



К.Б. Гонгальский

ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ И ПОЧВЕННАЯ ФАУНА



УДК 630.43: 631.467+631.468

Гонгальский К.Б. Лесные пожары и почвенная фауна. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 169 с.

Лесные пожары являются катастрофическим событием для обитателей лесной подстилки и почвы, при которых погибает почти вся фауна. На собственном и литературном материале показаны эффекты воздействия лесного пожара на крупных почвенных беспозвоночных. Рассмотрены острые, кратко- и долгосрочные последствия пожаров для структуры биоценозов и населения почвенных животных. Выделена группа пиротфильных видов, многочисленных на первых этапах послепожарной сукцессии. Проанализирована роль пространственной неоднородности среды и процесса горения при восстановлении сообществ после пожаров за счет перфугиумов. Предложена пространственно-временная модель восстановления сообществ почвенных животных на горячих.

Книга представляет интерес для почвенных зоологов, энтомологов, экологов, специалистов по лесоразведению.

Рецензенты чл.-корр. РАН проф. Б.Р. Стриганова
д.б.н. Н.А. Рябинин

Ответственный редактор – акад. Г.В. Добровольский

ISBN 978-5-9906071-2-5

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2014
© Гонгальский К.Б., текст, иллюстрации, 2014
© ООО “КМК”, издание, 2014

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Введение	7
Предмет изучения – почвенная мезофауна	10
Глава 1. Роль пожаров в лесных экосистемах	13
1.1. Частота и распространение лесных пожаров	14
1.2. Лесные пожары и изменение климата	14
1.3. Пирогенные экосистемы	15
1.4. Роль пожаров в распространении биологических инвазий	16
1.5. Изменение структуры экосистем пожарами	17
1.6. Изменение свойств почв после лесных пожаров	18
1.7. Изменение структуры растительности после лесных пожаров	26
Глава 2. Последствия пожаров для почвенной фауны	28
2.1. Острые последствия пожаров	28
2.1.1. Выживание	28
2.1.2. Иммиграция. Пирофильные виды	36
2.2. Краткосрочные последствия пожаров	42
2.3. Долгосрочные последствия пожаров	43
2.4. Географические особенности восстановления почвенной фауны после пожара в европейской части средней тайги	60
Глава 3. Влияние пожаров на различные группы почвенных животных	63
3.1. Почвенная нано- и микрофауна	63
3.2. Почвенная мезофауна	65
Глава 4. Пространственная структура восстановления гарей	84
4.1. Размеры гарей	84
4.2. Краевой эффект	86
4.3. Пространственная неоднородность гарей	90
Глава 5. Практическое значение лесных пожаров	109
Глава 6. Синтез: Роль неоднородности экосистем в восстановлении сообществ почвенных животных после пожаров	127
6.1. Рефугиумы, микрорефугиумы, станции переживания и перфугиумы	128
6.2. Модель восстановления почвенной мезофауны на гарях	132
Заключение	134
Литература	137
Приложение 1	159
Приложение 2	162
Приложение 3	163

ПРЕДМЕТ ИЗУЧЕНИЯ – ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА

Работа выполнена на материале по почвенной мезофауне, однако далеко не все авторы придают одинаковое наполнение этому термину, поэтому важно определить размерные и таксономические категории беспозвоночных, о которых пойдет речь в данной работе. Определение, разработанное М.С. Гиляровым (1941, 1944, 1965, 1975) и вошедшее в отечественные руководства по почвенной биологии (Чернова, Былова, 1988; Звягинцев и др., 2005), констатирует, что мезофауна – это «часть животного населения почв с размерами, которые позволяют видеть этих животных простым глазом или под лупой и собирать их вручную». Соответственно, «... к микрофауне относят животных размером от 0,1 до 2–3 мм» (Гиляров, Криволицкий, 1985). В современных работах российских почвенных зоологов (напр., Потапов, Кузнецова, 2011) наметилась тенденция использовать западную размерную шкалу (Fenton, 1947; van der Drift, 1951). Термину «мезофауна» в таком случае соответствует «mesofauna», которое русифицируется в «макрофауна». Однако в данной книге используются традиционное для работ отечественных исследователей наполнение термина «мезофауна». К мезофауне относятся личинки насекомых, губоногие и двупарноногие многоножки, энхитреиды, дождевые черви и широкий круг животных, о которых будет сказано подробнее в фактологических главах (рис. 1). Почва для них является плотной средой, оказывающей значительное механическое сопротивление при движении. Они передвигаются в почве, расширяя естественные скважины, раздвигая почвенные частицы или роя новые ходы. Оба способа передвижения накладывают отпечаток на внешнее строение представителей мезофауны. У многих видов развиты приспособления к экологически более выгодному типу передвижения в почве – рытью с закупориванием за собой хода. Газообмен большинства видов данной группы осуществляется при помощи специализированных органов дыхания, но наряду с этим дополняется газообменом через покровы. У дождевых червей и энхитреид отмечается исключительно кожное дыхание. Роющие животные могут уходить из слоев, где возникают неблагоприятные для них условия. К зиме и в засуху они концентрируются в более глубоких слоях почвы, большей частью в нескольких десятках сантиметров от поверхности (Чернова, Былова, 1988; Добровольский, Трофимов, 2004).

В последние десятилетия стал актуальным вопрос о биогеоценотической роли почвенной фауны, ее участия в процессах разложения подстилки и органического вещества почвы. Точность учета мезофауны в таком случае стала важна для расчета эколого-экономических параметров: сколько углекислого газа выделяется при разложении опада в тех или иных природных условиях, каков вклад различных биомов, регионов и стран в «депонирование» излишнего углерода в естественных экосистемах и т.п. (Bengtsson et al., 1997; Huguenin et al., 2006; Lavelle et al., 2006; Decaëns, 2010). В эти оценки должны вовлекаться количественные данные о каждой размерной группе почвенной фауны и о численности/биомассе каждого из компонентов детритной пищевой сети. Зарубежные

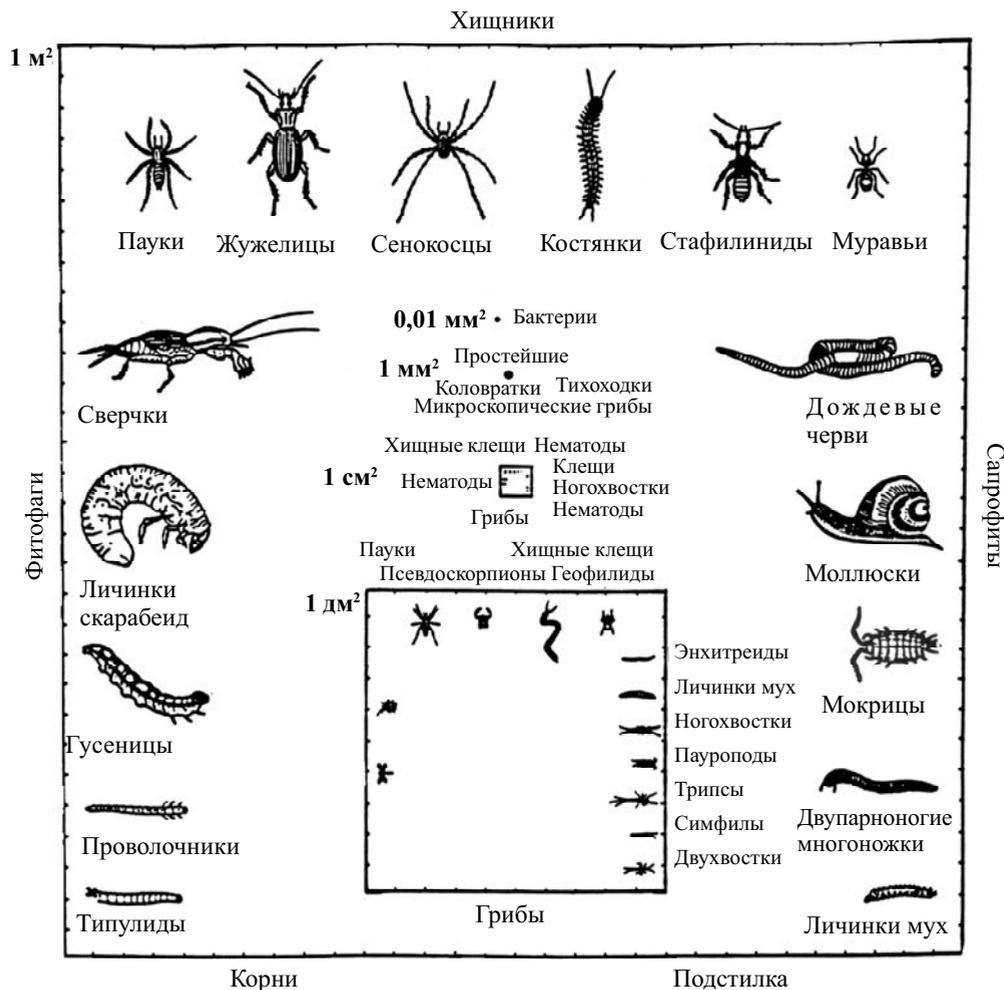


Рис. 1. Схема размерно-трофической системы почвообитающих животных (по: Eijssackers, 1994, с изменениями). К мезофауне относятся представители наибольшего квадрата.

почвенные зоологи учет и мезо- и микрофауны проводят с помощью эклекторов Туллгрена (Alef, Nannipieri, 1995; Römbke et al., 2006) в модификации Н.М. ван Страалена и П.С. Райнинкса (van Straalen, Rijninks, 1982). В такой конструкции по бокам контейнера для пробы проделаны отверстия диаметром 1–1,5 см, позволяющие крупным почвенным беспозвоночным покидать подсыхающую в эклекторе почву (подробнее см. Методы..., 2003) (рис. 2, вклейка).

Сравнение извлечения почвенной фауны вручную и с помощью эклекторов выявляет плюсы и минусы каждого из них. Численность, оцененная с помощью термоэклекторов, выше таковой по результатам ручной разборки в 2–10 раз (рис. 3). Помимо этого, использование термоэклекторов позволяет обнаруживать некоторые мелкие таксоны (трипсы, щитовки, ранние возраста личинок двукрылых и жесткокрылых, ювенильные пауки). С другой стороны, выгонка термоэклекторами занижает результаты учета дождевых червей, моллюсков и некоторых других крупных групп. Большинство

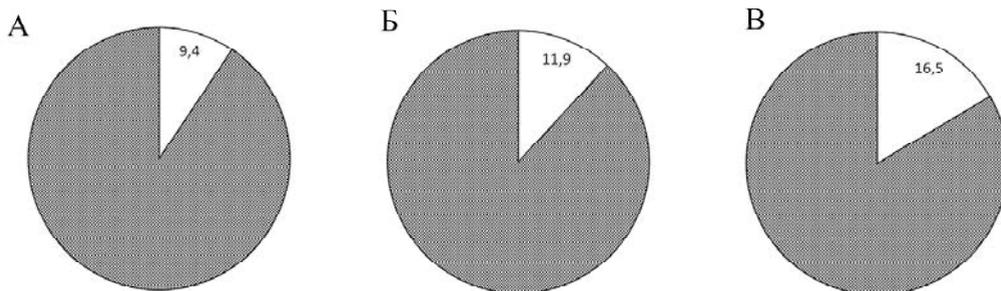


Рис. 3. Соотношение численности почвенной мезофауны, полученной методами ручной разборки (белая заливка) и экстракции (серая заливка). Величина, полученная методом экстракции, принята за 100% для каждого из трех типов почв: дерново-подзолистых (А), оторфованных подзолистых (Б) и бурых лесных (В). В подсчет не включены дождевые черви.

результатов, представленных в данной работе, получены с использованием эклекторов ван Страалена – Райнинкса.

Таксономическое наполнение этой размерной категории также не всегда однозначное: например, длина тела у многих коллембол (например, *Entomobryidae*) зачастую превышает 2 мм, но их не рассматривают как представителей мезофауны. С другой стороны, многие личинки младших возрастов двукрылых, жесткокрылых, а также взрослые трипсы, тли, жуки могут быть чрезвычайно мелкими (см., например, Полилов, 2008), что фактически переводит их в группу микрофауны. Таким образом, напрашивается вывод, что почвенные зоологи руководствуются не размерными, а таксономическими принципами отнесения той или иной группы к мезо- или к микрофауне. Использование эклекторов дает возможность учитывать мелких представителей мезофауны.

Отбор почвенных проб обычно проводят по слоям, при этом отделяют население подстилки, глубоких слоев почв от обитателей растительности. Однако послепожарные экосистемы, как будет показано ниже, фактически превращаются из трехмерных в двумерные, когда вся лесная растительность уничтожена, а послепожарная растительность на первых стадиях восстановления бывает представлена только моховым покровом (рис. 4, вклейка). В тонкой пленке жизни, оставшейся на гари, довольно сложно разделить настоящих почвенных животных и обитателей мохового покрова. Возможно, в этом и нет необходимости: любая почвенная экосистема является открытой (Стриганова, 1996), и даже в ненарушенном местообитании не всегда можно разделить топическую приуроченность беспозвоночных. Исходя из того, что в почвенные пищевые сети беспозвоночные вовлекаются независимо от того, питаются ли они мхом, или детритом, здесь будут рассмотрены в качестве почвообитающих все организмы, попадающие в пробу при взятии ее почвенным буром (рис. 4, вклейка).

ГЛАВА 1. РОЛЬ ПОЖАРОВ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

1.1. ЧАСТОТА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ

Пожары как естественный фактор изменения наземных сообществ встречаются с различной частотой в зависимости от биома. Хвойно-широколиственные леса выгорают с частотой от 50 до 200 лет, для таежных и горных лесов период между пожарами увеличивается до нескольких сотен лет (Громцев, 1988; Niklasson, Granström, 2000). Как правило, пожары малой интенсивности на небольшой площади довольно часты, в то время как сильные пожары на большой площади явление редкое, последние составляют менее 10% (Борисенков, Пасецкий, 1988).

Человеческая деятельность приводит к росту числа и площади пожаров (Lehtonen, Kolström, 2000; Wallenius et al., 2004), особенно сильно это проявляется в тропических регионах. Постоянно нарушая фрагментированные окраины лесов, пожары приводят к уменьшению общей площади лесов, снижая качество экологических функций экосистем и экономический потенциал лесных ресурсов. По подсчетам (Cochrane, 2003), суммарные выбросы углерода от пожаров могут достигать 41% выбросов от сжигаемого углеводородного топлива (для 1997–1998 г.). Было отмечено, что во время Эль-Ниньо пантропические пожары бывают значительно более интенсивными. Двайр с соавт. (Dwyer et al., 1999) представили анализ пожаров на Земном шаре с апреля 1992 по март 1993 г.: тропические леса за этот период горели чаще бореальных. Анализ восстановления лесов Аляски в течение 16 лет после пожаров на основе снимков LandSat представлен в работе (Epting, Verbyla, 2005). Авторы использовали индекс соотношения лиственных и хвойных пород для предсказания скорости восстановления гарей. С. Конард и Г.А. Иванова (Conard, Ivanova, 1997) считают, что большинство оценок ежегодно сгорающих в России лесов занижено. Судя по частоте пожаров и общей площади бореальных лесов, в России сгорает не менее 12 млн га ежегодно.

В исследованиях по восстановлению частоты пожаров на определенной территории используются дендрохронологические методы, дающие очень точные результаты (Санников и др., 1990; Wallenius et al., 2004). Примером определения истории пожаров может служить работа в заповеднике Эльдерфален, недалеко от Осло (Норвегия) (Groven, Niklasson, 2005). На западе заповедника между 1511 и 1759 гг. произошло 55 пожаров на площади в 200 га, со средней частотой 10,5 лет (рис. 5). Между 1759 и 1822 гг. произошло только три пожара. Авторы предполагают, что высокая частота пожаров в первый из рассмотренных периодов была связана с началом сельскохозяйственной активности населения, хотя подсечно-огневое земледелие не могло прийти даже в Норвегию так поздно. Практически полное прекращение пожаров в начале 19 в. авторы связывают с возросшей стоимостью древесины, что побуждало крестьян сохранять лес от пожаров. Не известно, так ли это, но в современной Скандинавии

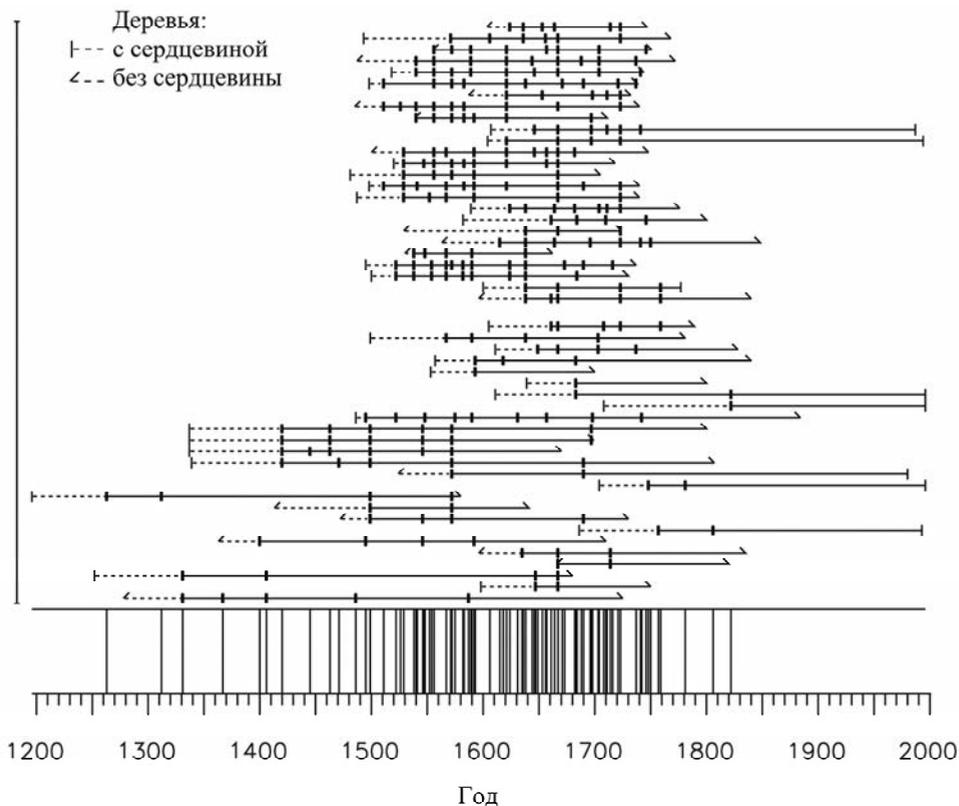


Рис. 5. Частота пожаров в окрестностях Осло (Норвегия) по данным дендрохронологического метода (по: Groven, Niklasson, 2005). Горизонтальные линии – жизнь отдельных деревьев, вертикальные штрихи – пожары.

динавии охраной лесов от пожаров так увлеклись, что поставили на грань исчезновения многие нуждающиеся в горелых биотопах виды растений и животных (см. главу 2.1.2).

Высокая частота пожаров практически во всех типах лесных экосистем свидетельствует о тотально пирогенном характере практически всех наблюдаемых на нынешний момент лесов. Даже наблюдаемые в настоящее время переспелые леса со значительной вероятностью претерпели стадию восстановления после пожара, поэтому фактически любую ненарушенную экосистему можно рассматривать как конечную стадию пирогенной сукцессии, что подтверждается и на анализе почв. М.В. Бобровским (2010) показано, что все лесные почвы содержат включения угля, свидетельствующего о бывших пожарах.

1.2. ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ И ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА

С изменением климата связывают возможное изменение режима лесных пожаров и его воздействие на видовое разнообразие экосистем и миграции видов (Flannigan et al., 2000). Взаимодействие естественных нарушений лесных экосистем – пожаров, ветровалов, вспышек численности насекомых – традиционно было в пределах есте-

ственной вариабельности, не приводя к дополнительным нарушениям структуры экосистем даже при их сочетании (Dale et al., 2001). Однако, например, пожар в Йеллоустонском парке в 1988 г. уничтожил 250 тыс. га из-за длительной жаркой погоды до пожара и сильного ветра во время пожара (Renkin, Despain, 1992). К середине нынешнего века предсказывают усиление континентальности климата, что может привести к более частым и/или разрушительным лесным пожарам. Таким образом, в будущем повышение температуры воздуха и увеличение связанных с ним числа катастрофических природных явлений (наводнений, засух), может привести к усилению интенсивности лесных пожаров и более тяжелым их последствиям для лесных экосистем.

С.А. Коллинз и М.Д. Смит (Collins, Smith, 2006) рассмотрели в разном масштабе (10, 50 и 200 м²) влияние выпаса и пожаров разной интенсивности (раз в 1, 4, 20 лет) и показали, что эффекты этих нарушений не зависели от масштаба. Пространственная и временная гетерогенность были минимальными на ежегодно выжигаемых участках и максимальны на выжигаемых раз в 20 лет. Выпас снижал пространственную гетерогенность и повышал временную гетерогенность на всех масштабах.

Почвы даже на сильно выгоревших участках могут быть важным источником поступления CO₂ в атмосферу при повышении температуры воздуха при глобальном потеплении, что было продемонстрировано в эксперименте с повышением температуры почвы на 0,4–0,9 °С на Аляске (Bergner et al., 2004). В Сибири при пожарах эмиссия углерода составляет 20–35 т/га, в зависимости от особенностей пожара (Брюханов, Верховец, 2005).

Согласно многочисленным работам, частота лесных пожаров возрастает и прогноз на будущее негативный. Изменения климата влекут за собой, среди прочих катастрофических событий, и возрастание крупных лесных пожаров.

1.3. ПИРОГЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Несмотря на катастрофический характер, для ряда экосистем пожары являются естественным циклическим фактором. В степных экосистемах они регулируют количество растительного опада, который не успевают перерабатывать фито- и сапрофаги (Гусев, 1988; Bond, Keeley, 2005). Средиземноморские экосистемы подвержены периодическим пожарам разной природы, и многие виды обитающих здесь животных и растений адаптированы к такому режиму. В частности, приморская сосна (*Pinus maritima*) обладает толстой корой и коротким жизненным циклом (Fernandes, Rigolot, 2007). Пирогенным характером экосистем объясняется, вероятно, и происхождение коры пробкового дуба (Keeley, 1986): частые и слабые пожары не повреждают древесной за счет устойчивой к огню и хорошо теплоизолирующей пробки. Разные виды растений и животных могут быть зависимы от пожаров на разных стадиях своего жизненного цикла. Некоторые древесные растения прорастают из семян только после термического шока, некоторые зацветают только на горяч. В частности, зависимость от стадии пирогенной сукцессии была отмечена у лиственницы Гмелина (Цветков, 2004). Для сосны обыкновенной отмечено существование циклов, определяемых пожарами (Санников, 1983).

Во Флориде (США) антропогенная нагрузка приводит к фрагментации пирогенных экосистем, и снижается естественная частота пожаров: при покрытии 10% терри-

тории антропогенным ландшафтом частота пожаров падает на 50% (Duncan, Schmalzer, 2004). Казалось бы, это позитивное изменение в сторону уменьшения количества пожаров в экосистемах, страдающих от огня, однако эти экосистемы теряют исходно высокий уровень биоразнообразия за счет видов, адаптированных к пирогенной стадии. Большинство пожаров, возникающих в России, – антропогенного происхождения, поэтому в бореальных лесах нашей страны фрагментация приводит к обратным последствиям: чем выше антропогенная фрагментация экосистем, тем выше вероятность возникновения лесного пожара (Mollicone et al., 2006).

С. Арчибалд с соавт. (Archibald et al., 2013) предложили классификацию экосистем по их пирогенности, предложив термин «пиром» для разных типов пирогенных экосистем. Авторы создали карту пиромов в мировом масштабе. Согласно их данным, пять типов выделенных пирогенных экосистем составляют около 24% поверхности суши.

1.4. РОЛЬ ПОЖАРОВ В РАСПРОСТРАНЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ

Важной экологической проблемой современной экологии и биогеографии является распространение видов, не характерных для тех или иных экосистем, на новых для них территориях (Дгебуадзе, 2000; Sax et al., 2007). Геоботаники уже довольно давно обозначили эту проблему, в том числе и в связи с естественными пожарами. В ряде случаев вновь образовавшиеся местообитания после пожаров начинают заселять не аборигенные виды, а виды-вселенцы, распространяясь впоследствии из этих анклавов в окружающие естественные экосистемы (D'Antonio, Vitousek, 1992). В частности, в средиземноморские редколесья по гарям проникает дерновинный злак *Ampelodesmos mauritanica*, который благодаря нехарактерной для средиземноморья жизненной форме меняет структуру экосистем (Grigulis et al., 2005). Повреждение живых деревьев пожарами дает почву для инвазии в сообщества грибов патогенных видов, что было продемонстрировано на ксилофильных видах грибов на Южном Урале (Сафонов, 2006). Несмотря на то, что почвенные биологи уже столкнулись с проблемой инвазий видов-беспозвоночных (Bohlen et al., 2004; Tiunov et al., 2005; Гонгальский и др., 2013), вопросу проникновения их через свежие гари, насколько нам известно, еще никто не уделял внимания. Вероятно, данное направление – одно из перспективных в исследованиях экологии почвенных животных.

Для вечнозеленых широколиственных (лавролистных) деревьев, распространившихся по склонам Альп в Швейцарии и Германии из садов и парков, пожары, наоборот, являются единственным сдерживающим фактором дальнейшей инвазии в отсутствие климатических экстремумов (Grund et al., 2005). Аналогично, использование выжиганий в степи способствует сохранению травяной растительности, не давая зарастать степи кустарниками и фруктовыми деревьями. В США таким образом пытаются бороться с инвазивным видом дождевых червей *Amyntas agrestis*: выжигания зараженных лесов в конце осени или зимой способствуют уничтожению зимующих коконов (Ikeda et al., 2012). Сохранение исходного состояния экосистемы с помощью выжиганий, в данном случае, препятствует инвазиям чужеродных видов. Таким образом, гари могут играть двоякую роль в распространении инвазивных видов: с одной стороны они могут быть своеобразными воротами в экосистемы для видов-вселенцев, а с другой – использоваться для уничтожения локально распространенных чужеродных видов.

1.5. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЭКОСИСТЕМ ПОЖАРАМИ

В зависимости от характера возгорания и состава лесной растительности пожары подразделяются на низовые, верховые и подземные. По интенсивности горения лесные пожары подразделяются на слабые, средние и сильные. В свою очередь, низовые и верховые пожары по характеру горения делятся на беглые и устойчивые (Валендик и др., 1979).

Низовые пожары характеризуются горением лесной подстилки, лишайников, мхов, травы, опавших на землю веток и подлеска без захвата крон деревьев. Скорость движения фронта низового пожара составляет от 0,3–1 м/мин. (при слабом пожаре) до 16 м/мин. (1 км/ч) (при сильном пожаре), высота пламени – 1–2 м, максимальная температура на кромке пожара достигает 700–900 °С (Валендик и др., 1979). Низовые пожары делятся на беглые и устойчивые. При беглом низовом пожаре сгорает верхняя часть напочвенного покрова, подрост и подлесок. Такой пожар распространяется с большой скоростью, обходя места с повышенной влажностью, поэтому часть площади остается незатронутой огнем. Беглые пожары в основном происходят весной, когда просыхает лишь самый верхний слой легко горючих материалов. Устойчивые низовые пожары распространяются медленно, при этом полностью выгорает живой и мертвый напочвенный покров, сильно обгорают корни и кора деревьев, полностью сгорают подрост и подлесок. Устойчивые пожары возникают преимущественно с середины лета.

Верховые пожары развиваются, как правило, из низовых и характеризуются горением крон деревьев. Верховой лесной пожар охватывает листья, хвою, ветви и всю крону, может охватить (в случае повального пожара) травяно-моховой покров почвы и подрост. Верховые пожары, как и низовые, могут быть беглыми (ураганными) и устойчивыми (повальными). При беглом верховом пожаре пламя распространяется главным образом с кроны на крону с большой скоростью, достигающей 5–30 км/ч, оставляя иногда целые участки нетронутого огнем леса. При устойчивом верховом пожаре огнем охвачены не только кроны, но и стволы деревьев. Пламя распространяется со средней скоростью 5–8 км/ч, охватывая весь лес от почвенного покрова и до вершин деревьев. Температура горения при таком пожаре достигает от 900 до 1200 °С. Развиваются они обычно при засушливой ветреной погоде из низового пожара в насаждениях с низкоопущенными кронами, в разновозрастных насаждениях, а также при обильном хвойном подросте. Верховой пожар – это обычно завершающаяся стадия пожара. Такие пожары возникают при сильном ветре и опасны высокой скоростью распространения (от 10 до 30 км/ч). При повальном верховом пожаре огонь движется сплошной стеной от надпочвенного покрова до крон деревьев, благодаря чему лес выгорает полностью. При верховых пожарах образуется большая масса искр из горящих ветвей и хвои, летящих перед фронтом огня и создающих низовые пожары за несколько десятков, а в случае ураганного пожара иногда за несколько сотен метров от основного очага.

Подземные (почвенные) пожары в лесу чаще всего связаны с возгоранием торфа, которое становится возможным в результате осушения болот. Распространяются такие пожары со скоростью до 1 км в сутки, и могут быть малозаметны и прогорать на глубину до нескольких метров, вследствие чего представляют дополнительную опасность и крайне плохо поддаются тушению: торф может гореть без доступа воздуха и даже под водой. Для тушения таких пожаров необходима предварительная разведка.

Таблица 1. Скорость распространения, сила огня верховых, низовых и подземных пожаров разной силы (по: Валендик, 1979)

Параметр	Сила пожара	Низовые	Верховые	Подземные
Скорость распространения огня, м/мин.	Слабые	< 1	< 3	
	Средние	1-3	< 100	0,1-0,5
	Сильные	>3	>100	
Сила огня*, м	Слабые	0,5	-	< 0,25
	Средние	<1,5	-	0,25-0,50
	Сильные	>1,5	-	> 0,50

*Примечание: для низовых пожаров указана высота пламени, измеренная по нагару на стволах, для подземных – прогорание в глубину почвы.

Подземные пожары возникают как продолжение низовых или верховых лесных пожаров и распространяются по находящемуся в земле торфяному слою на глубину до 50 см и более. Горение идет медленно, почти без доступа воздуха, со скоростью 0,1–0,5 м/мин. с выделением большого количества дыма и образованием выгоревших пустот (прогаров). Поэтому подходить к очагу подземного пожара надо с большой осторожностью, постоянно прощупывая грунт шестом или щупом. Горение может продолжаться длительное время даже зимой под слоем снега.

Обобщая выше сказанное про типологию лесных пожаров, можно по скорости распространения, силе огня пожары разделить на слабые, средние и сильные (табл. 1).

По площади пожары подразделяются на несколько категорий:

- загорание — огнём охвачено 0,1–32 га;
- малый — 2–20 га;
- средний — 20–200 га;
- крупный — 200–2000 га;
- катастрофический — более 2000 га.

Средняя продолжительность лесных крупных пожаров в бореальной зоне составляет 10–15 суток при средней выгорающей площади 450–500 га (Валендик и др., 1979).

1.6. ИЗМЕНЕНИЕ СВОЙСТВ ПОЧВ ПОСЛЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ

Под действием пожара изменяются физические свойства почв. Высвобождение огромного количества энергии при горении иногда поднимает температуру почвы вплоть до 700–900 °С на поверхности, в то время как на глубине 15 см она достигает только 200 °С. Обычно при лесных пожарах малой интенсивности температура почвы на глубине 5 см не превышает 60 °С. Процессы потерь питательных веществ из почв во время и после пожаров можно разделить на пять групп (Fisher, Binkley, 2000):

- 1) окисление веществ почвы до газообразных форм;
- 2) испарение (возгонка) веществ почвы;
- 3) распыление частиц пепла с потоками горячего воздуха и ветром;
- 4) вымывание ионов из почвенных растворов после пожара;
- 5) эрозия почв.

Изменившиеся после пожара условия, в частности, обугливание поверхности почвы, и как следствие ее более сильное нагревание днем, приводят к увеличению амплитуды температур почвы: например, на гари в Канаде было отмечено повышение тем-

пературы на 6 °C на глубине 5 см (Neal et al., 1965). Пожары меняют краткосрочную доступность большинства питательных веществ (Guinto et al., 2001; Moretti et al., 2002). Благодаря пожарам pH почвенного раствора повышается, увеличивая подвижность некоторых соединений: большинства катионов, фосфора и азота. В связи с увеличением доступности некоторых питательных веществ, температуры и влажности почвы процессы микробного разложения на горячих ускоряются (Cleve et al., 1983), однако интенсивность процессов нитрификации снижается и восстанавливается через довольно долгое время (Chogomanska, DeLuca, 2002). При этом последствия пожаров на продуктивность почв в долгосрочной перспективе не всегда однозначны (Fisher, Binkley, 2000). Обобщение представлений о воздействии лесных пожаров на почвы приведены в таблице 2.

Горение неоднородно в пространстве. Неоднородность естественных экосистем показана многими сотнями работ, причем неоднородность носит различный масштаб как в пределах биоценоза, так и между природными зонами (Карпачевский, 1981; Стриганова, 2005, 2009; Покаржевский и др., 2007). Примеров неоднородности самих пожаров в литературе также довольно много. В Испании (Gimeno-Garcia et al., 2004) оценивали пространственную вариабельность температуры пламени при горении средиземноморского редколесья, учитывая при этом растительную биомассу (рис. 6). Диапазон температур в почве при горении составил от 150 до 600 °C в пределах участка 4×20 м. Аналогичные данные по гетерогенности горения показаны и в отечественной литературе (Тарасов и др., 2008).

Обзор Х. Гонсалес-Перес с соавт. (Gonzalez-Perez et al., 2004) свидетельствует о том, что органическое вещество почвы, которое не сгорело до минеральной компоненты, переходит в т.н. «пироморфный гумус» и уголь, которые чрезвычайно устойчивы как к окислению, так и к вовлечению в биологические процессы. Уголь, по их данным, имеет практически неограниченное время жизни в почве; достоверно датированные образцы оцениваются максимум в 360 млн лет. Присутствие различных количеств относительно инертного угля в почве влияет и на почвообитающие организмы. Уголь активизирует развитие и активность микоризы (Harvey et al., 1980), выступает как сильный сорбент фенольных соединений, которые подавляют всхожесть семян и рост проростков (Zackrisson et al., 1996; Wardle et al., 1998), а также, по некоторым наблюдениям, его присутствие усиливает почвенное дыхание на участках произрастания растений, богатых фенольными смолами (в частности, вересковых) (Wardle et al., 1998). Другие авторы отмечают снижение активности и численности микробных популяций в почвах тропических листопадных лесов, а также в негорелых почвах, удобренных золой (Garcia-Oliva et al., 1999). В долгосрочной перспективе присутствие угля в почве приводит к деградации гумуса (Wardle et al., 2008).

Дж. Харден с соавт. (Harden et al., 2006) исследовали изменение свойств почв на многолетней мерзлоте и вне ее при пожаре на Аляске. Несмотря на рабочую гипотезу, предсказывавшую различия на двух участках, глубина сгорания на этих участках была одинаковой. Тем не менее, авторы предполагают, что многолетняя мерзлота влияет на восстановление экосистем после пожаров, т.к. на участках на мерзлоте органический горизонт мощнее.

К. Брай (Brue, 2006) исследовал физико-химические свойства почв после 12 лет ежегодных выжиганий прерий в Арканзасе (США). Плотность, электропроводность почвы и содержание экстрагируемых P, Na, Fe и Mn статистически значимо снизи-

Таблица 2. Влияние пожаров на свойства лесных почв
(по: Certini, 2005; Перевозникова, Иванова, 2007 и др.)

Физические, физико-химические и минералогические свойства	
Водоотталкивающая способность	увеличивается из-за образования на глубине в несколько см водоотталкивающего слоя, что снижает водопроницаемость почвы и приводит к усиленному стоку и эрозии
Стабильность структуры	уменьшается комплексность как результат сгорания органических веществ
Плотность	увеличивается из-за разрушения агрегаций и заполнения пор частицами золы и распространившихся глинистых частиц: в результате падают порозность и водопроницаемость
Гранулометрический состав	напрямую не влияет, но усиливающаяся послепожарная эрозия может приводить к вымыванию тонких фракций
pH	в некальцинированных почвах возрастает, хотя и ненадолго: из-за выделяющихся щелочных катионов (Ca, Mg, K, Na), связанных до пожара с органикой
Минералогический состав	меняется, но только при температурах выше 500°C
Цвет	темнеет из-за образования угля или краснеет из-за образования оксидов железа
Температурный режим	меняется временно из-за отсутствия растительности и потемнения поверхности почвы (альbedo уменьшается). Контрастность среднесуточных и сезонных температур увеличивается, прогреваемость почвы в целом выше
Химические свойства	
Количество органического вещества	уменьшается после пожара, но в долгосрочной перспективе превышает исходные показатели
Качество органического вещества	меняется значительно, с относительным увеличением фракции, неподвергаемой биохимическим реакциям. Это происходит как из-за селективности сгорания (листьев, веток и т.п.) и новообразования ароматических и высоко полимеризованных (гумусо-подобных) соединений. Обугленный материал, образующийся при неполном сгорании, обладает высокой устойчивостью в течение веков и даже тысячелетий
Доступность питательных веществ	возрастает резко, но краткосрочно. <i>Органический азот</i> (недоступный, обычно равный по содержанию общему азоту почвы) частично волатилизуется, частично минерализуется в аммоний, – форму, доступную для биоты. Аммоний адсорбируется на отрицательно заряженных минеральных и органических соединениях и со временем биохимическим путем превращается в нитрат, который, не будучи вовлечен в биологические молекулы, легко вымывается из почвы. Доступность азота падает до предпожарных значений в течение нескольких лет. <i>Органический фосфор</i> минерализуется до ортофосфата, который нелетуч. Потери с вымыванием также минимальны, но если он не поглощен биотой, то постепенно трансформируется в менее биологически доступные минеральные формы. <i>Кальций, магний и натрий</i> становятся ненадолго значительно более доступными

Таблица 2 (окончание)

Химические свойства	
Обменная способность	уменьшается пропорционально потерям органического вещества
Способность связывать основания	возрастает как следствие выделения оснований из сгорающей органики

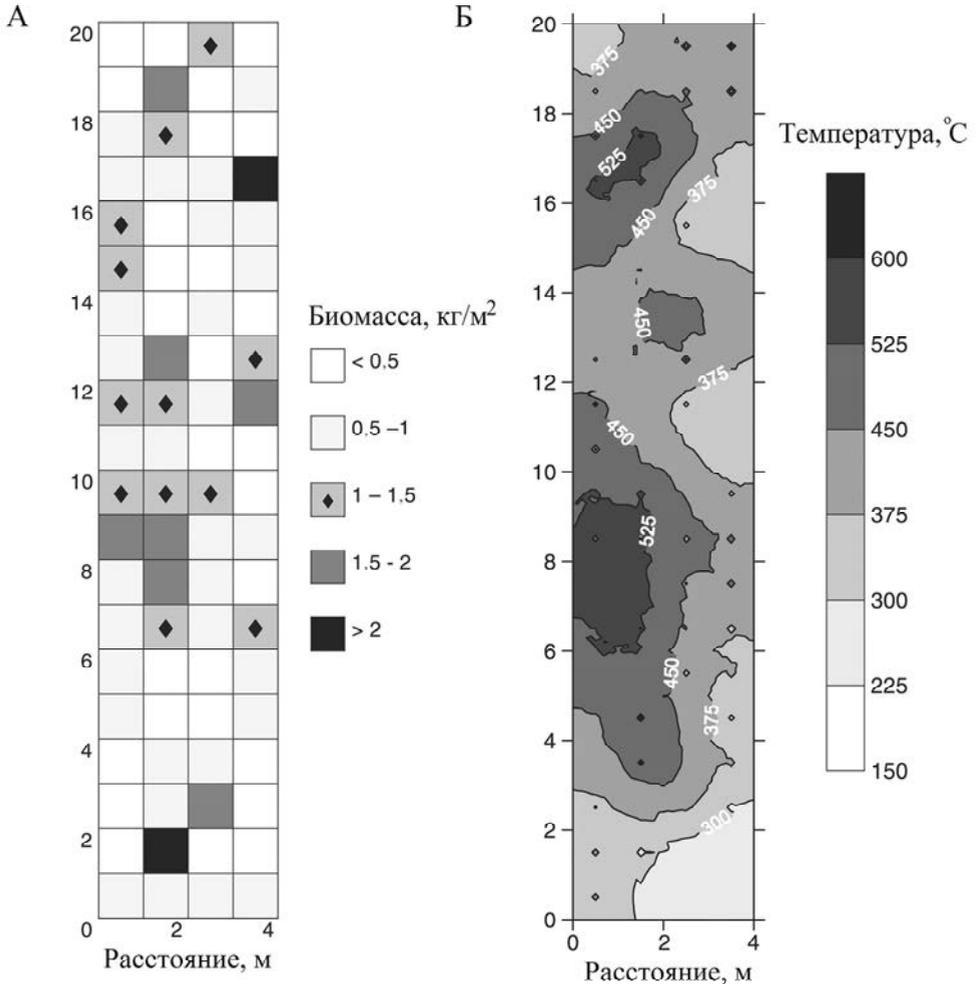


Рис. 6. Распределение (А) биомассы лесной подстилки (г/м²) до пожара и (Б) температуры почвы во время пожара (°С) в Испании (Gimeno-García et al., 2004).

лось, в то время как содержание органического вещества, азота, углерода и отношение С/Ν увеличилось. Автор по ряду других параметров полагает, что несмотря на естественный характер выжиганий прерий, проводить такие мероприятия лучше не ежегодно, а реже, что позволит увеличить продуктивность почв.

Содержание углерода и активность фосфатазы, α-глюкозидазы, фенолоксидазы, хитиназы и L-глутаминазы в дубовом лесу в Огайо (США) в целом не различались

между горелым и негорелым участками в течение вегетационного сезона (Voerner et al., 2005). Однако при более детальном рассмотрении оказалось, что к осени на горелых почвах падает содержание углерода и снижается L-глутаминовая активность.

Почвенные микроорганизмы. Одним из основных компонентов почвенных экосистем является почвенная микрофлора, которая выступает как ресурс питания почвенных животных (Криволицкий, Покаржевский, 1990; Звягинцев и др., 2005; Lavelle, Spain, 2001). Наиболее активно изучалось влияние пожаров на почвенные грибы. Анализ микроорганизмов почв в сосняках Лапландского заповедника, подвергшихся пожару 80, 200 и 300 лет назад (Никонов и др., 2006), показал, что минимальная биомасса наблюдалась в наиболее молодом лесу. В процессе пирогенной сукцессии почвенные микробсообщества сосновых лесов обогащаются актиномицетами, базидиомицетами и бактериями, тогда как численность и биомасса беспряжковых практически не меняется. Сходные тенденции обнаружены в сообществе ксилофильных грибов, а также показано, что роль грибов, заселяющих непосредственно обугленную древесину, остается в сообществе незначительной (Сафонов, 2006).

По результатам долгосрочного эксперимента (Bastias et al., 2006), проводившегося в склерофильном лесу в Квинслэнде (Австралия) на участках, выжигавшихся каждые два или четыре года с 1972 г., и контрольных участках, в верхнем 10-см горизонте почвы грибные сообщества статистически значимо различались между всеми тремя режимами. В отличие от верхнего, горизонт 10–20 см практически не отличался по составу сообществ почвенных грибов. В одном из недавних обзоров (Cairney, Bastias, 2007) рассматривается несколько десятков работ, посвященных воздействию пожаров на почвенные грибы (табл. 3). Меняются состав грибных сообществ и заселенность корней микоризными грибами после пожаров, но в основном эти изменения наблюдаются в верхних горизонтах почвы. В случае повторных пожаров изменения более интенсивны, чем при более сильных однократных пожарах.

В исследованиях О.Е. Марфениной (2005) из верхних горизонтов почв свежих таежных пожарниц в Юганском заповеднике в Западной Сибири выделялись в основном темноокрашенные грибы. Помимо собственных данных, автор провела обзор литературы по восстановлению грибов на горячих, в основном, в Северной Америке. Из обзора видно, что, несмотря на сложность и условность сопоставления влияния различных антропогенных факторов на почвенную микробиоту, тем не менее, прослеживаются некоторые общие закономерности изменения состава и структуры почвенных микроскопических грибов после пожаров.

Низовые пожары резко изменяют соотношение основных групп микроорганизмов микробных комплексов, особенно в верхнем слое почвы. В первый год после выжигания в микробном комплексе практически исчезает вегетативный мицелий грибов. Среди бактерий начинают преобладать виды, использующие минеральный азот. Возрастает олиготрофность почв. В последующие после пожара годы происходит возрастание численности микроорганизмов всех групп, за исключением микромицетов (причем в поверхностном слое почвы эти процессы идут быстрее). Это происходит из-за увеличения зольности почвы и уменьшения ее кислотности, что благоприятствует бактериям в конкуренции с грибами (Безкорвайная и др., 2005, Мордкович и др., 1997). Это подавляет численность почвенных микроартропод, которые в большинстве своем являются мицетофагами.

Изменения физических и химических свойств почв и в структуре населяющих их сообществ микроорганизмов настолько велики, что коренным образом отличают горе-

Таблица 3. Влияние пожаров на почвенные грибы (по: Cairney, Bastias, 2007, с изменениями и дополнениями)

Время после пожара	Грибы*	Тип пожара	Растительная ассоциация	Эффект			Источник
				2	3	4	
14 дней	Почвенные	Выжигание	Сухой склерофильный лес	Изменение структуры сообщества			Chen, Cairney, 2002
2 месяца	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Pinus banksiana</i>	Нет влияния на заселение корней			Nett et al., 1994
2-7 месяцев	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Tsuga heterophylla</i>	Уменьшение заселения корней			Schoenberger, Petru, 1982
2-12 месяцев	Микромитцы	Пожар	Лес из <i>Eucalyptus</i> spp.	Изменение структуры сообщества			Betucci, Alonso, 1995
2-25 месяцев	ЭМ	Выжигание	Вырубка леса из <i>Eucalyptus regnans</i>	Изменение структуры сообщества			Laanonen et al., 1999
3 месяца	АМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus ponderosa</i>	Усиление заселения корней			Korb et al., 2003
3 месяца	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus ponderosa</i>	Нет влияния на заселение корней			Korb et al., 2003
4 месяца	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus sylvestris</i>	Уменьшение заселения корней			Dahlberg et al., 2001
4-12 месяцев	АМ	Пожар	Лес из <i>Pinus pinaster</i> , <i>Ulex europaeus</i>	Уменьшение плотности и вариабельности пропагул			Vilarino, Afines, 1991
4-16 месяцев	ЭМ	Пожар	Лес из <i>Pinus rigida</i> , <i>Quercus</i> spp.	Уменьшение заселения корней			Buchholz, Gallagher, 1982
9 месяцев	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Pinus ponderosa</i>	Уменьшение видового разнообразия			Smith et al., 2005
11 месяцев	ЭМ	Выжигание	Лес из <i>Pinus ponderosa</i>	Уменьшение заселения корней			Stendell et al., 1999