2022.
238. Pressler Y., Moore J. C., Cotrufo M. F. Belowground community responses to fire: meta-analysis reveals contrasting responses of soil microorganisms and mesofauna // *Oikos*. – 2018. – V. 128. – №. 3. – P. 309-327.
239. Queen J. P., Quinn G. P., Keough M. J. Experimental design and data analysis for biologists. – Cambridge university press, 2002. – 557 p.
240. Sabatte, M. L., Massobrio, M. J., Cassani, M. T., & Momo, F. R. Macro and mesofauna soil food webs in two temperate grasslands: responses to forestation with Eucalyptus // *Heliyon*. – 2021. – V. 7. – №. 1. – P. e05869.
241. Sabo J. L., Finlay J. C., Post D. M. Food chains in freshwaters // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2009. – V. 1162. – №. 1. – P. 187-220.
242. Schal C., Gautier J.Y., Bell W.J. Behavioural ecology of cockroaches // *Biological Reviews*. – 1984. – V. 59. – P. 209-254
243. Scheu S., Falca M. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro-and a mesofauna-dominated community // *Oecologia*. – 2000. – V. 123. – №. 2. – P. 285-296.
244. Scheu S., Setälä H. Multitrophic interactions in decomposer food // *Multitrophic level interactions*. – 2002. – V. 223. – P. 223–264
245. Schmalzfuss, H. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). / *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A, Nr. 654*. – 2003. – 341 p.
246. Schmelz R. M., Collado R. An updated checklist of currently accepted species of Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) // *Newsletter on Enchytraeidae*. – 2010. – V. 12. – P. 67-87.

247. Schmidt, O., Curry, J. P., Dyckmans, J., Rota, E., & Scrimgeour, C. M. Dual stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil invertebrates and their food sources // *Pedobiologia*. – 2004. – V. 48. – №. 2. – P. 171-180.
248. Schoener T. W. Food webs from the small to the large // *Ecology*. – 1989. – V. 70. – №. 6. – P. 1559-1589.
249. Shapiro, S.S. An analysis of variance test for normality (complete samples) / S.S. Shapiro, M.B. Wilk // *Biometrika*. – 1965. – Vol. 52. – P.591-611.
250. Shurin J. B., Gruner D. S., Hillebrand H. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2006. – V. 273. – №. 1582. – P. 1-9.
251. Soil biology guide / Ed. Dindal D.L. – N.Y.: John Wiley and Sons, 1990. – 1349 p.
252. Stephens, S. L., Burrows, N., Buyantuyev, A., Gray, R. W., Keane, R. E., Kubian, R., ... & Van Wagendonk, J. W. Temperate and boreal forest mega-fires: Characteristics and challenges // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2014. – V. 12. – №. 2. – P. 115-122.
253. Tao, H. H., Slade, E. M., Willis, K. J., Caliman, J. P., & Snaddon, J. L. Effects of soil management practices on soil fauna feeding activity in an Indonesian oil palm plantation / Tao, H. H., Slade, E. M., Willis, K. J., Caliman, J. P., & Snaddon, J. L. // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. – 2016. – V. 218. – P.133-140.
254. Tiunov A.V., Scheu S. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi // *Oecologia*. – 2005. – V. 142. – P. 636-642
255. Tiunov A.V., Scheu S. Microfungal communities in soil, litter and casts of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae): a laboratory experiment // *Appl Soil Ecol*. – 2000. – V. 14. – P. 17-26
256. Thompson R. M., McIntosh A. R. Disturbance, resource supply, and food-web architecture in streams // *Ecology Letters*. – 1998. – V. 1. – P. 200-209.
257. Tullgren, A. Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierfaunen / A. Tullgren // *Zeitschrift für angewandte Entomologie*. – 1918. – V. 4. – P.149-150.

258. Tymstra, C., Stocks, B. J., Cai, X., & Flannigan, M. D. Wildfire management in Canada: Review, challenges and opportunities // *Progress in Disaster Science*. – 2020. – V. 5. – P. 100045.
259. United Nations Forum on Forests, 2007. Report of the Seventh Session (24 February 2006 and 16 to 27 April 2007). Economic and Social Council. Supplement No. 22, United Nations, New York.
260. van der Drift J. Analysis of the animal community in a beech forest floor // *Tijdschrift voor Entomologie*. – 1951. – V. 94. – P. 1-168.
261. van der Putten W.H., De Ruiter P.C., Bezemer T.M., Harvey J.A., Wassen M., Wolters V. Trophic interactions in a changing world // *Basic and Applied Ecology*. – 2004. – V. 5. – P. 487-494.
262. Vanderklift M. A., Ponsard S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis // *Oecologia*. – 2003. – V. 136. – №. 2. – P. 169-182.
263. Walter H., Breckle S.-W. *Okologische Grundlagen in global sicht.* / Stuttgart: G. Fischer. 1991. – 586 p.
264. Whitman, T., Whitman, E., Woolet, J., Flannigan, M. D., Thompson, D. K., & Parisien, M. A. Soil bacterial and fungal response to wildfires in the Canadian boreal forest across a burn severity gradient // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2019. – V. 138. – P. 107571.
265. Wildfires in Russia: Features, regimes and consequences / A. S. Tsibart, N. S. Gamova, T. S. Koshovskii, A. N. Gennadiev // *Wildland Fires: A Worldwide Reality*. – Nova Science Publishers, Inc United States, 2015. – P. 199–210. Editors: António José Bento Gonçalves and António Avelino Batista Vieira (Dept. of Geography, Social Sciences Institute, University of Minho, Campus de Azurem, Guimaraes, Portugal)
266. Wikars L. O., Schimmel J. Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests / L. O. Wikars, J. Schimmel // *Forest Ecology and Management*. – 2001. – Vol. 141. – №. 3. – P. 189-200.
267. Winer B.J. *Statistical Principles in Experimental Design* / B.J. Winer, D.R. Brown, K.M. Michels. – New York: McGraw-Hill, 1991. – 1057 p.

268. Wu, J. Measurement of soil microbial biomass C by fumigation–extraction an automated procedure / Wu J., Joergensen R.G., Pommerening B., Chaussod R., Brookes P.C. // *Soil Biol. Biochem.* – 1990. – V. 22. – P. 1167–1169
269. Zaitsev A.S., Chauvat M., Wolters V. Conversion to ecologically-sound forest management affects oribatid community structure and diversity // *Proceedings of the XII International Congress of Acarology.* Amsterdam. – 2006. – P.222-223.
270. Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Bengtsson J., Persson T. Connectivity of litter islands remaining after a fire and unburnt forest determines the recovery of soil fauna // *Applied Soil Ecology.* – 2014. – V. 83. – P. 101–108
271. Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Malmström A. et al. Why are forest fires generally neglected in soil fauna research? a mini-review // *Applied Soil Ecology.* – 2016. – V. 98. – P. 261–271.
272. Zaitsev A. S., Wolters V. Geographic determinants of oribatid mite communities structure and diversity across Europe: a longitudinal perspective // *European Journal of Soil Biology.* – 2006. – V. 42. – P. S358-S361.
273. Zuur A. F. et al. *Analysing ecological data.* – New York: Springer, 2007. – V. 680. – 698 p.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1. Средняя численность (экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Крымско-Новороссийском биоме

			Контроль		Гарь	
Тип/Класс/Подкласс/ Отряд	Семейство	Подсемейство/Род/Вид	Среднее (n=4)	SE	Среднее (n=4)	SE
Nematoda	Mermitidae		1,6	1,6	0,0	0,0
Hirudinea			1,6	1,6	0,0	0,0
Oligochaeta	Lumbricidae		7,2	2,0	7,2	2,4
Arthropoda			2055,7	907,7	1122,6	371,7
Chilopoda			136,9	38,3	146,5	72,1
	Geophilidae		70,1	36,5	68,5	34,7
	Lithobiidae		66,9	16,5	78,0	37,9
		<i>Lithobius ferganensis (Trotzina, 1894)</i>	9,6	3,2	11,1	5,4
		<i>Lithobius mutabilis L. Koch, 1862</i>	6,4	6,4	1,6	1,6
		Lithobius sp.	51,0	10,7	65,3	37,5
Diplopoda			820,1	576,0	366,2	206,4
	Hirudisomatidae		165,6	102,7	6,4	4,5
		Chordeumatida sp.	46,2	36,3	3,2	3,2
		<i>Hirudisoma roseum (Victor, 1839)</i>	119,4	67,1	3,2	1,8
	Julidae		3,2	1,8	0,0	0,0
		<i>Chaetoleptophyllum flexum Golovatch, 1979</i>	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Julus colchicus Lohmander, 1936</i>	1,6	1,6	0,0	0,0

	Polydesmidae		82,8	72,6	8,0	4,8
		<i>Brachydesmus kalischewskyi</i> Lignau, 1914	4,8	3,0	0,0	0,0
		<i>Polydesmus muralewiczi</i> Lohmander, 1936	78,0	69,8	8,0	4,8
	Lophoproctidae	<i>Lophoproctidae coecus</i> Pocock, 1894	568,5	407,2	351,9	207,1
Araneae			92,4	6,1	28,7	8,4
	Clubionidae	<i>Clubiona compta</i> C. L. Koch, 1839	1,6	1,6	0,0	0,0
	Corinnidae	<i>Phrurolithus</i> sp.	1,6	1,6	1,6	1,6
	Dysderidae		4,8	3,0	1,6	1,6
		<i>Dysdera dunini</i> Deeleman-Reinhold, 1988	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Harpactea</i> sp.	3,2	1,8	1,6	1,6
	Filistatidae	<i>Pritha</i> sp.	3,2	3,2	0,0	0,0
	Gnaphosidae		4,8	3,0	0,0	0,0
		<i>Zelotes aurantiacus</i> Miller, 1967	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Zelotes</i> sp.	3,2	3,2	0,0	0,0
	Hahniidae		6,4	4,5	0,0	0,0
		<i>Hahnia helveola</i> Simon, 1873	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Hahnia</i> sp.	4,8	3,0	0,0	0,0
	Linyphiidae		27,1	1,6	9,6	7,6
		<i>Centromerus minor</i> Tanasevitch, 1990	11,1	4,0	0,0	0,0
		<i>Ceratinella scabrosa</i> (O. Pickard-Cambridge, 1871)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Erigoninae</i> sp.	12,7	4,5	4,8	4,8
		<i>Maso</i> sp.	1,6	1,6	0,0	0,0

		<i>Peponocranium ludicrum</i> (O. Pickard-Cambridge, 1861)	0,0	0,0	3,2	3,2
		<i>Walckenaeria atrotibialis</i> (O.P.-Cambridge, 1878)	1,6	1,6	0,0	0,0
	Liocranidae	<i>Agroeca</i> sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
	Lycosidae		6,4	4,5	6,4	4,5
		<i>Alopecosa</i> sp.	1,6	1,6	3,2	3,2
		<i>Aulonia albimana</i> (Walckenaer, 1805)	4,8	4,8	1,6	1,6
		<i>Trochosa</i> sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Philodromidae	<i>Thanatus</i> sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Pisauridae	<i>Pisaura</i> sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
	Salticidae		11,1	3,0	1,6	1,6
		<i>Chalcoscirtus</i> sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Neon</i> sp.	9,6	1,8	0,0	0,0
		<i>Pseudeuophrys</i> sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
	Scytodidae	<i>Scytodes thoracica</i> (Latreille, 1802)	1,6	1,6	0,0	0,0
	Theridiidae		4,8	3,0	0,0	0,0
		<i>Enoplognatha</i> sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Episinus</i> sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Pholcomma gibbum</i> (Westring, 1851)	1,6	1,6	0,0	0,0
	Thomisidae		14,3	7,1	6,4	2,6
		<i>Cozyptila guseinovorum</i> Marusik et Kovblyuk, 2005	3,2	1,8	1,6	1,6
		<i>Cozyptila</i> sp.	11,1	5,4	0,0	0,0
		<i>Ozyptila</i> sp.	0,0	0,0	1,6	1,6

		<i>Xysticus laetus</i> Thorell, 1875	0,0	0,0	1,6	1,6
		Xysticus sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Zoridae	Zora sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
Opiliona			1,6	1,6	14,3	6,0
Opiliona sp.			1,6	1,6	12,7	6,4
		<i>Giljarovia rossica</i> Kratochvil & Miller, 1958	0,0	0,0	1,6	1,6
Pseudoscorpionida			165,6	94,9	65,3	28,8
Isopoda			490,4	284,0	89,2	28,8
	Agnaridae	<i>Protracheoniscus fossuliger</i> Verhoeff, 1901	0,0	0,0	15,9	15,9
	Armadillidiidae	<i>Armadillidium vulgare</i> (Latreille, 1804)	19,1	19,1	1,6	1,6
	Cylisticidae	<i>Cylisticus convexus</i> (De Geer, 1778)	6,4	6,4	0,0	0,0
	Ligiidae	<i>Ligidium fragile</i> Budde-Lund, 1885	3,2	3,2	0,0	0,0
	Philosciidae	<i>Chaetophiloscia hastata</i> Verhoeff, 1929	0,0	0,0	1,6	1,6
	Trachelipodidae		178,3	98,6	17,5	9,9
		<i>Trachelipus razzautii</i> (Arcangeli 1913)	178,3	98,6	17,5	9,9
	Trichoniscidae	<i>Trichoniscus pygmaeus</i> Sars, 1898	283,4	193,9	52,5	30,4
Embioptera			20,7	15,0	8,0	4,0
Psocoptera			0,0	0,0	1,6	1,6
Hemiptera			4,8	1,6	23,9	19,9
	Cydnidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Hemiptera sp. juv.		1,6	1,6	20,7	20,7
	Tingidae		3,2	1,8	1,6	1,6

Homoptera			11,1	6,6	15,9	11,8
	Cicadellidae		9,6	5,5	15,9	11,8
	Ortheziidae		1,6	1,6	0,0	0,0
Thysanoptera			73,2	21,5	222,9	121,6
	Phlaeothripidae		0,0	0,0	15,9	15,9
	Thysanoptera sp.		73,2	21,5	207,0	128,8
Coleoptera, L			57,3	27,1	52,5	15,2
	Cantharidae		6,4	3,7	20,7	9,5
	Carabidae		1,6	1,6	8,0	4,0
	Curculionidae		14,3	12,3	3,2	1,8
	Elateridae		8,0	4,8	8,0	6,0
		<i>Agriotes infuscatus</i> Desbrochers des Loges, 1870	1,6	1,6	4,8	4,8
		Agriotes sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Athous vittatus</i> (Fabricius, 1792)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Idolus adrastoides</i> (Reitter, 1888)	3,2	3,2	0,0	0,0
		<i>Paranomus costalis</i> (Paykull, 1800)	3,2	3,2	0,0	0,0
	Eucinetidae		0,0	0,0	6,4	6,4
	Coleoptera sp.		0,0	0,0	1,6	1,6
	Lampyridae		4,8	3,0	0,0	0,0
	Melyridae		3,2	1,8	1,6	1,6
	Staphylinidae		11,1	9,1	0,0	0,0
	Tenebrionidae	Cylindronotus sp.	8,0	4,8	3,2	1,8
Coleoptera, I			15,9	5,5	28,7	4,1

	Carabidae		1,6	1,6	4,8	3,0
	Chrysomelidae	Halticinae sp.	1,6	1,6	1,6	1,6
	Cisidae		0,0	0,0	3,2	3,2
	Cucujidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Curculionidae		3,2	1,8	1,6	1,6
	Lathridiidae		0,0	0,0	8,0	3,0
	Melyridae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Pselaphidae		0,0	0,0	3,2	3,2
	Pupae		3,2	3,2	0,0	0,0
	Staphylinidae		3,2	3,2	6,4	2,6
Diptera, L			136,9	88,2	47,8	35,0
	Anisopodidae		4,8	4,8	1,6	1,6
	Asilidae		8,0	8,0	4,8	3,0
	Cecidomyiidae		54,1	25,1	17,5	9,5
	Muscidae		3,2	3,2	1,6	1,6
	Platypezidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Psychodidae	Trichomyia sp.	22,3	20,2	19,1	19,1
	Stratiomyidae		43,0	40,9	3,2	1,8
Lepidoptera	Noctuidae		23,9	17,7	8,0	8,0
Neuroptera	Chrysopidae		0,0	0,0	1,6	1,6
Neuroptera	Myrmeleontidae		4,8	4,8	1,6	1,6
Среднее число семейств			29,3	3,1	25,3	3,5
Средняя численность, экз/м²			2066,1	907,6	1129,8	369,6

Таблица 2. Средняя численность (экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Днепровско-Приволжском биоме

			Контроль		Гарь	
Тип/Класс/Подкласс/ Отряд	Семейство	Подсемейство/Род/Вид	Среднее (n=4)	SE	Среднее (n=4)	SE
Oligochaeta	Lumbricidae		53,6	5,7	53,6	5,7
Arthropoda			1237,3	288,2	1342,4	205,4
Chilopoda			124,2	46,7	130,6	46,3
	Geophilidae		52,5	23,5	68,5	28,8
	Lithobiidae		71,7	29,6	62,1	20,5
		<i>Lithobius crassipes</i> L. Koch, 1862	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847	31,8	9,4	27,1	20,9
		Lithobius sp.	39,8	23,2	33,4	8,0
Diplopoda			22,3	5,5	11,1	1,6
	Julidae		20,7	7,1	11,1	1,6
		Julidae sp. juv.	8,0	8,0	6,4	3,7
		<i>Megaphyllum sjaelandicum</i> (Meinert, 1868)	9,6	6,1	4,8	3,0
		<i>Rossiulus kessleri</i> (Lohmander, 1927)	3,2	3,2	0,0	0,0
	Lophoproctidae	<i>Lophoproctidae coecus</i> Pocock, 1894	1,6	1,6	0,0	0,0
Araneae			93,9	45,3	52,5	17,5

	Araneae juv.		1,6	1,6	0,0	0,0
	Clubionidae	Clubionidae sp. juv.	1,6	1,6	0,0	0,0
	Gnaphosidae		8,0	6,0	9,6	5,5
		<i>Zelotes subterraneus</i> (C. L. Koch, 1833)	1,6	1,6	0,0	0,0
		Gnaphosidae sp. juv.	6,4	6,4	9,6	5,5
	Hahniidae		12,7	6,9	3,2	1,8
		<i>Hahnia nava</i> (Blackwall, 1841)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Hahnia pusilla</i> C. L. Koch, 1841	4,8	4,8	1,6	1,6
		Hahnia sp.	6,4	3,7	1,6	1,6
	Linyphiidae		55,7	26,1	23,9	11,4
		<i>Abacoproeces saltuum</i> (L. Koch, 1872)	1,6	1,6	1,6	1,6
		<i>Panamomops mengei</i> Simon, 1926	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Tapinocyba insecta</i> (L. Koch, 1869)	1,6	1,6	1,6	1,6
		<i>Tapinocyboides pygmaeus</i> (Menge, 1869)	15,9	15,9	3,2	3,2
		<i>Trichoncus affinis</i> (Kulczynski, 1894)	4,8	1,6	1,6	1,6
		Linyphiidae sp. juv.	31,8	11,0	14,3	8,4
	Liocranidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Lycosidae		8,0	6,0	11,1	7,1
		<i>Pardosa</i> sp.	0,0	0,0	4,8	4,8
		<i>Trochosa</i> sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	0,0	0,0	1,6	1,6
		Lycosidae sp. juv.	8,0	6,0	3,2	1,8
	Philodromidae		1,6	1,6	1,6	1,6

		Philodromus sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
		Thanatus sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Salticidae	<i>Ballus cf. chalybeius (Walckenaer, 1802)</i>	0,0	0,0	1,6	1,6
	Theridiidae	Theridiidae sp. juv.	1,6	1,6	0,0	0,0
	Thomisidae		3,2	1,8	0,0	0,0
		<i>Ozyptila atomaria (Panzer, 1801)</i>	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Xysticus lanio Koch, 1835</i>	1,6	1,6	0,0	0,0
Pseudoscorpionida			138,5	78,8	20,7	12,8
Isopoda			1,6	1,6	11,1	11,1
	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii (Brandt, 1833)</i>	0,0	0,0	9,6	9,6
	Trichoniscidae	<i>Hyloniscus riparius (Koch, 1838)</i>	1,6	1,6	1,6	1,6
Psocoptera			39,8	33,5	111,5	39,5
Hemiptera			17,5	3,0	25,5	13,0
	Anthocoridae		1,6	1,6	4,8	4,8
	Gnafosoma		0,0	0,0	1,6	1,6
	Hemiptera sp. juv.		4,8	3,0	8,0	4,8
	Lygaeidae		3,2	1,8	3,2	1,8
	Nabidae		1,6	1,6	3,2	3,2
	Pentatomidae		0,0	0,0	3,2	1,8
		<i>Codophila varia Fabricius, 1787</i>	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Eurydema ornata (Linnaeus, 1758)</i>	0,0	0,0	1,6	1,6
	Pyrrhocoris		3,2	3,2	0,0	0,0

	Reduviidae		1,6	1,6	1,6	1,6
	Tingidae		1,6	1,6	0,0	0,0
Homoptera			6,4	4,5	51,0	46,7
	Cicadellidae		0,0	0,0	11,1	9,1
	Ortheziidae		6,4	4,5	39,8	37,7
Thysanoptera			219,7	160,3	101,9	79,1
	Phlaeothripidae		0,0	0,0	4,8	4,8
	Thripidae		8,0	8,0	0,0	0,0
	Thysanoptera sp.		211,8	163,2	97,1	74,3
Coleoptera, L			148,1	41,1	215,0	54,1
	Cantharidae		44,6	29,9	41,4	20,9
	Carabidae		0,0	0,0	28,7	16,8
	Cleridae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Coccinellidae		0,0	0,0	4,8	4,8
	Curculionidae		39,8	13,6	11,1	11,1
	Elateridae		8,0	4,0	19,1	6,4
		<i>Athous haemorrhoidalis (Fabricius, 1801)</i>	1,6	1,6	0,0	0,0
		Athous sp.	0,0	0,0	4,8	4,8
		<i>Athous vittatus (Fabricius, 1792)</i>	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Dalopius marginatus Linnaeus, 1758</i>	0,0	0,0	3,2	3,2
		<i>Dicronychus equiseti (Herbst, 1784)</i>	1,6	1,6	0,0	0,0
		Elateridae sp.	4,8	3,0	9,6	6,1

	Lagriidae		1,6	1,6	1,6	1,6
	Lampyridae		1,6	1,6	4,8	3,0
	Malachiidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Pythidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Scarabaeidae		3,2	1,8	0,0	0,0
	Staphylinidae		28,7	16,8	55,7	36,8
	Tenebrionidae		17,5	13,4	44,6	27,8
		Tenebrionidae sp.	4,8	3,0	0,0	0,0
		Cylindronotus sp.	12,7	10,7	44,6	27,8
	Trogossitidae		1,6	1,6	0,0	0,0
Coleoptera, I			90,8	23,0	103,5	28,1
	Carabidae		17,5	7,1	39,8	21,3
	Carabidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Catopidae		3,2	3,2	0,0	0,0
	Chrysomelidae	Halticinae sp.	3,2	3,2	1,6	1,6
	Clambidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Coccinellidae		4,8	3,0	1,6	1,6
	Coleoptera sp. 3		1,6	1,6	0,0	0,0
	Cryptophagidae		1,6	1,6	1,6	1,6
	Curculionidae		8,0	6,0	19,1	9,0
	Histeridae		3,2	1,8	1,6	1,6
	Hydrophilidae		3,2	3,2	0,0	0,0
	Lathridiidae		3,2	1,8	4,8	3,0

	Pselaphidae		6,4	6,4	0,0	0,0
	Ptiliidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Scarabaeidae	Aphodiinae sp.	0,0	0,0	3,2	3,2
	Scydmaenidae		4,8	4,8	0,0	0,0
	Staphylinidae		27,1	10,5	27,1	6,6
Diptera, L			265,9	101,2	449,0	193,3
	Anisopodidae		1,6	1,6	3,2	1,8
	Asilidae		23,9	14,3	6,4	2,6
	Cecidomyiidae		168,8	54,9	304,1	177,5
		Cecidomyiidae sp.	159,2	54,9	297,8	179,3
		Parepidosis sp.	9,6	9,6	6,4	6,4
	Chironomidae		28,7	24,6	23,9	19,7
	Clusiidae	Clusiodes sp.	0,0	0,0	36,6	19,9
	Cyclorrhapha		3,2	3,2	0,0	0,0
	Dolichopodidae		3,2	3,2	0,0	0,0
	Empididae		15,9	12,1	38,2	34,1
	Lonchaeidae		0,0	0,0	3,2	3,2
	Muscidae		3,2	1,8	0,0	0,0
	Mycetophilidae		4,8	3,0	1,6	1,6
	Rhagionidae		12,7	12,7	20,7	12,0
	Rhagionidae		12,7	12,7	20,7	12,0
	Stratiomyidae		0,0	0,0	8,0	8,0
	Trichoceridae		0,0	0,0	3,2	3,2

Hymenoptera	Tenthredinidae		54,1	39,4	35,0	24,0
Lepidoptera			12,7	8,6	20,7	16,7
	Noctuidae		3,2	1,8	1,6	1,6
	Lepidoptera sp. 1		9,6	7,6	15,9	15,9
	Lepidoptera sp. 2		0,0	0,0	1,6	1,6
	Lepidoptera sp. 3		0,0	0,0	1,6	1,6
Raphidioptera	Raphidiidae		1,6	1,6	3,2	3,2
Среднее число семейств			32,5	0,6	32,0	2,2
Средняя численность, экз/м²			1290,8	288,9	1395,9	206,0

Таблица 3. Средняя численность (экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Смоленско-Приволжском биоме

			Контроль		Гарь	
Тип/Класс/Подкласс/ Отряд	Семейство	Подсемейство/Род/Вид	Среднее (n=4)	SE	Среднее (n=4)	SE
Mollusca	Gastropoda		9,6	9,6	11,1	11,1
Oligochaeta	Lumbricidae		1,3	0,7	4,7	1,6
Arthropoda			4985,7	2716,8	1527,1	371,5
Chilopoda			124,2	24,0	73,2	24,0
	Geophilidae		1,6	1,6	8,0	3,0
	Lithobiidae		122,6	23,2	65,3	21,8
		<i>Lithobius crassipes</i> L. Koch, 1862	4,8	1,6	1,6	1,6
		<i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847	36,6	4,8	14,3	9,1
		<i>Lithobius forficatus</i> (Linnaeus, 1758)	3,2	3,2	1,6	1,6
		Lithobius sp.	78,0	21,5	39,8	17,3
Diplopoda			33,4	15,9	6,4	6,4
	Julidae		19,1	6,9	6,4	6,4
		<i>Brachyiulus jawlowskii</i> Lohmander, 1928	3,2	3,2	0,0	0,0
		Julidae sp. juv.	4,8	3,0	4,8	4,8
		<i>Leptoiulus proximus</i> (Nemec, 1896)	9,6	4,1	0,0	0,0
		<i>Megaphyllum sjaelandicum</i> (Meinert, 1868)	1,6	1,6	1,6	1,6
	Polydesmidae	<i>Polydesmus denticulatus</i> C.L.Koch, 1847	4,8	4,8	0,0	0,0
	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i> Brandt, 1837	9,6	9,6	0,0	0,0

Araneae			490,4	82,7	229,3	70,1
	Dictynidae	Dictynidae sp. juv.	0,0	0,0	3,2	1,8
	Gnaphosidae	Gnaphosidae sp. juv.	3,2	3,2	11,1	5,4
	Hahniidae		156,1	59,9	19,1	12,2
		<i>Antistea elegans</i> (Blackwall, 1841)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Hahnia nava</i> (Blackwall, 1841)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Hahnia ononidum</i> Simon, 1875	49,4	26,4	9,6	7,6
		Hahnia sp.	103,5	33,1	9,6	5,5
	Linyphiidae		272,3	46,3	140,1	37,2
		<i>Agyneta affinis</i> (Kulczynski, 1898)	0,0	0,0	3,2	3,2
		<i>Centromerus brevipalpus</i> (Menge, 1866)	3,2	1,8	0,0	0,0
		<i>Centromerus capucinus</i> (Simon, 1884)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Ceratinella brevipes</i> (Westring 1851)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Diplocephalus latifrons</i> (O. P.-Cambridge, 1863)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Diplocephalus picinus</i> (Blackwall, 1841)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Diplostyla concolor</i> (Wider, 1834)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Gongylidiellum murcidum</i> Simon, 1884	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Maro minutus</i> O. P.-Cambridge, 1906	12,7	12,7	8,0	8,0
		<i>Maro sublestus</i> Falconer, 1915	4,8	4,8	0,0	0,0
		<i>Microneta viaria</i> (Blackwall, 1841)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Porrhomma pallidum</i> Jackson, 1913	1,6	1,6	3,2	3,2
		<i>Tapinocyba biscissa</i> (O. P.-Cambridge 1872)	0,0	0,0	1,6	1,6

		<i>Tapinocyba pallens</i> (O. P.-Cambridge, 1872)	19,1	17,1	9,6	6,1
		<i>Tiso vagans</i> (Blackwall, 1834)	0,0	0,0	4,8	4,8
		<i>Tmeticus affinis</i> (Blackwall, 1855)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Walckenaeria dysderoides</i> (Wider, 1834)	1,6	1,6	0,0	0,0
		Linyphiidae sp. juv.	221,3	29,9	105,1	30,5
	Lycosidae		39,8	17,1	19,1	17,1
		Piratula sp.	31,8	15,2	9,6	7,6
		Trochosa sp.	3,2	1,8	0,0	0,0
		<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856)	1,6	1,6	0,0	0,0
		Lycosidae sp. juv.	3,2	3,2	9,6	9,6
	Miturgidae	<i>Zora spinimana</i> (Sundevall, 1833)	0,0	0,0	1,6	1,6
	Salticidae	Salticidae sp. juv.	0,0	0,0	3,2	1,8
	Tetragnathidae		1,6	1,6	3,2	1,8
		<i>Metellina mengei</i> (Blackwall, 1870)	1,6	1,6	0,0	0,0
		Metellina sp.	0,0	0,0	3,2	1,8
	Theridiidae		14,3	5,4	11,1	6,6
		<i>Enoplognatha ovata</i> (Clerck, 1757)	0,0	0,0	3,2	3,2
		<i>Robertus arundineti</i> (O.P.-Cambridge, 1871)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Robertus lividus</i> (Blackwall, 1836)	3,2	3,2	6,4	3,7
		<i>Robertus scoticus</i> Jackson, 1914	0,0	0,0	1,6	1,6
		Robertus sp.	9,6	4,1	0,0	0,0
	Thomisidae		3,2	3,2	17,5	13,4
		Ozyptila sp.	3,2	3,2	12,7	10,7

		<i>Ozyptila trux</i> (Blackwall, 1846)	0,0	0,0	1,6	1,6
		Xysticus sp.	0,0	0,0	3,2	1,8
Opiliona			0,0	0,0	1,6	1,6
Blattoptera	Blattellidae		3,2	1,8	0,0	0,0
Hemiptera			58,9	30,7	8,0	4,8
	Juvenile		51,0	32,4	3,2	1,8
	Lygaeidae		3,2	1,8	3,2	1,8
	Nabidae		3,2	1,8	0,0	0,0
	Tingidae		1,6	1,6	0,0	0,0
Homoptera			11,1	5,4	229,3	198,0
	Aphididae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Cicadellidae		8,0	6,0	73,2	60,7
	Delphacidae		0,0	0,0	156,1	137,6
	Ortheziidae		1,6	1,6	0,0	0,0
Thysanoptera			293,0	196,9	89,2	47,9
	Thripidae		3,2	1,8	15,9	13,9
	Thysanoptera		289,8	195,3	73,2	40,8
Coleoptera, L			536,6	114,7	351,9	74,6
	Cantharidae		251,6	55,6	192,7	91,4
	Carabidae		28,7	3,2	38,2	11,0
	Cerambycidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Chrysomelidae	Chrysomelidae sp. 1	8,0	4,0	6,4	4,5
	Curculionidae		8,0	4,8	14,3	7,1

	Elateridae		218,2	81,0	58,9	17,9
		<i>Ampedus balteatus</i> (Linnaeus, 1758)	19,1	7,8	14,3	6,0
		<i>Athous haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1801)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Athous subfuscus</i> (Mueller, 1767)	41,4	30,0	9,6	6,1
		<i>Ctenicera pectinicornis</i> (Linnaeus, 1758)	8,0	3,0	0,0	0,0
		<i>Dalopius marginatus</i> Linnaeus, 1758	15,9	11,8	6,4	3,7
		<i>Denticollis linearis</i> Linnaeus, 1758	30,3	30,3	0,0	0,0
		Elateridae sp.	101,9	54,3	28,7	9,9
	Staphylinidae		22,3	16,1	39,8	33,5
Coleoptera, I			216,6	38,6	288,2	85,2
	Anthicidae		3,2	3,2	0,0	0,0
	Byrrhidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Catopidae		0,0	0,0	4,8	4,8
	Chrysomelidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Clambidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Cucujidae		0,0	0,0	22,3	22,3
	Curculionidae		1,6	1,6	11,1	6,6
	Elateridae		0,0	0,0	3,2	3,2
	Hydrophilidae		1,6	1,6	3,2	1,8
	Lathridiidae		3,2	1,8	4,8	3,0
	Nitidulidae		1,6	1,6	12,7	12,7
	Ptiliidae		4,8	3,0	1,6	1,6
	Scydmaenidae		3,2	3,2	0,0	0,0

	Staphylinidae		195,9	32,3	213,4	69,0
	Troscidae		0,0	0,0	8,0	4,8
Diptera, L			3203,8	2977,4	240,4	113,7
	Anisopodidae		4,8	3,0	23,9	21,8
	Asilidae		0,0	0,0	4,8	4,8
	Bibionidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Bolitophilidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Cecidomyiidae		248,4	145,7	81,2	19,5
		Cecidomyiidae sp.	246,8	146,4	81,2	19,5
		Parepidosis sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
	Ceratopogonidae		11,1	11,1	11,1	11,1
	Chironomidae		2863,1	2848,2	6,4	6,4
	Dolichopodidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Empididae		35,0	15,3	41,4	22,9
	Limoniidae		4,8	4,8	30,3	30,3
	Muscidae		3,2	1,8	6,4	4,5
	Mycetophilidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Nematocera		1,6	1,6	9,6	4,1
	Psychodidae	Trichomyia sp.	4,8	4,8	0,0	0,0
	Rhagionidae		9,6	6,1	14,3	7,1
		Rhagionidae sp.	9,6	6,1	12,7	5,8
		Symphoromyia sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Tabanidae		3,2	3,2	6,4	6,4

	Tipulidae		8,0	8,0	3,2	3,2
	Trichoceridae		1,6	1,6	0,0	0,0
Нуменоптера	Tenthredinidae		0,0	0,0	3,2	3,2
Lepidoptera	Noctuidae		14,3	5,4	6,4	4,5
Среднее число семейств			29,0	4,3	30,0	3,3
Средняя численность, экз/м²			4996,5	2713,0	1542,9	382,9

Таблица 4. Средняя численность (экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Ладожско-Вычегодском биоме

			Контроль		Гарь	
Тип/Класс/Подкласс/ Отряд	Семейство	Подсемейство/Род/Вид	Среднее (n=4)	SE	Среднее (n=4)	SE
Oligochaeta	Lumbricidae		4,4	4,3	1,2	1,2
Arthropoda			1738,9	307,6	1374,2	335,8
Chilopoda			39,8	18,8	33,4	12,8
	Lithobiidae		39,8	18,8	33,4	12,8
		<i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847	6,4	3,7	6,4	3,7
		Lithobius sp.	33,4	17,1	27,1	11,4
Diplopoda			1,6	1,6	1,6	1,6
	Lophoproctidae	<i>Lophoproctidae coecus</i> Pocock, 1894	0,0	0,0	1,6	1,6
	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i> Brandt, 1837	1,6	1,6	0,0	0,0
Araneae			426,8	73,3	318,5	151,7
	Liocranidae juv.		1,6	1,6	0,0	0,0
	Dictynidae		0,0	0,0	33,4	29,3
		<i>Lathys nielseni</i> (Schenkel, 1932)	0,0	0,0	6,4	6,4
		Lathys sp.	0,0	0,0	27,1	23,0
	Gnaphosidae		3,2	1,8	6,4	3,7
		Haplodrassus sp.	3,2	1,8	1,6	1,6
		Gnaphosidae juv.	0,0	0,0	4,8	3,0
	Hahniidae		95,5	37,2	76,4	47,6

		<i>Hahnia nava</i> (Blackwall, 1841)	11,1	11,1	0,0	0,0
		<i>Hahnia ononidum</i> Simon, 1875	17,5	11,4	27,1	15,0
		Hahnia sp.	66,9	24,0	49,4	32,8
	Linyphiidae		280,3	40,5	181,5	83,5
		<i>Agyneta subtilis</i> (O. P.-Cambridge, 1863)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Asthenargus paganus</i> (Simon, 1884)	11,1	9,1	0,0	0,0
		<i>Centromerus arcanus</i> (O. P.-Cambridge, 1873)	0,0	0,0	4,8	3,0
		<i>Centromerus incilium</i> (L. Koch, 1881)	4,8	4,8	0,0	0,0
		<i>Diplocentria bidentata</i> (Emerton, 1882)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Gonatium rubellum</i> (Blackwall, 1841)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Maso sundevalli</i> (Westring, 1851)	0,0	0,0	3,2	3,2
		<i>Minyriolus pusillus</i> (Wider, 1834)	1,6	1,6	4,8	4,8
		<i>Pocadicnemis pumila</i> (Blackwall, 1841)	0,0	0,0	4,8	4,8
		<i>Porrhomma pallidum</i> Jackson, 1913	1,6	1,6	4,8	4,8
		<i>Tapinocyba pallens</i> (O. P.-Cambridge, 1872)	36,6	9,1	20,7	3,0
		<i>Walckenaeria antica</i> (Wider, 1834)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Walckenaeria dysderoides</i> (Wider, 1834)	0,0	0,0	1,6	1,6
		Linyphiidae sp. juv.	221,3	33,3	133,8	69,2
	Lycosidae		4,8	3,0	4,8	3,0
		<i>Pardosa</i> sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
		Lycosidae sp. juv.	3,2	3,2	4,8	3,0
	Miturgidae		3,2	3,2	9,6	7,6

		<i>Zora nemoralis</i> (Blackwall, 1861)	1,6	1,6	0,0	0,0
		Zora sp.	1,6	1,6	9,6	7,6
	Salticidae		3,2	3,2	3,2	1,8
		Neon sp. 1	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Neon reticulatus</i> (Blackwall, 1853)	0,0	0,0	1,6	1,6
		Neon sp. 2	1,6	1,6	0,0	0,0
		Salticidae sp. juv.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Tetragnathidae	Metellina sp.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Theridiidae		27,1	19,0	1,6	1,6
		<i>Crustulina guttata</i> (Wider, 1834)	3,2	3,2	0,0	0,0
		<i>Enoplognatha ovata</i> (Clerck, 1757)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Euryopis flavomaculata</i> (C. L. Koch, 1836)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Robertus neglectus</i> (O. P.-Cambridge, 1871)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Robertus scoticus</i> Jackson, 1914	3,2	3,2	0,0	0,0
		Robertus sp.	14,3	14,3	0,0	0,0
		Theridion sp.	1,6	1,6	1,6	1,6
	Thomisidae	Ozyptila sp.	4,8	4,8	0,0	0,0
	Araneae sp.2		3,2	3,2	0,0	0,0
Opiliona			1,6	1,6	0,0	0,0
Pseudoscorpionida			11,1	11,1	47,8	31,7
Blattoptera	Blattellidae		4,8	3,0	0,0	0,0
Psocoptera			0,0	0,0	20,7	20,7
Hemiptera			43,0	12,0	22,3	11,2

	Hemiptera sp. juv.		35,0	11,2	19,1	11,0
	Lygaeidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Nabidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Tingidae		6,4	3,7	1,6	1,6
Homoptera			151,3	49,0	106,7	37,6
	Aphididae		87,6	61,6	0,0	0,0
	Delphacidae		0,0	0,0	22,3	22,3
	Ortheziidae		63,7	48,2	84,4	46,6
Thysanoptera			35,0	22,9	89,2	46,0
	Thripidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Thysanoptera		33,4	23,2	89,2	46,0
Coleoptera, L			402,9	78,3	294,6	92,9
	Cantharidae		221,3	45,1	138,5	27,9
	Carabidae		8,0	3,0	4,8	3,0
	Curculionidae		20,7	18,6	3,2	1,8
	Elateridae		106,7	33,2	106,7	38,7
		<i>Ampedus balteatus (Linnaeus, 1758)</i>	8,0	1,6	4,8	3,0
		<i>Athous haemorrhoidalis (Fabricius, 1801)</i>	17,5	4,0	6,4	2,6
		<i>Athous niger (Linnaeus, 1758)</i>	0,0	0,0	3,2	3,2
		Athous sp.	3,2	3,2	0,0	0,0
		<i>Athous subfuscus (Mueller, 1767)</i>	27,1	13,4	25,5	17,1
		<i>Dalopius marginatus Linnaeus, 1758</i>	8,0	3,0	4,8	1,6

		Elateridae sp.	38,2	12,5	57,3	27,6
		<i>Prosternon tessellatum</i> (Linnaeus, 1758)	1,6	1,6	1,6	1,6
		<i>Selatosomus aeneus</i> (Linnaeus, 1758)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Selatosomus impressus</i> (Fabricius, 1792)	3,2	3,2	1,6	1,6
	Lagriidae		0,0	0,0	9,6	9,6
	Melyridae		0,0	0,0	3,2	3,2
	Staphylinidae		46,2	16,3	28,7	21,0
Coleoptera, I			35,0	7,6	101,9	46,1
	Byrrhidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Carabidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Cisidae		0,0	0,0	11,1	5,4
	Cisidae		0,0	0,0	11,1	5,4
	Clambidae		0,0	0,0	3,2	3,2
	Coccinellidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Coleoptera sp. 1		0,0	0,0	1,6	1,6
	Curculionidae		1,6	1,6	3,2	1,8
	Elateridae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Pselaphidae		12,7	6,9	43,0	25,7
	Scydmaenidae		0,0	0,0	3,2	3,2
	Staphylinidae		15,9	5,5	35,0	24,6
Diptera, L			586,0	218,8	332,8	47,0
	Anisopodidae		1,6	1,6	1,6	1,6
	Asilidae		15,9	5,5	6,4	2,6

	Cecidomyiidae		541,4	211,7	299,4	50,2
	Ceratopogonidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Clusiidae	Clusiodes sp.	0,0	0,0	3,2	3,2
	Dolichopodidae		9,6	5,5	3,2	1,8
	Empididae		0,0	0,0	6,4	4,5
	Fanniidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Muscidae		3,2	1,8	11,1	4,8
	Rhagionidae		12,7	8,6	0,0	0,0
		Rhagionidae sp.	9,6	7,6	0,0	0,0
		Symphoromyia sp.	3,2	1,8	0,0	0,0
Хymenoptera	Pamphiliidae	<i>Cephalcia abietis (Linnaeus, 1758)</i>	0,0	0,0	1,6	1,6
Lepidoptera			0,0	0,0	3,2	3,2
	Noctuidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Lepidoptera sp.					
	1		0,0	0,0	1,6	1,6
Среднее число семейств			22,5	1,0	23,0	3,2
Средняя численность, экз/м²			1743,2	304,9	1375,4	336,7

Таблица 5. Средняя численность (экз/м²±SE) почвенной мезофауны в Кольско-Карельском биоме

			Контроль		Гарь	
Тип/Класс/Подкласс/ Отряд	Семейство	Подсемейство/Род/Вид	Среднее (n=4)	SE	Среднее (n=4)	SE
Oligochaeta	Lumbricidae		0,0	0,0	0,2	0,1
Arthropoda			789,8	192,5	414,0	67,2
Chilopoda			46,2	10,8	36,6	9,9
	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes C.L. Koch, 1847</i>	46,2	10,8	36,6	9,9
Araneae			240,4	12,8	95,5	30,2
	Dictynidae	Dictynidae sp. juv.	0,0	0,0	1,6	1,6
	Gnaphosidae		4,8	3,0	0,0	0,0
		cf. Haplodrassus sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
		Gnaphosidae sp. juv.	3,2	1,8	0,0	0,0
	Linyphiidae		215,0	16,9	82,8	29,1
		<i>Agyneta gulosa (L. Koch, 1869)</i>	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Agyneta saxatilis (Blackwall, 1844)</i>	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Agyneta subtilis (O. P.-Cambridge, 1863)</i>	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Centromerus arcanus (O. P.-Cambridge, 1873)</i>	22,3	9,2	3,2	3,2
		<i>Diplocentria rectangulata (Emerton, 1915)</i>	9,6	5,5	6,4	6,4
		<i>Minyriolus pusillus (Wider, 1834)</i>	9,6	1,8	3,2	3,2
		<i>Palliduphantes antroniensis (Schenkel, 1933)</i>	4,8	1,6	0,0	0,0
		<i>Semljicola alticola (Holm, 1950)</i>	1,6	1,6	0,0	0,0

		Semljicola sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Sisicus apertus</i> (Holm, 1939)	15,9	10,6	4,8	3,0
		<i>Tenuiphantes mengei</i> (Kulczynski, 1887)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Tibioplus diversus</i> (L. Koch, 1879)	8,0	6,0	0,0	0,0
		<i>Walckenaeria clavicornis</i> (Emerton, 1882)	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Walckenaeria dysderoides</i> (Wider, 1834)	1,6	1,6	1,6	1,6
		<i>Walckenaeria karpinskii</i> (O. P.-Cambridge, 1873)	1,6	1,6	0,0	0,0
		Linyphiidae sp. juv.	133,8	9,4	60,5	27,1
	Lycosidae		4,8	4,8	3,2	3,2
		Pardosa sp.	3,2	3,2	0,0	0,0
		Lycosidae sp. juv.	1,6	1,6	3,2	3,2
	Salticidae		1,6	1,6	3,2	1,8
		Neon sp. 1	1,6	1,6	0,0	0,0
		<i>Neon reticulatus</i> (Blackwall, 1853)	0,0	0,0	3,2	1,8
	Theridiidae		11,1	1,6	4,8	1,6
		<i>Crustulina guttata</i> (Wider, 1834)	0,0	0,0	1,6	1,6
		<i>Robertus lividus</i> (Blackwall, 1836)	3,2	1,8	0,0	0,0
		<i>Robertus scoticus</i> Jackson, 1914	3,2	1,8	0,0	0,0
		Robertus sp.	3,2	1,8	3,2	1,8
		Theridion sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
	Thomisidae		3,2	3,2	0,0	0,0
		Ozyptila sp.	1,6	1,6	0,0	0,0

		Xysticus sp.	1,6	1,6	0,0	0,0
Hemiptera			8,0	3,0	4,8	4,8
	Coreidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Hemiptera sp. juv.		3,2	3,2	3,2	3,2
	Lygaeidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Reduviidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Tingidae		1,6	1,6	0,0	0,0
Homoptera			8,0	6,0	11,1	4,8
	Aphididae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Cicadellidae		6,4	6,4	11,1	4,8
Thysanoptera			55,7	35,2	19,1	15,2
	Thysanoptera		55,7	35,2	19,1	15,2
Coleoptera, L			44,6	24,3	27,1	19,5
	Curculionidae		1,6	1,6	0,0	0,0
	Elateridae		43,0	23,6	27,1	19,5
		<i>Ampedus balteatus</i> (Linnaeus, 1758)	8,0	8,0	0,0	0,0
		<i>Athous subfuscus</i> (Mueller, 1767)	3,2	1,8	0,0	0,0
		Elateridae sp.	4,8	4,8	1,6	1,6
		<i>Hypnoidus hyperboreus</i> (Reitter, 1896)	4,8	4,8	0,0	0,0
		<i>Paranomus costalis</i> (Paykull, 1800)	22,3	18,3	25,5	19,6
Coleoptera, I			35,0	8,4	9,6	5,5
	Curculionidae		11,1	5,4	1,6	1,6

	Staphylinidae		23,9	6,0	8,0	6,0
Diptera, L			348,7	159,9	208,6	87,0
	Asilidae		8,0	3,0	0,0	0,0
	Bibionidae		0,0	0,0	92,4	92,4
	Cecidomyiidae		308,9	157,6	90,8	31,5
	Chironomidae		0,0	0,0	1,6	1,6
	Empididae		12,7	5,8	6,4	2,6
	Muscidae		3,2	3,2	1,6	1,6
	Nematocera		4,8	1,6	8,0	8,0
	Psychodidae	Trichomyia sp.	8,0	8,0	0,0	0,0
	Trichoceridae		3,2	1,8	8,0	6,0
Lepidoptera			3,2	1,8	1,6	1,6
	Noctuidae		3,2	1,8	1,6	1,6
Среднее число семейств			13,8	0,8	11,3	1,3
Средняя численность, экз/м²			789,8	192,5	414,2	67,1

Таблица 6. Комбинации функциональных групп мезофауны в исследуемых лесах и средняя биомасса по биомам (n=4; г/м² ± SE).

	Ненарушенные леса					Гари				
	Крымско-Новороссийский оробiom	Днепровско-Приволжский биом	Смоленско-Приволжский биом	Ладожско-Вычегодский биом	Кольско-Карельский биом	Крымско-Новороссийский оробiom	Днепровско-Приволжский биом	Смоленско-Приволжский биом	Ладожско-Вычегодский биом	Кольско-Карельский биом
Фитофаги	0,05±0,02	0,84±0,54	0,23±0,15	0,2±0,04	0,09±0,02	0,03±0,01	0,81±0,39	0,42±0,16	0,13±0,04	0,02±0,01
Хищники	0,61±0,13	1,02±0,28	1,08±0,27	0,58±0,11	0,32±0,1	0,52±0,19	1,16±0,41	1±0,37	0,4±0,09	0,18±0,09
Сапрофаги	1,19±0,45	4,77±0,35	0,43±0,17	0,53±0,48	0,03±0,02	0,43±0,09	3,82±0,32	0,6±0,22	0,17±0,15	0,07±0,03
Напочвенные	1,08±0,43	2,75±0,56	0,93±0,31	0,26±0,05	0,19±0,04	0,33±0,1	1,85±0,51	1,05±0,46	0,24±0,1	0,08±0,02
Почвенные	0,77±0,1	3,88±0,35	0,81±0,14	1,04±0,41	0,24±0,11	0,64±0,11	3,94±0,45	0,96±0,32	0,46±0,19	0,19±0,07
Мобильные	0,41±0,13	2,45±0,59	1,26±0,25	0,8±0,14	0,37±0,09	0,28±0,1	1,82±0,5	1,36±0,46	0,54±0,14	0,22±0,07
Маломобильные	1,44±0,36	4,17±0,22	0,47±0,21	0,51±0,5	0,07±0,02	0,69±0,09	3,97±0,45	0,65±0,28	0,17±0,14	0,06±0,01
Напочвенные мобильные	0,34±0,12	2,25±0,57	0,51±0,12	0,23±0,05	0,13±0,02	0,2±0,09	1,61±0,5	0,76±0,25	0,22±0,1	0,03±0
Напочвенные маломобильные	0,74±0,32	0,49±0,22	0,42±0,2	0,03±0,02	0,07±0,02	0,13±0,04	0,24±0,07	0,28±0,23	0,02±0,01	0,05±0,01
Почвенные мобильные	0,07±0,02	0,2±0,09	0,76±0,13	0,56±0,1	0,24±0,11	0,08±0,04	0,21±0,06	0,59±0,25	0,32±0,05	0,19±0,07
Почвенные маломобильные	0,7±0,11	3,68±0,39	0,05±0,02	0,48±0,48	0	0,56±0,12	3,73±0,46	0,37±0,22	0,14±0,14	0
Напочвенные	0,73±0,34	1,25±0,68	0,21±0,07	0,01±0,01	0	0,08±0,03	0,3±0,08	0,19±0,17	0,01±0,01	0

сапрофаги										
Почвенные сапрофаги	0,46±0,16	3,52±0,37	0,22±0,12	0,52±0,47	0,03±0,02	0,35±0,1	3,52±0,37	0,4±0,19	0,16±0,15	0,07±0,03
Малобильные сапрофаги	1,13±0,43	3,93±0,2	0,23±0,08	0,49±0,49	0	0,41±0,08	3,69±0,34	0,4±0,21	0,14±0,14	0
Мобильные сапрофаги	0,06±0,03	0,83±0,46	0,2±0,15	0,04±0,03	0,03±0,02	0,01±0,01	0,12±0,02	0,2±0,13	0,03±0,01	0,07±0,03
Напочвенные маломобильные сапрофаги	0,69±0,31	0,43±0,23	0,18±0,06	0,01±0,01	0	0,07±0,03	0,19±0,06	0,05±0,05	0	0
Напочвенные мобильные сапрофаги	0,05±0,03	0,82±0,46	0,03±0,02	0	0	0,01±0	0,11±0,03	0,14±0,12	0,01±0,01	0
Почвенные маломобильные сапрофаги	0,44±0,17	3,51±0,37	0,04±0,02	0,48±0,48	0	0,34±0,1	3,51±0,37	0,34±0,21	0,14±0,14	0
Почвенные мобильные сапрофаги	0,01±0,01	0,01±0	0,17±0,13	0,04±0,03	0,03±0,02	0,01±0,01	0,01±0	0,06±0,03	0,02±0,01	0,07±0,03
Напочвенные хищники	0,3±0,09	0,67±0,26	0,53±0,12	0,13±0,02	0,14±0,03	0,23±0,09	0,78±0,36	0,45±0,14	0,14±0,06	0,07±0,01
Почвенные хищники	0,3±0,11	0,34±0,1	0,55±0,17	0,45±0,1	0,18±0,12	0,29±0,1	0,38±0,1	0,54±0,24	0,26±0,05	0,11±0,08
Малобильные хищники	0,31±0,1	0,24±0,08	0,1±0,01	0,02±0,01	0,07±0,02	0,28±0,12	0,28±0,12	0,08±0,03	0,02±0,01	0,05±0,01

Мобильные хищники	0,29±0,09	0,78±0,23	0,98±0,26	0,56±0,12	0,25±0,11	0,24±0,08	0,88±0,3	0,91±0,36	0,38±0,1	0,13±0,08
Напочвенные маломобильные хищники	0,05±0,02	0,07±0,01	0,09±0,01	0,02±0,01	0,07±0,02	0,06±0,02	0,06±0,03	0,06±0,02	0,02±0,01	0,05±0,01
Напочвенные мобильные хищники	0,25±0,08	0,61±0,25	0,43±0,11	0,1±0,02	0,08±0,02	0,17±0,08	0,73±0,33	0,39±0,13	0,12±0,06	0,02±0
Почвенные маломобильные хищники	0,26±0,11	0,17±0,08	0,01±0,01	0	0	0,22±0,11	0,22±0,09	0,03±0,01	0	0
Почвенные мобильные хищники	0,05±0,02	0,17±0,08	0,55±0,16	0,45±0,1	0,18±0,12	0,07±0,03	0,16±0,04	0,52±0,24	0,26±0,05	0,11±0,08
Напочвенные фитофаги	0,05±0,02	0,82±0,54	0,2±0,15	0,13±0,03	0,05±0,02	0,03±0,01	0,77±0,4	0,41±0,16	0,09±0,04	0,01±0,01
Почвенные фитофаги	0,01±0	0,02±0,01	0,03±0,02	0,07±0,03	0,04±0,02	0±0	0,04±0,02	0,01±0	0,04±0,01	0,01±0,01
Маломобильные фитофаги	0	0	0,15±0,15	0	0	0	0	0,17±0,17	0	0
Мобильные фитофаги	0,05±0,02	0,84±0,54	0,08±0,02	0,2±0,04	0,09±0,02	0,03±0,01	0,81±0,39	0,24±0,1	0,13±0,04	0,02±0,01
Напочвенные маломобильные фитофаги	0	0	0,15±0,15	0	0	0	0	0,17±0,17	0	0

Напочвенные мобильные фитофаги	0,05±0,02	0,82±0,54	0,05±0	0,13±0,03	0,05±0,02	0,03±0,01	0,77±0,4	0,23±0,1	0,09±0,04	0,01±0,01
Почвенные маломобильны е фитофаги	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Почвенные мобильные фитофаги	0,01±0	0,02±0,01	0,03±0,02	0,07±0,03	0,04±0,02	0	0,04±0,02	0,01±0	0,04±0,01	0,01±0,01

Таблица 7. Линейная корреляция Пирсона (R-значение) между относительной биомассой таксонов и дискриминантными осями 1 и 2 многомерного шкалирования с последующим каноническим анализом (MDS). Уровень значимости показан звездочками: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, ns (not significant) – не значимо. Сокращения: juv.- ювенильные.

Таксоны	Ненарушенные леса		Гари	
	Ось 1	Ось 2	Ось 1	Ось 2
1. Таксоны в ненарушенных лесах				
<i>Araneae juv. sp.</i>	-0,09 ^{ns}	-0,23 [*]	-	-
<i>Armadillidium vulgare</i>	-0,29 ^{**}	0,05 ^{ns}	-0,19 ^{ns}	-0,05 ^{ns}
<i>Asthenargus paganus</i>	0,16 ^{ns}	0,22 [*]	-	-
<i>Brachydesmus kalischewskyi</i>	-0,2 [*]	0,28 ^{**}	-	-
<i>Carabidae sp., L</i>	0,24 [*]	-0,03 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,15 ^{ns}
<i>Catopidae sp., I</i>	-0,09 ^{ns}	-0,23 [*]	0,11 ^{ns}	-0,04 ^{ns}
<i>Centromerus incilium</i>	0,07 ^{ns}	0,24 [*]	-	-
<i>Centromerus minor</i>	-0,26 [*]	0,23 [*]	-	-
<i>Ceratopogonidae sp.</i>	0,08 ^{ns}	-0,21 [*]	0,07 ^{ns}	0,06 ^{ns}
<i>Crustulina guttata</i>	0,08 ^{ns}	0,21 [*]	-	-
<i>Chaetoleptophyllum flexum</i>	-0,15 ^{ns}	0,2 [*]	-	-
<i>Cozyptila guseinovorum</i>	-0,22 [*]	0,04 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	0,08 ^{ns}
<i>Cozyptila sp.</i>	-0,3 ^{**}	0,16 ^{ns}	-	-
<i>Cylisticus convexus</i>	-0,21 [*]	0,2 [*]	-	-

Таксоны	Ненарушенные леса		Гари	
	Ось 1	Ось 2	Ось 1	Ось 2
Dolichopodidae sp.	0,08 ^{ns}	0,21 [*]	0,11 ^{ns}	0,14 ^{ns}
<i>Dysdera dunini</i>	-0,15 ^{ns}	0,2 [*]	-	-
Empididae sp.	0,24 [*]	-0,32 ^{**}	0,14 ^{ns}	-0,16 ^{ns}
Erigoninae gen. sp.	-0,33 ^{**}	0,14 ^{ns}	-0,13 ^{ns}	0,09 ^{ns}
<i>Hahnia nava</i>	0,06 ^{ns}	0,21 ^{**}	-	-
Hemiptera juvenile sp.	0,21 [*]	0,06 ^{ns}	ns	0,11 ^{ns}
<i>Hirudisoma roseum</i>	-0,38 ^{***}	0,23 [*]	-0,16 ^{ns}	0,17 ^{ns}
<i>Idolus adrastoides</i> , L	-0,22 [*]	0,25 [*]	-	-
Lampyridae sp., L	-0,25 [*]	0,15 ^{ns}	-0,1 ^{ns}	-0,03 ^{ns}
<i>Lithobius curtipes</i>	0,3 ^{**}	-0,29 ^{**}	0,15 ^{ns}	-0,07 ^{ns}
Melyridae sp., L	-0,21 [*]	0,18 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	0,1 ^{ns}
Myrmeleontidae sp.	-0,2 [*]	-0,05 ^{ns}	-	-
<i>Paranomus costalis</i> , L	0,21 [*]	-0,18 ^{ns}	0,19 ^{ns}	-0,01 ^{ns}
<i>Piratula</i> sp.	0,23 [*]	-0,18 ^{ns}	0,08 ^{ns}	0,04 ^{ns}
<i>Pritha</i> sp.	-0,24 [*]	0,01 ^{ns}	-	-
Pseudoscorpionida sp.	-0,36 ^{***}	0,17 ^{ns}	-0,18 ^{ns}	0,08 ^{ns}
Psocoptera sp.	-0,08 ^{ns}	-0,2 [*]	-0,06 ^{ns}	-0,11 ^{ns}
Pupae sp., I	-0,26 ^{**}	0,1 ^{ns}	-	-
Scarabaeidae sp., L	-0,05 ^{ns}	-0,2 [*]	-	-

Таксоны	Ненарушенные леса		Гари	
	Ось 1	Ось 2	Ось 1	Ось 2
<i>Selatosoma impressus</i> , L	0,13 ^{ns}	0,25 [*]	-0,01 ^{ns}	0,19 ^{ns}
<i>Symphoromyia</i> sp.	0,1 ^{ns}	0,2 [*]	0,08 ^{ns}	-0,01 ^{ns}
Tingidae sp.	0,07 ^{ns}	0,23 [*]	0,02 ^{ns}	0,01 ^{ns}
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	-0,15 ^{ns}	0,22 [*]	-	-
<i>Zelotes</i> sp.	-0,27 ^{**}	0,1 ^{ns}	-	-
2. Таксоны на гарях				
<i>Alopecosa</i> sp.	-0,17 ^{ns}	0,02 ^{ns}	-0,27 ^{**}	0,07 ^{ns}
<i>Athous haemorrhoidalis</i> , L	0,18 ^{ns}	0,16 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,28 ^{**}
<i>Haplodrassus</i> sp.	0,06 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,21 [*]
Cisidae sp., I	-	-	0,04 ^{ns}	0,23 [*]
<i>Dalopius marginatus</i> , L	0,19 ^{ns}	0,09 ^{ns}	0,31 ^{**}	0,06 ^{ns}
Eucinetidae sp., L	-	-	-0,25 [*]	-0,01 ^{ns}
Histeridae sp., I	-0,04 ^{ns}	-0,18 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,22 [*]
Julidae sp.	0,02 ^{ns}	-0,14 ^{ns}	0,05 ^{ns}	-0,32 ^{**}
<i>Lathys nielseni</i>	-	-	0,11 ^{ns}	0,23 [*]
<i>Lathys</i> sp.	-	-	0,15 ^{ns}	0,26 ^{**}
<i>Lithobius</i> sp.	-0,01 ^{ns}	0,09 ^{ns}	-0,32 ^{**}	-0,03 ^{ns}
Muscidae sp.	-0,05 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,23 [*]
<i>Neon reticulatus</i>	-	-	0,22 [*]	0 ^{ns}

Таксоны	Ненарушенные леса		Гари	
	Ось 1	Ось 2	Ось 1	Ось 2
Opiliona sp.	-0,01 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,32 ^{**}	0,1 ^{ns}
<i>Panamomops mengei</i>	-	-	-0,03 ^{ns}	-0,22 [*]
Pardosa sp.	0,13 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	-0,32 ^{**}
Phlaeothripidae sp.	-	-	-0,27 ^{**}	0,05 ^{ns}
<i>Protracheoniscus fossuliger</i>	-	-	-0,27 ^{**}	-0,04 ^{ns}
Rhagionidae sp.	0,11 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	-0,4 ^{***}
Rhaphidiidae sp.	-0,08 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-0,27 ^{**}
<i>Thanatus</i> sp.	-	-	-0,2 [*]	0,01 ^{ns}
Thysanoptera	-0,03 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	-0,32 ^{**}	0,14 ^{ns}
<i>Trichoncus affinis</i>	0,06 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	-0,11 ^{ns}	-0,2 [*]
3. Таксоны в ненарушенных лесах и на гарях				
<i>Athous subfuscus</i> , L	0,26 [*]	0,21 [*]	0,3 ^{**}	0,26 ^{**}
Cantharidae sp., L	0,39 ^{***}	0,38 ^{***}	0,12 ^{ns}	0,41 ^{***}
Carabidae sp., I	-0,14 ^{ns}	-0,21 [*]	-0,22 [*]	-0,37 ^{***}
Cecidomyiidae sp.	0,23 [*]	0,12 ^{ns}	0,27 ^{**}	0,09 ^{ns}
Chordeumatida sp.	-0,39 ^{***}	0,27 ^{**}	-0,27 ^{**}	0,1 ^{ns}
<i>Cylindronotus</i> sp., L	-0,24 [*]	-0,14 ^{ns}	-0,17 ^{ns}	-0,3 ^{**}
Elateridae, L	0,3 ^{**}	0,19 ^{ns}	0,16 ^{ns}	0,22 ^{**}
Geophilidae sp.	-0,52 ^{***}	-0,08 ^{ns}	-0,61 ^{***}	-0,06 ^{ns}

Таксоны	Ненарушенные леса		Гари	
	Ось 1	Ось 2	Ось 1	Ось 2
<i>Hahnia pusilla</i>	0,22*	0,12 ^{ns}	0,24*	0,2*
<i>Hahnia</i> sp.	0,24*	0,3**	0,14 ^{ns}	0,31**
<i>Haploembia solieri</i>	-0,33**	0 ^{ns}	-0,28**	0,11 ^{ns}
Linyphiidae sp. juv.	0,48***	0,19 ^{ns}	0,36***	0,17 ^{ns}
<i>Lithobius ferganensis</i>	-0,28**	0,03 ^{ns}	-0,35***	0,02 ^{ns}
<i>Lophoproctus coecus</i>	-0,59***	0,3**	-0,33**	0,13 ^{ns}
<i>Megaphyllum sjaelandicum</i>	-0,11 ^{ns}	-0,27**	0,04 ^{ns}	-0,25*
<i>Polydesmus muralewiczii</i>	-0,4***	0,23*	-0,25*	0,21*
Staphylinidae sp., I	0,39***	-0,23*	0,33**	-0,08 ^{ns}
Staphylinidae sp., L	0,17 ^{ns}	0,3**	0,32**	-0,07 ^{ns}
Stratiomyidae sp.	-0,22*	-0,04 ^{ns}	-0,22*	-0,05 ^{ns}
<i>Tapinocyba pallens</i>	0,18 ^{ns}	0,26*	0,24**	0,33**
Tenthredinidae sp.	-0,17 ^{ns}	-0,2*	-0,04 ^{ns}	-0,31**
<i>Trachelipus razzautii</i>	-0,49***	0,23*	-0,35***	0,11 ^{ns}
<i>Trichomyia</i> sp.	-0,2*	-0,03 ^{ns}	-0,22*	-0,03 ^{ns}
<i>Trichoniscus pygmaeus</i>	-0,37***	0,34**	-0,23*	0,19 ^{ns}