

Трансформация почвенных зооценозов в первый год после рубки леса

© 2024. А. А. Дитц, к. б. н., с. н. с.,
Т. Н. Конакова, к. б. н., н. с., А. А. Фатеева, аспирант,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: kolesnikova@ib.komisc.ru

Почвенные зооценозы среднетаёжных лесов коренного типа характеризуются высокой численностью (94,6–146,6 экз./м²), таксономическим богатством (10–14 таксонов), доминированием личинок Diptera и Cantharidae, сходством состава фауны ($J=0,60-0,65$), соотношением сапрофагов и зоофагов, равным 1:1, агрегированным или случайным горизонтальным распределением. В первый год после проведения рубки общая численность беспозвоночных резко снижается (4,5–26,8 экз./м²), из состава фауны элиминируются отдельные таксоны (остаётся 4–7 таксонов), соотношение трофических групп изменяется, распределение беспозвоночных в пространстве нарушено. На пасаках (П) почвенные зооценозы сохраняют таксономическую структуру, близкую к контрольным площадкам (К). На волоках с тремя (ЗП) и десятью (10П) проходками агрегатной техники, рекультивируемом (10Р) и магистральном (МП) волоках таксономическая и трофическая структура почвенных зооценозов нарушена сильнее. На волоках высока численность личинок Diptera – временных r-стратегов, характерных для нарушенной среды. Соотношение сапрофагов и зоофагов в ряду технологических площадок «К – П – ЗП – 10П – 10Р – МП» составило: 1:1 – 3:1 – 7:1 – 10:1 – 13:1 – 15:1. Отмечена тенденция к увеличению численности сапрофагов на 10Р и МП. Снижение общей численности макрофауны и сокращение систематических групп на пасаках не столь значительно из-за того, что подстилка на этих площадках после рубки почти полностью сохраняется. Относительно низкое разнообразие почвенных зооценозов на волоках объяснимо изменением естественных условий существования беспозвоночных из-за уплотнения верхних горизонтов почвы, частичного исчезновения живого напочвенного покрова до появления минерализованного слоя почвы, увеличения влажности. Существенные изменения численности, состава, соотношения трофических групп беспозвоночных в первый год после проведения рубки указывают на коллапс почвенных зооценозов, выпадение важных групп деструкторов и хищников из трофических сетей, снижение качества выполняемых ими функций на начальной стадии восстановительной сукцессии.

Ключевые слова: почвенная макрофауна, Lumbricidae, Lithobiidae, Staphylinidae, Elateridae, вырубка, лес, катена, Республика Коми.

Transformation of soil macrofauna in the first year after deforestation

© 2024. А. А. Ditts ORCID: 0000-0001-7524-3857
Т. N. Konakova ORCID: 0000-0002-3641-3339
А. А. Fateeva ORCID: 0000-0003-3094-243X
Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: kolesnikova@ib.komisc.ru

Soil macrofauna of primary forests of the middle taiga is characterized by high abundance (94.6–146.6 ind./m²), taxonomic richness (10–14 taxa), dominance of Diptera and Cantharidae larvae, similarity of fauna composition ($J=0.60-0.65$), with a ratio of detritivores and predators equal to 1:1, aggregated or random horizontal distribution. The total density of invertebrates sharply decreases (4.5–26.8 ind./m²) in the first year after deforestation. Some taxa are eliminated from the fauna, 4–7 taxa are remained. The ratio of trophic groups is changed. The distribution of invertebrates in space is disturbed. Soil macrofauna of clear-cutting areas (CCA) retains a taxonomic structure close to the control sites (C). The taxonomic and trophic structure of soil macrofauna is more disturbed on the logging corridors (LC) with three (3LC) and ten (10LC) penetrations of aggregate equipment, recultivated (RLC) and main (MLC) logging corridors. Thus, the density of Diptera larvae is high on the logging corridors. The above are temporary r-strategists characteristic for the

disturbed environment. And the ratio of detritivores and predators on the technological sites “C – CCA – 3LC – 10LC – RLC – MLC” is 1:1 – 3:1 – 7:1 – 10:1 – 13:1 – 15:1. A trend towards an increase in the density of detritivores on the recultivated (RLC) and main (MLC) logging corridors was noted. The decrease of the total density of macrofauna and the declining of systematic groups of the clear-cutting areas is not so significant due to the fact that the litter on these sites is almost completely preserved after felling. The low diversity of soil macrofauna on the logging corridors can be explained by a change in the natural conditions for the existence of invertebrates due to the compaction of the upper soil horizons, the partial disappearance of the litter, the appearance of a mineralized soil layer as top horizon, and a rapid change in humidity. Significant changes in the abundance, composition, and ratio of trophic groups of invertebrates indicate the collapse of soil macrofauna, the loss of important groups of destructors and predators from food webs, and a decrease in the quality of their functions at the initial stage of restorative succession, in the first year after deforestation.

Keywords: soil macrofauna, Lumbricidae, Lithobiidae, Staphylinidae, Elateridae, deforestation, forest, catena, Komi Republic.

В бореальной зоне лесозаготовительные мероприятия приводят к трансформации лесного растительного покрова и преобразованию почв естественно развивающихся экосистем в антропогенные [1]. Возобновление растительности после рубок хвойных древостоев происходит через смену пород и доминантов напочвенного покрова, что способствует изменению состава растительного опада и морфологических свойств подстилок [2]. Нарушения экологических связей и пространственной структуры элементов лесного насаждения, вызванные рубкой, влекут за собой перестройку почвенных зооценозов и изменение их функциональной активности [3, 4].

Самые негативные последствия для беспозвоночных имеют рубки с высокой повторяемостью (оборот рубки 20–40 лет). Не менее важные факторы, определяющие степень трансформации почвенных зооценозов, – возраст рубки, сезон проведения рубки, размер и форма лесосеки, способ и сроки примыкания лесосек, технология лесозаготовок, степень механического нарушения почвенного покрова [5]. Наименее нарушенными участками являются пасеки. На волоках многократный проход тяжёлой агрегатной техники ведёт к переуплотнению почв, механическому перемешиванию лесных подстилок, минеральных горизонтов и порубочных остатков [2]. Изменение экологических условий в первые годы после проведения рубок инициирует постепенное увеличение трофической активности почвенной фауны при переходе от трелёвочных волоков к пасечным участкам [6].

Почвенные зооценозы устойчивы к катастрофическим нарушениям экосистем [7], но механизмы их восстановления на вырубках не всегда ясны [8]. На начальных стадиях восстановительной сукцессии наблюдаются снижение биомассы беспозвоночных, депрессия и гибель сапрофагов, усиление пресса хищников, смена типа трофической цепи с детритной на пастбищную, деградация подстилочного

комплекса, падение видового богатства [9]. Восстановление почвенного населения на вырубках определяется скоростью регенерации пригодных местообитаний и возможностью расселения беспозвоночных с соседних участков [10]. Для разных таксономических групп беспозвоночных темпы восстановительной сукцессии отличаются. Основные изменения в почвенных зооценозах происходят в течение первых двух лет после нарушения, уже через 14–15 лет после рубки фауна близка по составу к ненарушенным участкам, по прошествии 30 лет после рубки почвенная фауна практически восстанавливается до естественных значений [11].

Цель нашего исследования состоит в выявлении изменений численности, состава и трофической структуры почвенных зооценозов на пасечных площадках и трелёвочных волоках в первый год после рубки леса, на начальной стадии восстановительной сукцессии.

Объекты и методы исследования

В мае 2020 г. на территории Сыктывкарского лесничества (Республика Коми) выбран участок (N 61°55'01,8", E 50°32'20,6"), где согласно набору позиций и порядку следования на катене заложены три пробные площади (ПП), расстояние между которыми составило не менее 30 м: ПП1 – верхняя (северная) часть, ельник чернично-зеленомошный на элювиальной позиции (E1), ПП3 – елово-сосновое сообщество, располагающееся на склоне и занимающее транзитную позицию (Tr), ПП2 – нижняя часть, березняк таволговый в долине ручья, на аллювиальной или аккумулятивной позиции (Ac). Этот участок был выделен в ноябре 2020 г. под рубку, с технологическими элементами пасеки (П) и трелёвочных волоков, по мере увеличения механической нагрузки: 3П – волок с тремя проходками техники, 10П – волок с 10 проходками техники, 10Р – рекультиви-

руемый волок, МП – магистральный волок (рис. 1). На пасечных площадках отмечены пни срубленных деревьев, порубочные остатки и малочисленные молодые древесные породы ели (*Picea obovata*), сосны (*Pinus sylvestris*) и берёзы (*Betula pubescens*), подлесок и мохово-лишайниковый ярус практически не пострадали. Трелёвочные волока вытянуты лентами между пасечными участками, здесь наблюдается слабое заболачивание, растительность сохранилась между колеями.

В июле 2020 г., до рубки, на каждой ПП проведён отбор 25 почвенных образцов размером 10×10×8 см по регулярной сетке (с шагом 5 м, 5 рядов по 5 проб в каждом ряду), итого 75 проб на катене.

В лабораторных условиях проведена выгонка беспозвоночных (итого 601 экз.) из этих образцов, подсчитана численность таксонов и определён состав почвенных зооценозов на ПП1, ПП2 и ПП3. Эти данные приняты за «фоновые». В июле 2021 г., после рубки, на пасечных площадках отобрано ещё 75 почвенных образцов (по 25 проб на каждой ПП, с некоторыми изменениями в сетке отбора – с шагом 4 м, 6 рядами по 4–5 проб в ряду, из-за ограниченной ширины пасечных площадок),

собрано 78 экз. беспозвоночных, – это «импактные» данные. Такой отбор проб позволяет оценить особенности горизонтального распределения почвенных беспозвоночных на исследуемых ПП до и после рубки леса. Летом 2021 г. на пасечных площадках и волоках (ЗП, 10П, 10Р, МП) отобрано 174 почвенных образца, на контрольных лесных площадках – 30 проб (табл. 1), идентифицировано 1208 экз. беспозвоночных. На основе этих учётов проанализированы обобщённые за летний период данные по численности и составу почвенных зооценозов на разных технологических площадках рассматриваемых ПП.

Статистическая обработка результатов (описательная статистика) проведена в программе Microsoft Office Excel 2016, рассчитаны показатели: среднее ± стандартная ошибка ($M \pm SE$), индексы разнообразия Шеннона (H), сходства Жаккара (J), по качественным данным, и индекса агрегированности Кейси (I_c).

Результаты и обсуждение

Почвенные зооценозы до рубки леса. Почвенные зооценозы на ПП1, ПП3 и ПП2 незначительно отличаются по таксономическому

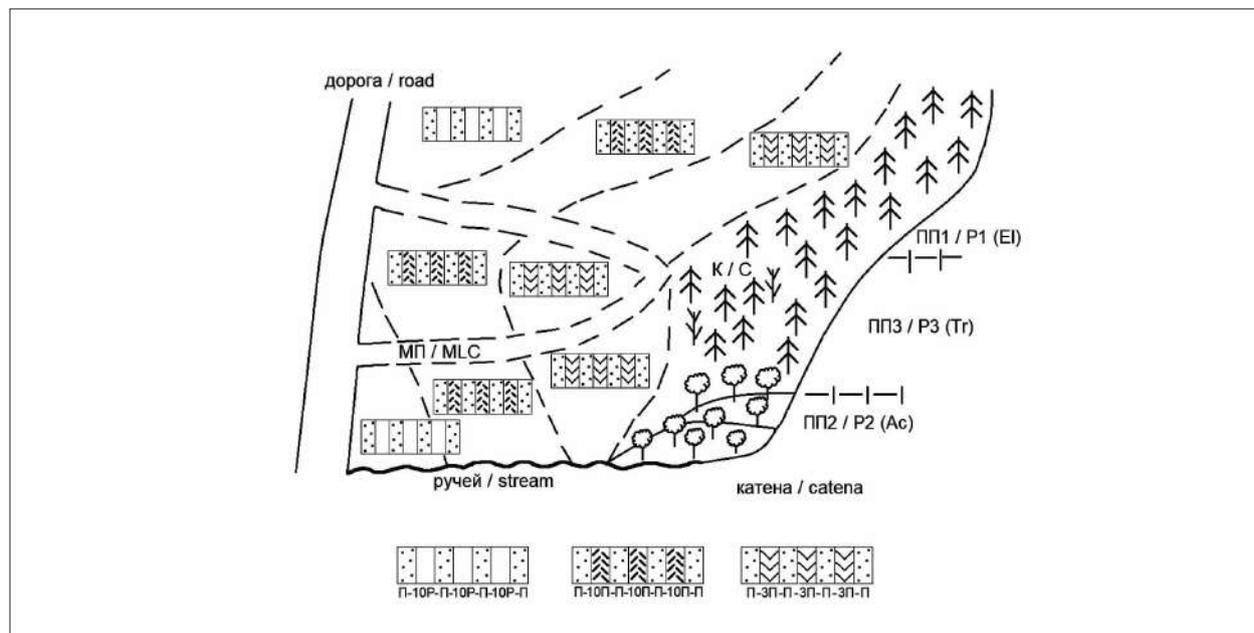


Рис. 1. Карта-схема исследуемого участка. Пробная площадь: ПП1 – ельник (El), ПП3 – елово-сосновое сообщество (Tr), ПП2 – березняк (Ac). El – элювиальная, Tr – транзитная, Ac – аккумулятивная позиция катены. Технологическая площадка: 3П – волок с тремя проходками техники, 10П – волок с 10 проходками техники, 10Р – рекультивируемый волок, МП – магистральный волок, П – пасека, К – контроль
Fig. 1. Research area map-scheme. Plot: P1 – spruce forest (El), P3 – spruce-pine forest (Tr), P2 – birch forest (Ac). El – eluvial, Tr – transitional, Ac – accumulative position on catena. Technological site: 3LC – logging corridor with three penetrations of aggregate equipment, 10LC – logging corridor with ten penetrations of aggregate equipment, RLC – recultivated logging corridor, MLC – main logging corridor, CCA – clear-cutting area, C – control site

Таблица 1 / Table 1

Количественный учёт беспозвоночных на технологических площадках
Quantitative account of invertebrates on the technological sites

Технологическая площадка Technological site	Число проб (число экз.) / Number of samples (number of individuals)					
	май May	июнь June	июль July	август August	сентябрь September	итого in sum
ЗП / 3LC	9 (63)	9 (8)	9 (21)	9 (65)	9 (97)	45 (254)
10П / 10LC	9 (42)	9 (9)	9 (53)	9 (31)	9 (275)	45 (410)
10Р / RLC	6 (44)	6 (6)	6 (13)	6 (16)	6 (141)	30 (220)
МП / MLC	3 (6)	–	–	3 (7)	3 (21)	9 (34)
П / CCA	9 (67)	9 (6)	9 (24)	9 (26)	9 (29)	45 (152)
К / C	6 (33)	6 (9)	6 (31)	6 (13)	6 (52)	30 (138)

Примечание. Технологическая площадка: ЗП – волок с тремя проходками техники, 10Р – волок с 10 проходками техники, 10П – рекультивируемый волок, МП – магистральный волок, П – пасека, К – контроль. Проверк означает, что пробы не отбирали.

Note. Technological site: 3LC – logging corridor with three penetrations of aggregate equipment, 10LC – logging corridor with ten penetrations of aggregate equipment, RLC – recultivated logging corridor, MLC – main logging corridor, CCA – clear-cutting area, C – control site. A dash means that soil samples were not collected.

составу ($J=0,60-0,65$). В ельнике и березняке зарегистрировано по 14 таксонов, в елово-сосновом сообществе – десять групп. Индекс разнообразия Шеннона (H) несколько выше на ПП1 и ПП2 (2,1 и 2,0 соответственно), чем на ПП3 (1,8). Структура сообществ почвенных беспозвоночных без особых различий, на всех ПП доминировали личинки двукрылых (Diptera) и мягкотелок (Cantharidae). В ельнике не зарегистрированы личинки жуужелиц (Carabidae), которые есть в елово-сосновом сообществе и березняке. На (E1) и (Tr) позициях катены не отмечены тараканы (Blattoptera) и мокрицы (Isopoda), встреченные в березняке. Эти группы беспозвоночных населяют подстилку широколиственных лесов, где занимают доминантные позиции, вытесняя других беспозвоночных, при этом не характерны для среднетаёжных лесов. Но в березняке не обнаружены основные деструкторы лесной подстилки в таёжной зоне – дождевые черви (Lumbricidae), обеднён состав фитофагов, среди которых нет полужесткокрылых (Heteroptera) и трипсов (Thysanoptera). Вместе с тем, в березняке в два раза выше численность ещё одной важной группы деструкторов опада – диплопод (Diploroda), относительно ельника в верхней части катены (табл. 2).

В елово-сосновом сообществе на склоне катены диплоподы не выявлены. Группы Aranei, Lithobiidae, Staphylinidae, Elateridae, Coccidae, встреченные на всех ПП, составляют ядро почвенной фауны в среднетаёжных лесах.

Общая численность почвенной фауны наиболее высока на ПП1, несколько ниже на ПП3 и почти в 1,5 раза меньше на ПП2

(табл. 2). Соотношение трофических групп указывает на то, что сапрофаги и зоофаги составляют основу почвенных зооценозов до рубки (рис. 2).

В ельнике (ПП1) и березняке (ПП2) выявлено агрегированное распределение почвенных беспозвоночных, в елово-сосновом сообществе (ПП3) – случайное (табл. 3).

Почвенные зооценозы после рубки леса.

В первый год после проведения рубки зарегистрировано угнетение почвенной фауны по всей катене, на пасечных площадках. Число зарегистрированных таксонов сократилось в два раза, но состав фауны сходный ($J=0,57-0,75$). На ПП1 отмечено четыре таксона (Lithobiidae, Elateridae, Diptera и Thysanoptera), до рубки их было 14, сходство фауны до и после рубки лишь 29%. На склоне (ПП3) и внизу (ПП2) катены выявлено по семь таксонов. Сходство почвенных зооценозов на ПП3 и ПП2 до и после рубки составило 67 и 31% соответственно. Соотношение групп изменилось вследствие обеднения почвенной фауны, в число доминантов вошли Diptera, Lithobiidae, Coccidae, Thysanoptera. Выпали редкие и наиболее важные группы деструкторов опада (табл. 2). Ожидаемо снизился индекс Шеннона (H) на ПП1 (до 1,4) и ПП2 (до 1,7), таксономическое разнообразие беспозвоночных осталось прежним на склоне катены, ПП3 ($H=1,7$). Общая численность почвенной фауны снизилась в 3,5 (ПП2), 8 (ПП3) и более чем в 30 раз (ПП1) по сравнению с показателями, которые были до рубки. Самая высокая численность почвенной фауны отмечена на ПП2, внизу катены. После рубки снизилась численность зоофагов. Численность сапрофагов в верхней

Таблица 2 / Table 2

Состав и численность (средняя ± стандартная ошибка, экз./м²) почвенной фауны на катене
Composition and density (average ± standard error, ind./m²) of soil fauna on the catena

Таксон / Taxon	До рубки / Before clear-cutting			После рубки / After clear-cutting		
	ПП1 / P1	ПП3 / P3	ПП2 / P2	ПП1 / P1	ПП3 / P3	ПП2 / P2
Gastropoda	0,6±0,6	–	0,6±0,6	–	–	–
Lumbricidae	3,2±3,2	1,9±1,1	–	–	–	–
Diplopoda	2,6±1,2	–	5,8±3,1	–	–	–
Lithobiidae	12,2±3,5	7,7±2,1	9,6±2,8	1,3±0,9	3,2±1,3	5,1±1,8
Aranei	12,2±2,9	8,9±2,8	3,2±1,6	–	1,3±0,9	2,6±1,2
Carabidae, larv.	–	0,6±0,6	0,6±0,6	–	–	–
Staphylinidae	9,6±2,4	10,9±2,6	1,3±0,9	–	–	–
Elateridae, larv.	16,6±3,7	8,3±2,5	5,1±2,2	1,3±0,9	1,3±0,9	1,3±0,9
Cantharidae, larv.	14,1±4,1	48,0±18,2	23,1±7,0	–	0,6±0,6	–
Diptera, larv.	56,9±10,5	37,1±7,5	28,8±6,1	1,3±0,9	1,9±1,1	8,9±2,8
Coccidae	2,6±1,2	17,9±0,1	8,9±4,5	–	5,1±3,0	3,2±1,6
Hymenoptera, larv.	4,5±1,9	1,3±0,9	1,3±0,9	–	–	–
Formicidae	5,8±2,4	–	1,3±0,9	–	–	–
Heteroptera	3,8±2,3	–	–	–	–	1,9±1,1
Thysanoptera	1,9±1,1	–	–	0,6±0,6	5,1±1,5	3,8±1,7
Blattoptera	–	–	0,6±0,6	–	–	–
Isopoda	–	–	5,1±5,1	–	–	–
Число таксонов Number of taxa	14	10	14	4	7	7
Численность Total density	146,6±18,4	142,6±29,7	95,3±17,2	4,5±2,4	18,5±4,3	26,8±4,7

Примечание. Пробная площадь: ПП1 – ельник (El), ПП3 – елово-сосновое сообщество (Tr), ПП2 – березняк (Ac).
Прочерк означает, что таксон не зарегистрирован.

Note. Plot: P1 – spruce forest (El), P3 – spruce-pine forest (Tr), P2 – birch forest (Ac). A dash means that taxon is not registered.

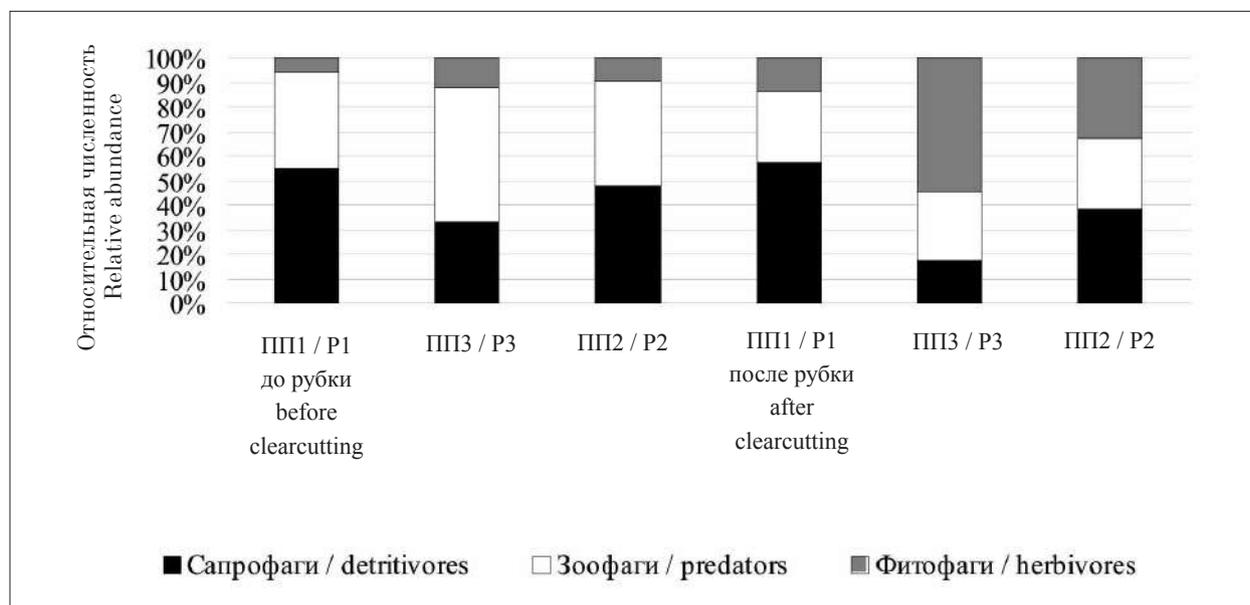


Рис. 2. Соотношение трофических групп беспозвоночных на катене: ПП 1 – ельник (El), ПП 3 – елово-сосновое сообщество (Tr), ПП 2 – березняк (Ac), до и после рубки
Fig. 2. The ratio of trophic groups of invertebrates on the catena: P1 – spruce forest (El), P3 – spruce-pine forest (Tr), P2 – birch forest (Ac), before and after clear-cutting

Таблица 3 / Table 3

Индекс агрегированности Кейси (I_c) для почвенных зооценозов на катене
Index of aggregation (I_c) for soil macrofauna in the catena

Группа / Groupe	До рубки Before clear-cutting			После рубки After clear-cutting		
	ПП1 / P1	ПП3 / P3	ПП2 / P2	ПП1 / P1	ПП3 / P3	ПП2 / P2
Сапрофаги / Detritivores	10,8	0,1	5,8	-2,6	-3,4	0,1
Зоофаги / Predators	2,3	0,2	11,8	-11,6	-2,2	-1,6
Фитофаги / Herbivores	1,8	0,3	11,1	-24	3,3	0,1
Почвенная фауна / Soil fauna	12,8	0,1	23,2	0,2	1,6	1,0

Примечание. Пробная площадь (ПП): 1 – ельник (El), 3 – елово-сосновое сообщество (Tr), 2 – березняк (Ac).
Note. Plot (P): 1 – spruce forest (El), 3 – spruce-pine forest (Tr), 2 – birch forest (Ac).

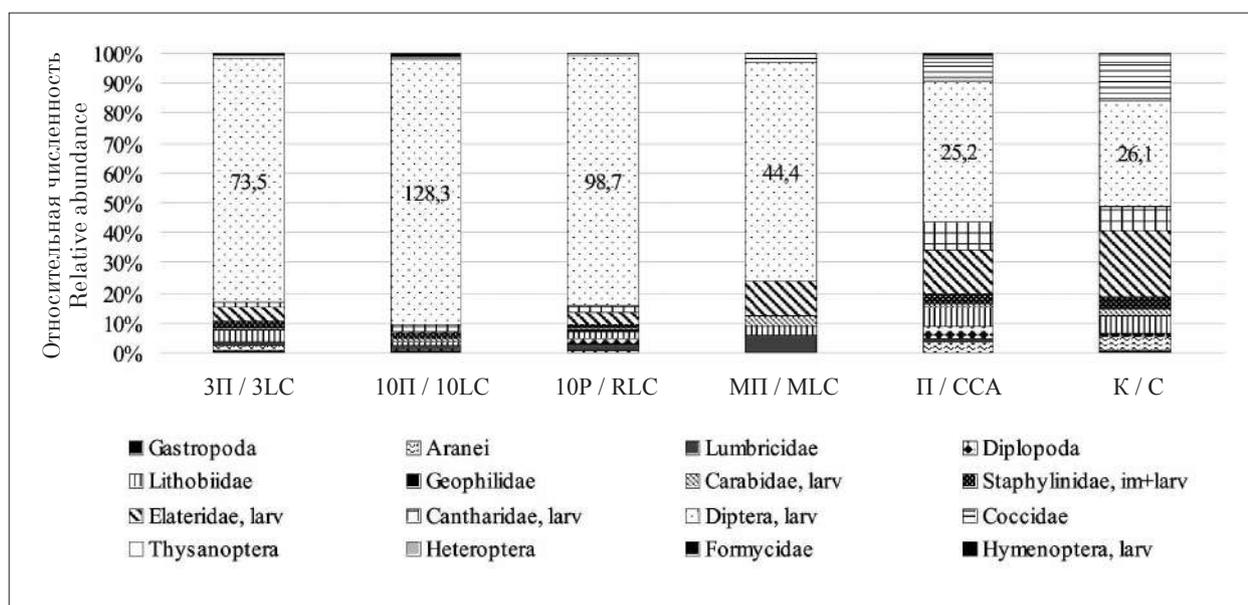


Рис. 3. Таксономическая структура почвенной фауны на технологических площадках: 3П – волок с тремя проходками техники, 10П – волок с 10 проходками техники, 10П – рекультивируемый волок, МП – магистральный волок, П – пасека, К – контроль
Fig. 3. Taxonomic structure of soil fauna on the technological sites: 3LC – logging corridor with three penetrations of aggregate equipment, 10LC – logging corridor with ten penetrations of aggregate equipment, RLC – recultivated logging corridor, MLC – main logging corridor, CCA – clear-cutting area, C – control site

части катены (ПП1) осталась прежней, за счёт личинок двукрылых и щелкунов, а на ПП3 и ПП2 уменьшилась. Численность фитофагов возросла на всех ПП (рис. 2). Очевидно резкое снижение индекса Кейси (I_c) для сообществ почвенных беспозвоночных (табл. 3). Достоверные значения, определяющие случайное распределение беспозвоночных, отсутствуют, и это подтверждает остаточный характер почвенной фауны в первый год после рубки, вследствие элиминации беспозвоночных.

Почвенные зооценозы на технологических площадках. Почвенные зооценозы пашек сохранили таксономическую структуру, близкую к контрольным площадкам. А для

почвенных зооценозов на трелёвочных волоках, несмотря на повышенную численность (средний показатель – 103,5 экз./м²) относительно контрольных и пасечных площадок, выявлены изменения таксономической и трофической структуры. Высокая численность беспозвоночных на волоках обусловлена доминированием личинок двукрылых (Diptera), которые являются временными г-стратегами и характерны для нарушенных местообитаний (рис. 3). Соотношение сапрофагов (с учётом личинок двукрылых) и зоофагов в ряду технологических площадок «К – П – 3П – 10П – 10П – МП» составило 1:1 – 3:1 – 7:1 – 10:1 – 13:1 – 15:1. В разы увеличилась численность

сапрофагов на технологических площадках со значимым механическим воздействием (10Р, МП). Соотношение сапрофагов (без учёта личинок двукрылых) и зоофагов на контрольных (К) и пасечных (П) площадках одинаково – 1:1 и совпадает с таковым для рекультивируемого волокна (10Р), где, кроме дождевых червей (2,7 экз./м²), отмечены кивсяки (2,1 экз./м²) и проволочники (4,8 экз./м²). Высокая численность Elateridae (7,1 экз./м²) и Lumbricidae (3,6 экз./м²), а также представленность зоофагов только семействами Lithobiidae (1,8 экз./м²) и Carabidae (1,8 экз./м²) определили соотношение сапрофагов и зоофагов на магистральном волокне (МП), равное 3:1. А на волокнах 3П и 10П соотношение сапрофагов (без учёта личинок двукрылых) и зоофагов составило 1:2 и 1:3.

Вероятно, большая степень механического воздействия техники на волокна 10Р и МП, а именно перемешивание относительно глубоких почвенных горизонтов с поверхностными, способствует вертикальному перемещению на поверхность беспозвоночных с продолжительным циклом развития (до 5 лет у проволочников) в почве. Вместе с тем, зоофаги (Lithobiidae, Carabidae, Staphylinidae, Cantharidae) активно перемещаются и мигрируют с непригодных для жизни участков на соседние или остаются в стадиях переживания (=микрорефугиумах) на волокнах 3П и 10 П, с меньшей антропогенной нагрузкой. Доля фитофагов на разных технологических площадках незначительна, относительно выше на контрольных (20% от фауны) и пасечных (10%) площадках, чем на волокнах (1–5%). Повышение численности фитофагов после рубки произошло за счёт снижения численности зоофагов и сапрофагов, из-за их элиминации из состава почвенных зооценозов.

Изменения почвенных зооценозов в первый год после рубки леса. Почвы бореальных лесов отличаются невысоким разнообразием беспозвоночных животных. Макрофауна еловых лесов состоит из 16 надвидовых таксонов, доминируют Aranei и Lithobiidae. Численность макрофауны в среднетаёжных ельниках относительно стабильна, её максимальные значения зарегистрированы в лесах зеленомошного и травянистого типа [12]. Почвенные зооценозы исследованного лесного массива до рубки характеризуются высокой численностью, экз./м² (146,6 – на ПП1, 142,6 – на ПП3, 95,3 – на ПП2), таксономическим богатством (10–14), доминированием личинок Diptera и Cantharidae, сходством состава фауны, фауны, равным соотношением сапрофагов и зоо-

фагов (1:1), агрегированным (ПП1 и ПП2, на верху и внизу катены) или случайным (ПП3, на склоне) горизонтальным распределением. Таксономический состав и соотношение трофических групп типичны для хвойных лесов подзоны средней тайги [12].

В первый год после рубки общая численность беспозвоночных на пасеках всех ПП резко снижается (4,5 – на ПП1, 18,5 – на ПП3, 26,8 – на ПП2), из состава фауны элиминируются отдельные таксоны (остается 4–7 таксонов), соотношение трофических групп на ПП1 прежнее, а на ПП3 и ПП2 изменяется за счёт повышения доли фитофагов, пространственное распределение беспозвоночных нарушено. Непосредственно после рубки наблюдается остаточный состав фауны, представленный группами беспозвоночных, типичных для среднетаёжных лесов. Такая трансформация почвенных зооценозов закономерна, так как в первые два года после рубки происходит разрушение лесной ассоциации. Из-за резкого изменения режима освещённости, увлажнения и теплообмена отмечается слабый процесс заболачивания почв [2, 4]. Начиная с момента сведения леса, численность беспозвоночных резко падает в 2–3 раза на лесосеках 1–3 лет по сравнению с коренным типом леса. Затем, на вырубках последующих лет, отмечается постепенное возрастание численности почвенного населения [13]. В первые годы после сплошнолесосечных рубок основу почвенной фауны составляют зоофаги (до 50%), после добровольно-выборочных рубок слабой интенсивности – фитофаги [4, 13]. Итак, основное влияние рубки леса на начальной стадии восстановительной сукцессии состоит в снижении общей численности макрофауны, сокращении систематических групп и изменении соотношения трофических групп.

На пасеках структура почвенных зооценозов в первый год после рубки близка к контрольным сообществам в лесу коренного типа. Это явление обусловлено двумя возможными источниками восстановления почвенной фауны непосредственно в первый год после рубки леса. Во-первых, возможно заселение пасечных участков животными, обитающими в ненарушенных условиях смежных территорий. Во-вторых, гетерогенность почвенной среды предполагает неоднородность её нарушения. Благодаря этому в формирующихся многочисленных слабо нарушенных участках выживает достаточно большая доля почвенной фауны [14]. На волокнах структура почвенных зооценозов упрощена, так как значительное уплот-

нение верхних горизонтов почвы, частичное исчезновение живого напочвенного покрова, появление на поверхности минерализованного слоя почвы, изменение светового режима и влажности, отсутствие слабо нарушенных участков приводят к ухудшению естественных условий существования представителей макрофауны [4]. Поэтому почвенные зооценозы на волоках характеризуются низким разнообразием по сравнению с пасаками в первый год после рубки леса.

Заключение

В первый год после рубки леса в подзоне средней тайги на начальной стадии восстановительной сукцессии наблюдаются существенные изменения численности, состава, трофической структуры сообществ беспозвоночных, которые указывают на трансформацию почвенных зооценозов, выпадение важных групп деструкторов и хищников из трофических сетей, снижение качества выполняемых ими функций. Важным условием для дальнейшего восстановления структуры и функций почвенных зооценозов является то, насколько сохранились травяно-кустарничковый ярус и подстилка в результате рубки леса. Чем меньше степень механического воздействия техники на волоках, тем оптимальнее условия для сохранения популяций почвенных беспозвоночных.

Работа выполнена в рамках темы НИР отдела экологии животных «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения», рег. № 122040600025-2.

Литература

1. Richter D. deB., Yaalon D.H. "The changing model of soil" revisited // Soil Sci. Soc. Am. J. 2012. V. 76. P. 766–778. doi: 10.2136/sssaj2011.0407
2. Дымов А.А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798. doi: 10.7868/S0032180X17070024
3. Siira-Pietikäinen A., Haimi J., Siitonen J. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods // For. Ecol. Manage. 2003. V. 172. No. 2–3. P. 339–353. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00811-8
4. Дорохов К.В., Шелуха В.П. Изменение видового состава и популяционной структуры почвенной мезофауны в результате низовых пожаров и рубок леса //

Вестник ПГТУ. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 4 (24). С. 31–47.

5. Kataja-aho S., Hannonen P., Liukkonen T., Rosten H., Koivula M.J., Koponen S., Haimi J. The arthropod community of boreal Norway spruce forests responds variably to stump harvesting // For. Ecol. Manage. 2016. V. 371. P. 75–83. doi: 10.1016/j.foreco.2016.01.025

6. Безкоровая И.Н., Антонов Г.И., Иванов В.В., Семенякин Д.А. Биологическая активность почв после сплошных рубок в сосняках Красноярской лесостепи // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 3–4. С. 238–242.

7. Кривошук Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 268 с.

8. Niemela J. Management in relation to disturbance in the boreal forest // For. Ecol. Manage. 1999. V. 115. P. 127–134. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00393-4

9. Ганин Г.Н. Почвенные животные Уссурийского края. Владивосток–Хабаровск: Дальнаука, 1997. 160 с.

10. Fahrig L., Merriam G. Conservation of fragmented populations // Conserv. Biol. 1994. V. 8. No. 1. P. 50–59. doi: 10.1046/J.1523-1739.1994.08010050.X

11. Česonienė L., Daubaras R., Tamutis V., Kaškonienė V., Kaškonas P., Stakėnas V., Zych M. Effect of clear-cutting on the understory vegetation, soil and diversity of litter beetles in scots pine-dominated forest // J. Sustainable For. 2019. V. 38. No. 8. P. 791–808. doi: 10.1080/10549811.2019.1607755

12. Колесникова А.Ф., Конакова Т.Н. Почвенная мезофауна бореальных лесов европейского северо-востока России // Евразийский энтомологический журнал. 2019. Т. 18. № 5. С. 312–319. doi: 10.15298/euroasentj.18.5.2

13. Матвеев В.А. Почвенная мезофауна сложных ельников и её изменение при рубке леса и смене пород // Научные труды заповедника «Большая Кокшага». 2011. № 5. С. 208–235.

14. Гонгальский К.Б. Перфугиумы как механизм восстановления почвенной фауны после нарушений экосистем // Russ. J. Ecosyst. Ecol. 2017. Т. 2 (4). doi: 10.21685/2500-0578-2017-4-3

References

1. Richter D. deB., Yaalon D.H. "The changing model of soil" revisited // Soil Sci. Soc. Am. J. 2012. V. 76. P. 766–778. doi: 10.2136/sssaj2011.0407
2. Dymov A.A. The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: A review // Pochvovedenie. 2017. No. 7. P. 787–798 (in Russian). doi: 10.7868/S0032180X17070024
3. Siira-Pietikäinen A., Haimi J., Siitonen J. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods // For. Ecol. Manage. 2003. V. 172. No. 2–3. P. 339–353. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00811-8
4. Dorokhov K.V., Shelukho V.P. Change of species composition and population structure of soil mesofauna

caused by creeping fires and timber felling // Vestnik PGTU. Series: Forest. Ecology. Nature Management. 2014. No. 4 (24). P. 31–47 (in Russian).

5. Kataja-aho S., Hannonen P., Liukkonen T., Rosten H., Koivula M.J., Koponen S., Haimi J. The arthropod community of boreal Norway spruce forests responds variably to stump harvesting // For. Ecol. Manage. 2016. V. 371. P. 75–83. doi: 0.1016/j.foreco.2016.01.025

6. Bezkorovaynaya I.N., Antonov G.I., Ivanov V.V., Semenyakin D.A. Biological activity of soils after partial felling in pine forests of the Krasnoyarsk forest-steppe // Khvoynye borealnoy zony. 2010. V. 27. No. 3–4. P. 238–242 (in Russian).

7. Krivolutskiy D.A. Soil fauna in ecological control. Moskva: Nauka, 1994. 268 p. (in Russian).

8. Niemela J. Management in relation to disturbance in the boreal forest // For. Ecol. Manage. 1999. V. 115. P. 127–134. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00393-4

9. Ganin G.N. Soil animals of the Ussuri region. Vladivostok–Khabarovsk: Dalnauka, 1997. 160 p. (in Russian).

10. Fahrig L., Merriam G. Conservation of fragmented populations // Conserv. Biol. 1994. V. 8. No. 1. P. 50–59. doi: 10.1046/J.1523-1739.1994.08010050.X

11. Česonienė L., Daubaras R., Tamutis V., Kaškonienė V., Kaškonas P., Stakėnas V., Zych M. Effect of clear-cutting on the understory vegetation, soil and diversity of litter beetles in scots pine-dominated forest // J. Sustainable For. 2019. V. 38. No. 8. P. 791–808. doi: 10.1080/10549811.2019.1607755

12. Kolesnikova A.F., Konakova T.N. Soil macrofauna of the boreal forests in the north-eastern part of European Russia // Euroasian Entomological Journal. 2019. V. 18. No. 5. P. 312–319 (in Russian). doi: 10.15298/euroasentj.18.5.2

13. Matveev V.A. Soil mesofauna of compound spruce forest and its changes caused by forest cutting and alternation of species // Nauchnye trudy zapovednika “Bolshaya Kokshaga”. 2011. No. 5. P. 208–235 (in Russian).

14. Gongalsky K.B. Perfugia as a mechanism of recovery of soil fauna after ecosystem disturbances // RJEE. 2017. V. 2 (4) (in Russian). doi: 0.21685/2500-0578-2017-4-3