На правах рукописи

САЙФУТДИНОВ РУСЛАН АЙРАТОВИЧ

ТАКСОЦЕНЫ НОГОХВОСТОК (HEXAPODA: COLLEMBOLA) В ПОЧВАХ, НАРУШЕННЫХ КАТАСТРОФИЧЕСКИМИ И ХРОНИЧЕСКИМИ ВОЗДЕЙСТВИЯМИ (НА ПРИМЕРЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ И РИСОВОДСТВА)

03.02.04 - Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2019

Работа выполнена на кафедре зоологии и общей биологии института фундаментальной медицины и биологии ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»

Научный руководитель: **Сабиров Рушан Мирзович**
кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой зоологии и общей биологии ИФМиБ КФУ

Научный консультант: **Зайцев Андрей Станиславович**
кандидат географических наук, старший научный сотрудник лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ РАН

Официальные оппоненты: **Лебедева Наталья Викторовна**
доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории орнитологии и паразитологии ФГБУН Мурманский морской биологический институт Кольского Научного Центра РАН

Таскаева Анастасия Анатольевна
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник группы экологии наземных и почвенных беспозвоночных отдела экологии животных Института биологии Коми научного центра УрО РАН

Ведущая организация: **Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Хабаровский Федеральный исследовательский центр Дальневосточного отделения Российской академии наук»**

Защита диссертации состоится «13» декабря 2019 г. в 12.00 часов на заседании диссертационного совета КФУ.03.01. при ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет» по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлёвская, 18.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского Казанского (Приволжского) федерального университета (http://kpfu.ru).

Автореферат разослан «_____» _____ 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук Порфирьев А. Г.

Общая характеристика работы

Актуальность исследований. Почвенная фауна – один из важнейших биологических ресурсов (Криволуцкий и др., 1985). Населяющие почву виды составляют до 95% биоразнообразия наземных экосистем (Bardgett, van der Putten, 2014; Orgiazzi et al., 2016). Сами почвенные сообщества представляют собой сложные системы, комплексное познание структуры и функционирования которых только начинается. Ввиду повсеместного распространения и значительной совокупной биомассы, почвенные животные являются ключевой функциональной частью как природных, так и антропогенных ландшафтов (Кузнецова, 2005; Wallwork, 1976). Принимая участие в процессах разложения органического вещества и круговороте химических элементов, они выполняют целый набор важнейших экологических функций, в том числе обеспечения устойчивости и продуктивности почв (Курчева, 1971; Bardgett, 2005; Filser et al., 2016; Wagg et al., 2014). Это достигается за счет сложных трофических и нетрофических (опосредованных) регуляторных механизмов между почвенной фауной и микроорганизмами (Стриганова, 1980). Последние в свою очередь обеспечивают до 95% круговорота веществ в биогеоценозах (Petersen, Luxton, 1982; Bardgett, 2005).

Коллемболы, или ногохвостки (Hexapoda: Collembola) – одна из наиболее перспективных модельных групп для сравнительных почвенно-экологических исследований (Hopkin, 1997). Благодаря высокой численности, повсеместному распространению и доказанной чувствительности к изменениям окружающей среды, они являются одной из наиболее часто исследуемых таксонов педобионтов (Greenslade, 2007). В настоящее время, наряду с анализом видового состава и других базовых характеристик таксоценов ногохвосток, активно применяется анализ спектра жизненных форм. В современных исследованиях неоднократно демонстрировалось удобство и высокая степень информативности этого показателя для индикации нарушений среды (Malmström, 2012; Coulibaly et al., 2017).

Нарушение почвенного покрова приводит к трансформации компонентов почвенной биоты и, соответственно, к изменениям в функционировании наземных экосистем (FAO, ITPS, 2015). Предполагается, что характер нарушения в результате разовых катастрофических и хронических воздействий на почву будет принципиально различаться (Bender et al., 1984). Для целей настоящей

работы нарушение почвенного сообщества как единого целого либо конкретного таксоцена почвенных организмов вследствие разового воздействия определено как временное сокращение биомассы, численности и видового состава почвенных организмов, после которого следует процесс восстановления до исходного состояния (Bengtsson, 2002). В случае же с хроническим воздействием, нарушенные почвы и находящиеся в них организмы, переходят в состояние нового динамического равновесия, при котором состав и функционирование компонентов почвенных экосистем находятся в пределах некоторых границ, определяемых воздействием, но, как правило, не возвращаются к исходному уровню (Bengtsson, 2002; Кузнецова, 2005).

Сокращение фаунистического и функционального разнообразия почвенной биоты при нарушениях увеличивает риск дестабилизации почвенных экосистем и, соответственно, связанных с ней биогеохимических процессов, что в свою очередь может привести к серьезному экологическому ущербу. Существует ряд работ, посвященных изучению влияния разных типов нарушений окружающей среды на таксономический и функциональный состав почвенных животных (Криволуцкий, 1994; Гонгальский, 2014; Coyle et al., 2017). Тем не менее остается неизученным вопрос о пространственной неоднородности хода упомянутых процессов в нарушенных почвах различных природных зон.

Один из возможных путей решения упомянутых проблем - проведение сопряженного анализа влияния пространственной изменчивости физико-географических условий окружающей среды и нарушений почвенного покрова различного типа на таксоцены репрезентативных модельных групп почвенных организмов (Криволуцкий, 1994). Такой подход позволяет оценить степень чувствительности таксономического и функционального состава почвенной фауны в целом к воздействиям различного типа в градиенте изменчивости природных условий.

Таким образом, перспективным и актуальным является проведение подобного анализа на примере коллембол. До сих пор остается неизученным вопрос об изменениях в спектре жизненных форм ногохвосток в зависимости от длительности и периодичности нарушающих среду воздействий. Также неизвестно, насколько зональная и региональная изменчивость физико-географических условий среды определяет характер изменения спектра жизненных форм в почвах, нарушенных разными типами воздействий. В качестве модельных разовых и хронических воздействий для

исследования были выбраны лесные пожары и рисоводство в связи с ростом их частоты и распространения на территории России в последние годы (Швиденко, Щепащенко, 2013). Также для подтверждения возможных принципиальных различий между почвами, нарушенными в результате разового и хронического воздействий, будет проведен их сравнительный анализ с воздействиями другого генезиса с использованием расширенного спектра собственных и литературных данных.

Степень разработанности проблемы.

Неоднородность пожаров, их продолжительность и глубина прогорания субстрата – факторы, определяющие влияние лесных пожаров на таксоцены коллембол (Malmström, 2010; Huebner et al., 2012). Однако влияние широтной зональности на изменения в сообществах почвенных животных в сгоревших лесах до сих пор не изучено (Zaitsev et al., 2016). Анализ спектра жизненных форм коллембол, применяемый в некоторых экологических исследованиях, демонстрирует высокий уровень информативности и дополняет полученные результаты, основанные на анализе общей численности и видового богатства (Malmström, 2012). Кроме того, спектры жизненных форм в отличие, например, от видового разнообразия, не обладают видовой специфичностью применительно к природным биомам, и это позволяет с их помощью анализировать сообщества в разных природных зонах (Moretti et al., 2017).

Сведения о ногохвостках в рисовых агроэкосистемах мира - отрывочны (Chang et al., 2013). Большинство исследований включают лишь данные об общей численности и видовом богатстве таксоценов коллембол. В России подобных работ практически нет (Сидоренко, 2011), и данный вопрос остается фрагментарно изученным.

Цель и задачи исследования.

Цель работы – оценить изменения в видовом составе, спектре жизненных форм и общей численности таксоценов коллембол в почвах, нарушенных двумя контрастными типами воздействий в разных физико-географических условиях.

Для достижения цели исследования необходимо решить следующие задачи:

1. Определить видовой состав и общую численность таксоценов коллембол в почвах, нарушенных разовым (на примере лесных пожаров) и хроническим (на примере интенсивного рисоводства) воздействиями;

2. Проанализировать обилие видов, принадлежащих к разным жизненным формам таксоценов коллембол в почвах, нарушенных и не нарушенных, упомянутыми выше разовыми и хроническими модельными воздействиями;

3. Сопоставить особенности видового состава и спектров жизненных форм таксоценов коллембол в почвах, нарушенных двумя модельными типами воздействий в разных регионах, и выявить универсальные изменения, не зависящие от пространственной изменчивости физико-географических условий среды;

4. На основе собственных результатов и данных, полученных из литературных источников, провести сравнительный анализ числа видов и общей численности таксоценов ногохвосток в почвах, нарушенных при разовом (катастрофическом) и хроническом воздействиях разного генезиса.

Научная новизна работы. Впервые на основе анализа видового состава и спектра жизненных форм таксоценов ногохвосток проведен сопряженный анализ влияния пространственной изменчивости физико-географических условий окружающей среды и контрастных по своему генезису типов нарушений (лесные пожары и интенсивное рисоводство) на функциональный состав почвенных ногохвосток. Впервые описана фауна коллембол в рисовых чеках Краснодарского края, Республики Калмыкия и юга Приморского края. Доказана высокая информативность спектров жизненных форм таксоценов коллембол в качестве индикатора нарушения почв в различных природных зонах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Исследование дополняет знания о фундаментальных процессах формирования и обеспечения устойчивости функционирования почвенных сообществ в нарушенных разными типами воздействий почвах. Изучены механизмы поддержания биологического разнообразия таксоценов почвенных животных при различных нарушениях (так называемые «community assembly rules», цит. по Diamond, 1975). Полученные данные углубляют понимание региональных и зональных особенностей процессов восстановления почвенной фауны после нарушений почвенного покрова. Результаты исследования могут использоваться для изучения закономерностей формирования сообществ почвенных животных в естественных и нарушенных экосистемах в зависимости от локальных и региональных особенностей природных условий.

Результаты исследования можно использовать при разработке комплексов ранней индикации нарушений и прогнозировании восстановления функционального потенциала нарушенных почв, а также при оценке прошлого экологического ущерба. В перспективе закладываются научные основы для стандартизации на национальном и международном уровнях алгоритмов оценки функционального потенциала почвенной биоты на основании анализа спектра жизненных форм таксоценов ногохвосток. Материалы диссертации используются в учебном процессе студентов института фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета, а также географического факультета Московского государственного университета.

Методология и методы исследования. Биологический анализ материала основан на традиционных и современных методах, применяемых в почвенно-зоологических исследованиях. Обработка данных проведена с использованием современного программного обеспечения и актуальных статистических методов.

Личный вклад автора. Материалом для диссертационного исследования стали личные сборы почвенных монолитов в течение двух полевых сезонов (2015, 2016 гг.) на территории восьми субъектов РФ (Мурманская область, Республика Карелия, Ленинградская область, Тверская область, Московская область, Краснодарский край, Республика Калмыкия и Приморский край). Автором полностью выполнены: определение коллембол до вида, статистический анализ данных и написание текста диссертации. Доля личного участия автора составляет не менее 90% от всего объема работ по подготовке диссертационного исследования.

Положения, выносимые на защиту:

1. Спектр жизненных форм таксоценов коллембол является более чувствительным показателем нарушения окружающей среды, чем общая численность или видовое богатство. Сокращение обилия поверхностных и собственно почвенных форм ногохвосток определяется не только продолжительностью, но и характером воздействия;

2. Почвы, нарушенные в результате хронического воздействия (интенсивное рисоводство), в отличие от разового (лесной пожар), характеризуются статистически значимым сокращением общей численности и числа видов таксоценов коллембол вне зависимости от исследованного региона;

3. Хроническое воздействие (интенсивное рисоводство), в отличие от разового (лесной пожар), нивелирует влияние пространственной изменчивости физико-географических условий среды и практически полностью определяет возможность и степень восстановления характеристик таксоценов ногохвосток.

Апробация работы. Результаты работы были представлены и проанализированы на национальных и международных конференциях: «III Полевая школа по почвенной зоологии и экологии для молодых учёных» (Архангельск, 30 сентября-4 октября 2013 г.), «XVII Всероссийское совещание по почвенной зоологии» (Сыктывкар, 22-26 сентября 2014 г.), «44-ое Ежегодное заседание экологического общества Германии, Австрии и Швейцарии» (Хильдесхайм, Германия, 8-12 сентября 2014 г.), «XVII Международный коллоквиум по почвенной зоологии» (Нара, Япония, 22-26 августа 2016 г.), «Актуальные вопросы биогеографии» (Санкт-Петербург, 9-12 октября 2018 г.), «XVIII Всероссийское совещание по почвенной зоологии» (Москва, 22-26 октября 2018 г.). Выводы, полученные после завершения основных этапов работы, были представлены на ежегодных итоговых конференциях Казанского университета (2014-2018 гг.) и семинарах института экологии животных «Актуальные проблемы экологии животных» в университете им. Юстуса-Либиха, Гиссен (2018-2019 гг.).

Публикации. По теме диссертационного исследования опубликовано 17 печатных работ, в т.ч. 7 статей - в журналах, рекомендованных ВАК РФ и включенных в системы цитирования WoS и Scopus, 10 статей – в прочих журналах и сборниках материалов конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка используемой литературы и приложения. Список литературы включает 254 работы (из них 59 на русском и 195 на иностранных языках). Общий объём диссертации - 144 страницы машинописного текста. Диссертация включает 10 таблиц и 26 рисунков.

Благодарности. Выражаю особую благодарность своему научному руководителю – к.б.н., доценту Р.М. Сабирову за постоянную поддержку и помощь при подготовке диссертационного исследования. Я искренне признателен научному консультанту к.г.н. А.С. Зайцеву за всестороннюю помощь и конструктивные замечания при написании данной работы. За неоценимую помощь при сборе и камеральной обработке материала благодарю моих коллег и единомышленников: К.Б. Гонгальского, Д.И. Коробушкина, С.В. Шахаб, А.Ю. Горбунову, Т.И. Язрикову, М.И.

Дегтярева, А.Н. Жадову (ИПЭЭ РАН), А.А. Зайцеву (ГОУ СОШ «Пятьдесят седьмая школа» г. Москвы) и Е.И. Карлика (ООО «АТС»). Я признателен д-ру Клеменсу Экшмитту (Университет им. Юстуса Либиха, Германия) за советы и рекомендации по выбору и применению статистических методов. Отдельная благодарность за обучение основам определения и помощь при видовой диагностике ногохвосток – д-ру Арни Фъялбергу (Норвегия) и М.Б. Потапову (МПГУ, Москва).

Выражаю благодарность сотрудникам Терского (Мурманская обл.), Волховского (Ленинградская обл.) и Нелидовского (Тверская обл.) управлений лесного хозяйства за помощь в поиске и выборе исследуемых гарей. За предоставление доступа к сельскохозяйственным полям и помощь при исследовательской работе выражается благодарность Э.Б. Дедовой (Калмыцкий филиал ВНИИГиМ им. А.Н. Костякова), С.Н. Чимидову (ФГУП «Харада»), С.В. Гаркуше и В.А. Ладатко (ВНИИ Риса), А.Н. Емельянову и Т.В. Суницкой (Приморский НИИСХ). Выражаю глубокую признательность всем сотрудникам кафедры зоологии и общей биологии КФУ за доброжелательное отношение, постоянную поддержку и всевозможную помощь на разных этапах данного исследования. Огромное спасибо моей семье и друзьям за понимание и моральную поддержку, без которой было бы невозможно представить выполнение данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов Российского научного фонда (проекты № 14-14-00894 и № 16-14-00096) и стипендии Президента Российской Федерации для обучения за рубежом (приказ МинОбрНауки № 564 от 15 июня 2017 г.).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе приведен краткий анализ литературных сведений о почвенных ногохвостках, их фауне и структуре таксоценов в почвах, нарушенных лесными пожарами и интенсивным рисоводством. Дано развернутое обоснование возможности применения коллембол в качестве модельной группы в почвенно-зоологических и экологических исследованиях.

Глава 2. Физико-географическая характеристика исследованных регионов

В главе приведена краткая физико-географическая характеристика регионов и природных зон, на территории которых производился отбор почвенных образцов.

Глава 3. Материалы и методы

Материалы диссертационной работы представляют собой результат собственных исследований автора, посвященных изучению таксоценов ногохвосток в почвах, нарушенных в результате разового (лесной пожар) и хронического (интенсивное рисоводство) воздействий на окружающую среду. Для анализа расширенного спектра типов воздействий на таксоцены почвенных ногохвосток привлечены дополнительные литературные данные (всего 181 единиц данных из 38 источников).

В 2015 году собран материал в сгоревших лесах трёх подзон тайги европейской части России (рис. 1). В каждой из подзон таёжной зоны (северная, средняя и южная) исследованы четыре сгоревших в 2009-10 годах и четыре расположенных вблизи, условно ненарушенных (контрольных), лесных участка. Исследованные участки сформировали трансекту, простирающуюся с севера на юг на 1500 км. На её протяжении четко прослеживается пространственная изменчивость климатических условий и почвенного покрова. Отбор почвенных проб проведен в период с мая по июнь 2015 года с синхронизацией времени отбора проб на каждом участке по фенологическим показателям. В каждом из исследованных лесных участков отобрано по 4 почвенных образца. Всего из 96 почвенных образцов собрано и определено 6799 экземпляров ногохвосток, относящихся к 94 видам.

В 2016 году собраны почвенные образцы на территории трёх основных рисоводческих регионов России: Краснодарского края, Республики

Калмыкия и Приморского края (далее в тексте упоминаются как Краснодар, Калмыкия и Приморье, соответственно) (рис. 1). Таксоцены ногохвосток исследованы в четырех типах биотопов: в залитых водой рисовых чеках, дренированных чеках, засеянных незаливными культурами (пшеницей или бобовыми), валиках, разделяющих рисовые чеки, и прилегающих к ним полуестественных контрольных степных или луговых (в зависимости от региона) участках. Каждый из исследованных типов биотопов был представлен не менее чем тремя участками в каждом регионе. В пределах каждого участка отобрано по 3 почвенных образца. В общей сложности отобрано 126 почвенных проб, из которых экстрагировано и определено 3850 экземпляров ногохвосток, относящихся к 91 виду.

Рис. 1. Картосхема районов сбора полевого материала.

Звездочками отмечены районы отборов почвенных образцов. Цифры обозначают исследованные участки в соответствующей подзоне тайги или рисоводческом районе (1 – северная тайга, 2 – средняя тайга, 3 – южная тайга, 4 – Краснодар, 5 – Калмыкия, 6 – Приморье).

Отбор почвенных образцов выполнен в соответствии со стандартными процедурами, применяемыми в почвенно-зоологических исследованиях (Потапов, Кузнецова, 2011). Почвенные монолиты отбирались почвенным буром диаметром 5 см, на глубине 6-10 см в зависимости от мощности органического горизонта на разных участках. Коллембол экстрагировали с помощью воронок Тульгрена до достижения почвой воздушно-сухого состояния.

Камеральная обработка материала проводилась в лабораториях Казанского (Приволжского) федерального университета и института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Для определения видов ногохвосток изготавливались постоянные микропрепараты. В качестве фиксатора использовался раствор молочной кислоты и глицерина в пропорции 3:1. Видовую диагностику осуществляли с использованием доступных определителей (Определитель коллембол… 1988, 1994; Bretfeld, 1999; Fjellberg, 1998, 2007; Hopkin, 2007; Potapov, 2001; Thibaud et al., 2004; Kaprus et al., 2016). После определения до вида все особи ногохвосток были отнесены к одной из трёх жизненных форм (поверхностные, полупочвенные и почвенные) в соответствии с классификацией С.К. Стебаевой (1970).

Статистическая обработка данных. Полученные данные были обработаны с применением общих линейных моделей (MGLM, GLM, с пошаговым включением факторов в модель) методом главных компонент (PCA) и кластерного анализа в программных пакетах STATISTICA 13.3 и Biodiversity Pro 2.0 соответственно. Перед проведением статистического анализа данные проверяли на нормальность распределения тестами Колмогорова-Смирнова и Шапиро-Уилка, а также построением нормальных вероятностных графиков остатков. В случае распределения данных отличного от нормального применялась процедура трансформирования при помощи логарифмирования или извлечения квадратного корня. Для тестирования различий между средними значениями применялись разные апостериорные тесты, упомянутые ниже по тексту в зависимости от характера распределения данных и сбалансированности дизайна. За уровень статистически значимых различий принято значение $P < 0,05$. Все почвенные образцы, отобранные в пределах одного участка, рассматривались в качестве мнимых повторностей (Козлов, 2003). Количественные показатели для таксоценов ногохвосток в тексте приводятся как средние значения ± станд. ошибка.

Глава 4. Общая характеристика исследованных таксоценов ногохвосток

Фауна коллембол исследованных сгоревших и контрольных таёжных лесов европейской части России представлена 94 видами, принадлежащими к 41 роду и 15 семействам. В северной тайге наиболее богатыми на виды родами являются *Mesaphorura* (4 вида), *Protaphorura* (4 вида) и *Folsomia* (3 вида); в средней тайге – *Mesaphorura* (6 видов) и *Lepidocyrtus* (4 вида); в южной тайге – *Mesaphorura* (7 видов), *Lepidocyrtus* (4 вида) и *Sminthurides* (4 вида). Общее число обнаруженных видов составило не менее половины от всех видов, отмеченных ранее для таежных лесов исследуемого региона (Кузнецова, 1985).

До настоящего исследования фауна коллембол в рисовых агроэкосистемах России была изучена крайне фрагментарно (Сидоренко, 2011). В исследуемых трёх крупных рисоводческих регионах России обнаружено 10 семейств, 34 рода и 91 вид коллембол. В Краснодарском крае наиболее богато представлены видами рода *Folsomia* (3 вида) и *Mesaphorura* (3 вида); в Республике Калмыкия - *Mesaphorura* (4 вида) и в Приморском крае – *Entomobrya* (7 видов) и *Folsomia* (6 видов).

Глава 5. Влияние лесных пожаров на таксоцены ногохвосток в тайге европейской части России

Общая численность коллембол в северной тайге составила – 14100±2300 экз. м$^{-2}$ на гари и 23100±4800 экз. м$^{-2}$ в контроле, в средней тайге – 27000±5900 и 37400±5600 экз. м$^{-2}$, и в южной тайге – 63300±10600 и 51000±11800 экз. м$^{-2}$ соответственно. Статистически значимых различий в общей численности между сгоревшими и контрольными участками обнаружено не было (GLM: n.s.). В контрольных лесных участках общая численность увеличивалась в направлении от северной тайги к южной, однако данный тренд был лишь близок к статистически значимому (GLM: $SS_{подзона}$ – 2,6 $SS_{общая}$ – 2.8; P <0,052). В сгоревших участках общая численность увеличивалась в направлении с севера на юг (GLM: $SS_{подзона}$ – 9,1 $SS_{общая}$ – 3,1; P <0,002). Число видов между исследованными сгоревшими и контрольными лесами статистически значимо не различалось, вне зависимости от подзоны (GLM: n.s.). Тем не менее, при обособленном анализе каждой из подзон, установлено различие в числе видов между сгоревшими (10±1) и контрольными (14±1) лесами северной тайги (GLM: $SS_{пожар}$ – 0,5 $SS_{общая}$ – 0,8; P <0,02). Кроме того, число видов в сгоревших

лесах увеличивалось с севера на юг (GLM: $SS_{подзона}$ – 2,3 $SS_{общая}$ – 0,8; P <0,03). Наиболее часто встречающимися видами в исследованных подзонах тайги являлись *Isotoma viridis*, *Lepidocyrtus lignorum*, *L. lanuginosus*, *Entomobrya nivalis*, *Folsomia quadrioculata*, *Parisotoma notabilis*, *Pygmarrhopalites cf secundarius*, *Isotomiella minor*, *Micraphorura absoloni*, *Willemia anophthalma*, *W. denisi*, *Mesaphorura yosii*, *M. tenuisensillata* и *Micranurida pygmaea*. Среди них виды с наибольшей численностью – *I. minor*, *M. yosii*, *P. notabilis*, *F. quadrioculata* и *W. anophthalma* (табл. 1).

Таблица 1.

Численность массовых видов (экз. $м^{-2}$, среднее ± станд. ошибка, n=4) в исследованных сгоревших и контрольных таежных лесах европейской части России

Вид	Северная тайга		Средняя тайга		Южная тайга	
	Гарь	Контроль	Гарь	Контроль	Гарь	Контроль
I. minor	1472±662	6656±2127	9088±2548	7776±2977	6912±1751	16704±6718
M. yossii	4128±2895	3008±632	1376±738	2592±1038	6752±3303	1728±1178
P. notabilis	32±32	32±32	3008±1897	2880±632	4832±1306	8128±2411
F. quadrioculata	1472±1229	64±64	640±485	64±64	7616±5902	1984±931
W. anopthalma	128±52	960±333	2336±825	4320±2678	-	2080±1420

Численность видов, принадлежащих к поверхностным формам коллембол в исследованных сгоревших лесах, в среднем была статистически значимо ниже, чем в контрольных (GLM: $SS_{пожар}$ – 3,6 $SS_{общая}$ – 17,7; P <0,03), вне зависимости от подзоны (рис. 2). Численность полупочвенных коллембол статистически значимо не различалась между сгоревшими и контрольными лесами, однако увеличивалась в контрольных участках в направлении с севера на юг (GLM: $SS_{подзона}$ – 16,7 $SS_{общая}$ – 22,3; P <0,002) (рис. 2). Численность собственно почвенных видов коллембол статистически значимо увеличивалась в сгоревших лесах в направлении с севера на юг (GLM: $SS_{подзона}$ – 11,1 $SS_{общая}$ – 5,2; P <0,006).

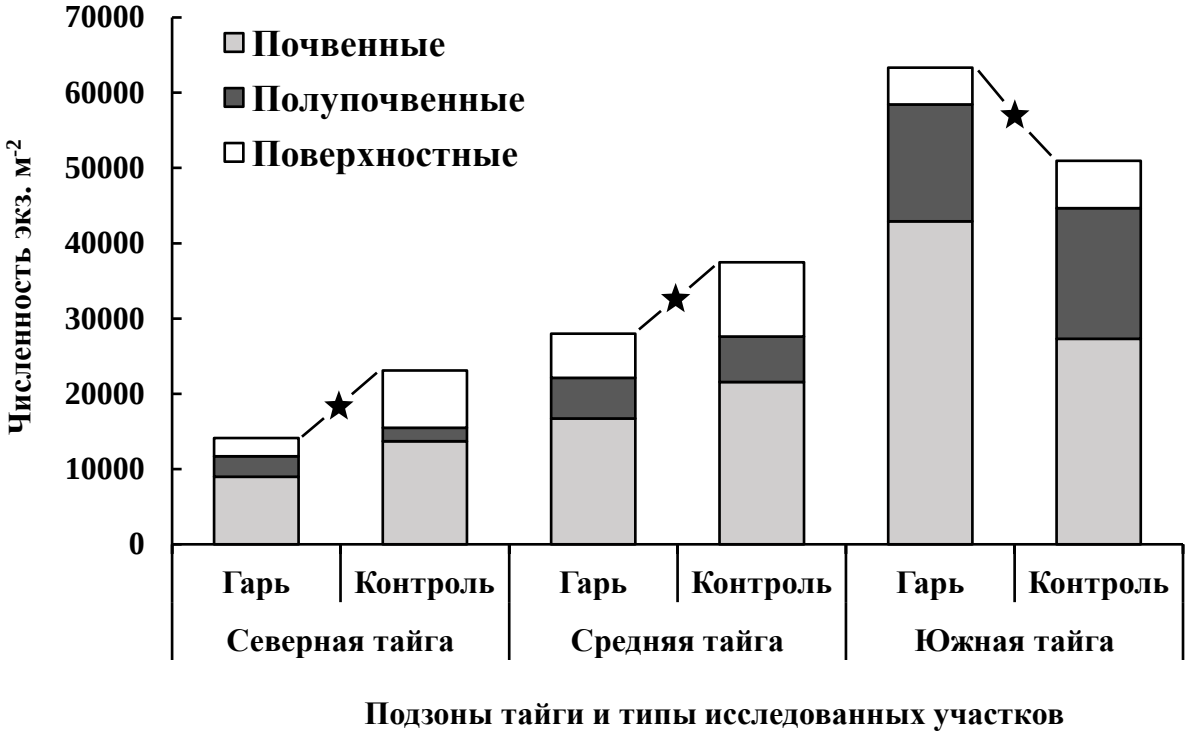

Рис. 2. Численность коллембол, относящихся к разным жизненным формам в сгоревших и контрольных лесах трёх исследованных подзон тайги.

Пары значений, отмеченные звездочкой в пределах каждой подзоны, статистически значимо различаются между собой (значимость установлена на основании критерия Тьюки на log-трансформированных данных, $P < 0,05$).

Кластерный анализ выявил значительное влияние региональных различий на вызванные пожарами изменения в видовом составе таксоценов коллембол. Сгоревшие и контрольные участки северной тайги фаунистически явно отличались от других исследованных подзон и образовывали достаточно обособленный кластер с высокой степенью сходства (рис. 3). Таксоцены коллембол сгоревших и контрольных лесов средней тайги сформировали «ядро» второго кластера и обладали наивысшей степенью сходства между собой (уровень сходства 70%). Сходство таксоценов коллембол между исследованными лесами южной тайги было наименьшим, и в то же время они обладали некоторым сходством с лесами средней тайги (уровень сходства между подзонами 47%) (рис. 3).

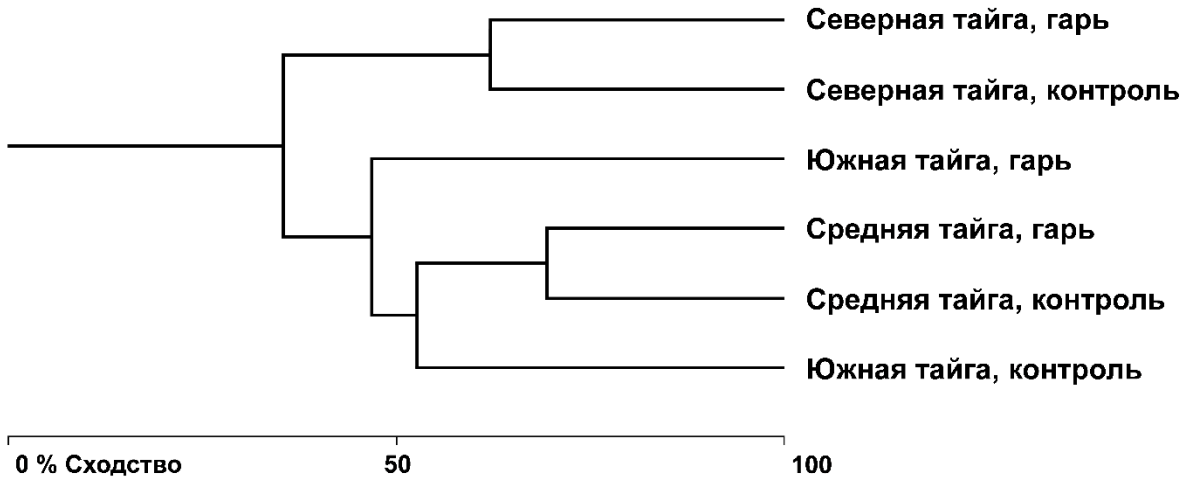

Рис. 3. Дендрограмма кластерного анализа сходства видовых списков таксоценов коллембол в сгоревших и контрольных лесах трёх исследованных подзон тайги (индекс сходства Брея-Кертиса, метод дальнего соседа).

Перед проведением анализа данные преобразованы извлечением квадратного корня.

Таким образом, несмотря на отсутствие различий в общей численности и числе видов между сгоревшими и контрольными лесами, обилие поверхностных видов коллембол в контрольных лесах отличалось от такового в сгоревших лесах 5-6 летней давности. Обнаруженные различия в фаунистическом составе таксоценов коллембол в сгоревших лесах исследованных подзон тайги подчеркивают преобладание зональных различий над влиянием лесных пожаров в объяснении дисперсии видового состава. Это указывает на необходимость стандартизации изменений в фаунистическом составе таксоценов коллембол в сгоревших лесах при исследованиях в региональном и глобальном географических масштабах.

Глава 6. Влияние рисоводства на таксоцены ногохвосток в трёх рисовых агроэкосистемах России

Общая численность (GLM: $SS_{биотоп}$ – 54,6 $SS_{общая}$ – 101,1; P <0,0001) и число видов (GLM: $SS_{биотоп}$ – 24,3 $SS_{общая}$ – 31,8; P <0,0001) таксоценов коллембол статистически значимо различались между исследованными типами биотопов, но не между регионами. Наименьшая численность наблюдалась в затопленных рисовых чеках (341±186 экз. $м^{-2}$). Гораздо бóльшая численность зафиксирована в чеках с незаливными культурами (21116±12725 экз. $м^{-2}$), а максимальная отмечена в валиках (24078±8462 экз. $м^{-2}$) и контрольных биотопах (13278±3478 экз. $м^{-2}$). Наименьшее число видов отмечено в рисовых чеках (0,8±0,4), более высокое в чеках, занятых

незаливными культурами (3,9±0,7) и наибольшее в валиках и контроле (10,2±0,8 и 9,2±1,3 видов соответственно). Наиболее часто встречающимися видами в исследованных рисовых агроэкосистемах являлись *Protaphorura serbica*, *Hypogastrura vernalis*, *Folsomides parvulus*, *Folsomia manolachei*, *P. notabilis*, *L. lanuginosus*, *Pseudosinella alba*. Среди них виды с высокой численностью – *H. vernalis* и *P. notabilis*. (табл. 2).

Таблица 2.

Численность массовых видов (экз. $м^{-2} * 10^3$, среднее ± станд. ошибка) в исследованных биотопах трех рисоводческих регионов России

Вид	**Краснодар**				**Калмыкия**				**Приморье**			
	К*	В	НК	РЧ	К	В	НК	РЧ	К	В	НК	РЧ
H. vernalis	2,7±2,7	6,3±5,4	1±0,7	–	0,1±0,1	4,9±4,6	13,4±6,9	0,3±0,1	–	–	–	–
P. notabilis	1,2±0,6	7,9±5,9	0,05±0,05	–	0,2±0,2	0,9±0,4	–	0,05±0,05	0,8±0,4	4,7±2,9	0,03±0,03	–

* Сокращения: К – контрольные биотопы; В – валики; НК – дренированные чеки, засеянные незаливными культурами; РЧ – рисовые чеки, залитые водой

Обилие видов, принадлежащих к поверхностной форме, было статистически значимо ниже в залитых водой рисовых чеках в сравнении с валиками и дренированными чеками, но не с контрольными участками (рис. 4) (GLM: $SS_{биотоп}$ – 23,6 $SS_{общая}$ – 83,3; P <0,001). Кроме того, численность поверхностных видов была значительно ниже в чеках с незаливными культурами в Приморье и Краснодаре, в сравнении с Калмыкией. Обилие полупочвенных видов коллембол статистически значимо различалось только между исследованными типами биотопов (GLM: $SS_{биотоп}$ – 26,1 $SS_{общая}$ – 56,2; P <0,001) (рис. 4). Их численность была ниже в залитых чеках, в сравнении с валиками и контролем. Влияние фактора «регион» и его взаимодействие с «типом биотопа» отсутствовало (GLM: n.s.). Оба исследованных фактора: «регион» и «тип биотопа» оказали статистически значимое влияние на численность собственно почвенных видов ногохвосток (GLM: $SS_{биотоп}$ – 28,9 $SS_{общая}$ – 59,9; P <0,0001). Их численность была ниже в залитых и дренированных чеках, засеянных незаливными культурами, в сравнении с валиками и контрольными участками (рис. 4). Кроме того, численность почвенных видов в валиках Калмыкии была ниже в сравнении с аналогичными участками других исследованных регионов.

Результаты кластерного анализа свидетельствуют о сравнительно невысокой степени фаунистического сходства таксоценов ногохвосток между исследованными участками и регионами (рис. 5). Наивысшая степень

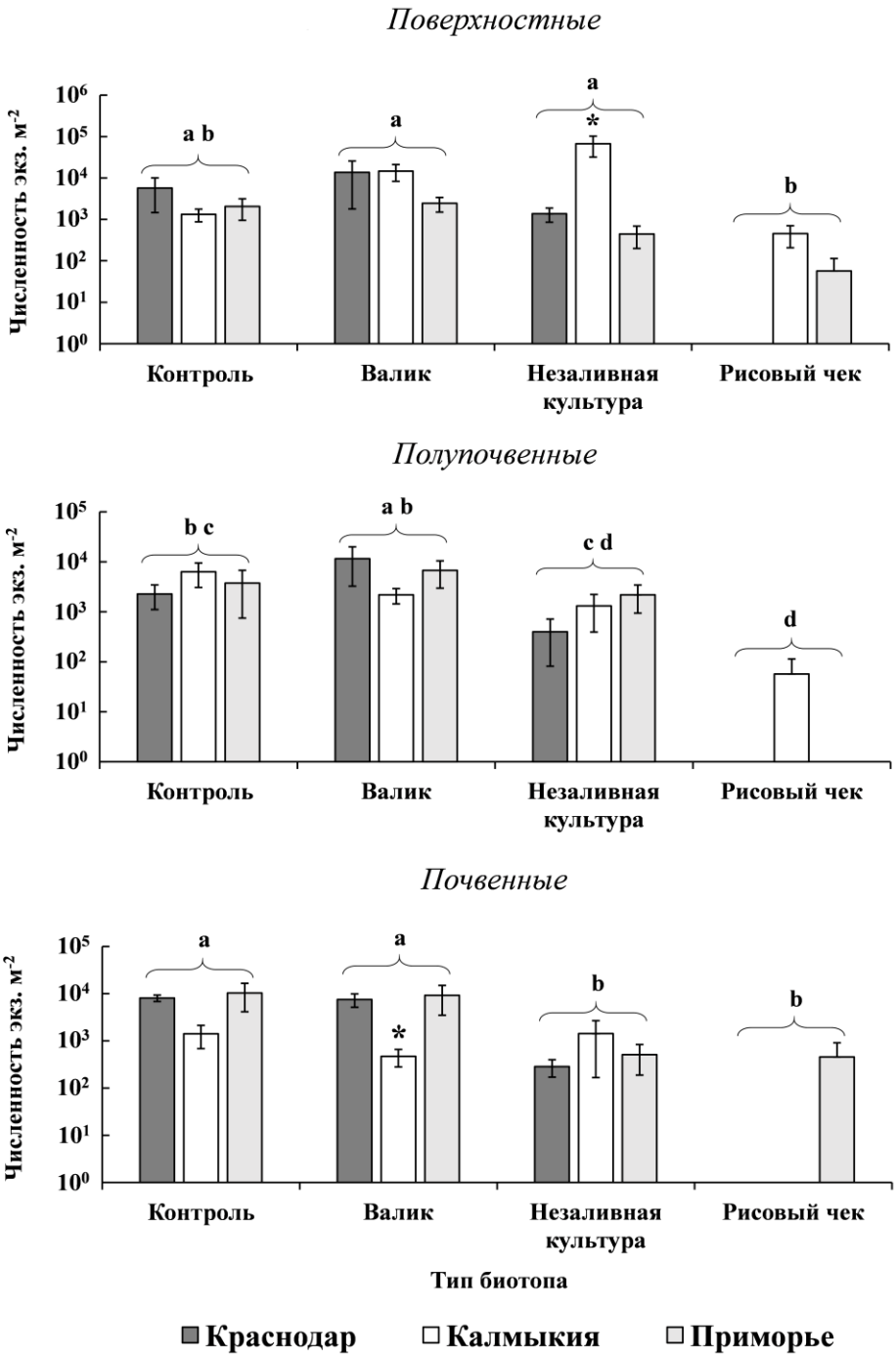

Рис. 4. Численность коллембол, относящихся к разным жизненным формам в исследованных биотопах трех рисоводческих регионов России.

Разные буквы над фигурными скобками обозначают статистически значимые различия в численности между исследованными типами биотопов (значимость установлена на основании критерия Спйотвола-Столайна на log-трансформированных данных, P <0,05). Наличие звездочки над столбцами обозначает статистически значимое различие биотопов между исследованными регионами. Ось ординат отложена в логарифмической шкале с основанием 10.

сходства отмечена для пары участков «валик» и «контроль» в Краснодаре (уровень сходства 53%). Аналогичным образом объединились участки из Приморья, однако степень их сходства была значительно ниже (уровень сходства 38%). Объединение в один кластер дренированных чеков с незаливными культурами и валиков из Калмыкии (уровень сходства 50%) можно объяснить удивительно низкой численностью почвенных видов ногохвосток на валиках, что, вероятно, и стало причиной объединения участков в одну группу.

Рис. 5. Дендрограмма кластерного анализа сходства видовых списков таксоценов коллембол в исследованных биотопах трех рисоводческих регионов России (индекс сходства Брея-Кертиса, метод дальнего соседа).

Залитые рисовые чеки исключены из анализа, ввиду крайне низкого числа видов на этих участках. Перед проведением анализа данные преобразованы извлечением квадратного корня.

Таким образом, интенсивное рисоводство приводит к значительному сокращению общей численности и числа видов таксоценов ногохвосток. Наиболее сильному влиянию оказались подвержены собственно почвенные формы коллембол. Вероятно, это связано с их высокой чувствительностью к затоплению и уплотнению при сельскохозяйственной обработке нижних горизонтов почвы (Larsen, 2004). Восстановление таксоценов ногохвосток обеспечивается в первую очередь более мобильными и, соответственно, приспособленными к постоянной смене условий окружающей среды поверхностными формами. Таким образом, воздействие интенсивного рисоводства на таксоцены ногохвосток нивелировало влияние природной изменчивости факторов окружающей среды, которые в большей степени определяли лишь видовую дифференциацию коллембол.

Глава 7. Сравнительный анализ реакции таксоценов ногохвосток на разные типы нарушения почв

Сравнительный анализ собственных и литературных данных показал, что общая численность и число видов таксоценов коллембол в нарушенных почвах значительно различались между рассмотренными типами воздействий. Статистически значимое снижение общей численности коллембол после пожара наблюдается лишь в первый год после возгорания. При этом общая численность коллембол в сгоревших лесах в среднем не превышает 60% от численности в контроле (рис. 6). Тем не менее, уже через год после возгорания общая численность коллембол на гарях в среднем может достигать более 150% от таковой в контроле.

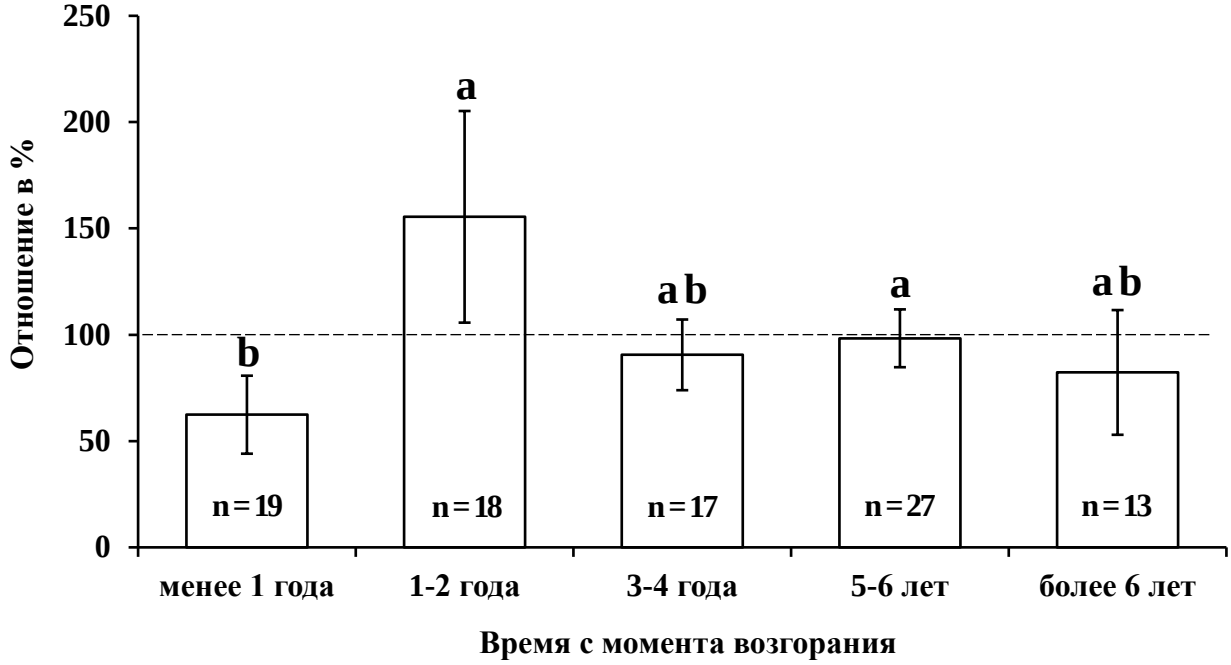

Рис. 6. Относительная общая численность коллембол в сгоревших лесах (в % к контролю ± станд. ошибка).

Совокупный анализ основан на результатах, полученных в ходе собственных исследований и литературных источников. Классы: менее 1 года (1-11 месяцев), 1-2 года (12-24 месяца включительно), 3-4 года (25-48 месяцев включительно), 5-6 лет (49-72 месяца включительно), более 6 лет (от 73 месяцев). Одинаковые латинские буквы над столбцами обозначают отсутствие статистически значимых различий в относительной численности между исследованными временными интервалами. Статистически значимые различия приняты при уровне P <0,07 (критерий Спйотвола-Столайна на log-трансформированных данных).

Вероятно, это связано с высвобождением большого количества питательных веществ (Гонгальский, 2014), значительным снижением численности хищников (Мордкович и др., 2006; Gongalsky, Persson, 2013) и выживанием некоторых жизненных форм коллембол при возгорании (Huebner et al., 2012; Saifutdinov et al., 2018). Подобный «скачок» общей численности коллембол в первый год после возгорания отмечается во многих исследованиях и часто обусловлен высокой плодовитостью небольшого числа видов (Cuchta et al., 2012; Olejniczka et al., 2014). В дальнейшем показатели общей численности и числа видов таксоценов коллембол в сгоревших лесах стремились к таковым в контрольных лесах. Схожие результаты получены и при анализе влияния катастрофических засух и наводнений на таксоцены почвенных ногохвосток.

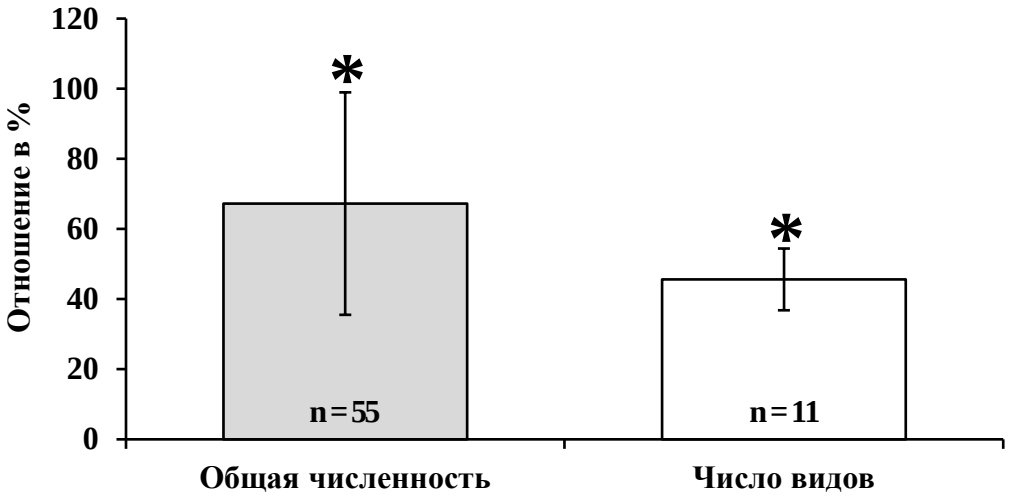

Рис. 7. Относительная численность и число видов в сельскохозяйственных участках (в % к условно-ненарушенным участкам ± станд. ошибка).

Совокупный анализ основан на результатах, полученных в ходе собственных исследований и из некоторых литературных источников. Звездочки над столбцами обозначают статистически значимые различия в анализируемых характеристиках коллембол между нарушенными сельским хозяйством почвами и условно-ненарушенными участками. Статистически значимые различия приняты при уровне P <0,05 (критерий Спйотвола-Столайна на log-трансформированных данных).

Анализ собственных и литературных данных о влиянии сельского хозяйства на таксоцены коллембол показал, что в хронически нарушенных участках относительная численность и число видов таксоценов коллембол в среднем были соответственно на 30 и 50% ниже в сравнении с условно-ненарушенными участками (рис. 7). Это указывает на то, что хроническое воздействие является основным лимитирующим фактором, определяющим

возможность и степень восстановления основных характеристик почвенной фауны.

Аналогичные результаты были получены при анализе общей численности и числа видов коллембол в почвах, нарушенных воздействием тяжелых металлов, что указывает на не специфичность ответа таксоценов коллембол на принципиально разные типы хронических воздействий. Более того, при хронических воздействиях, вне зависимости от их природы, отмечен существенный (до 50%) вклад одного-двух видов супердоминантов в формирование общей численности (Кузнецова, 2009).

Таким образом, сравнение влияния разового и хронического воздействий на таксоцены коллембол выявило существенные различия в общей численности и видовом богатстве в нарушенных почвах по сравнению с контролем (рис. 8).

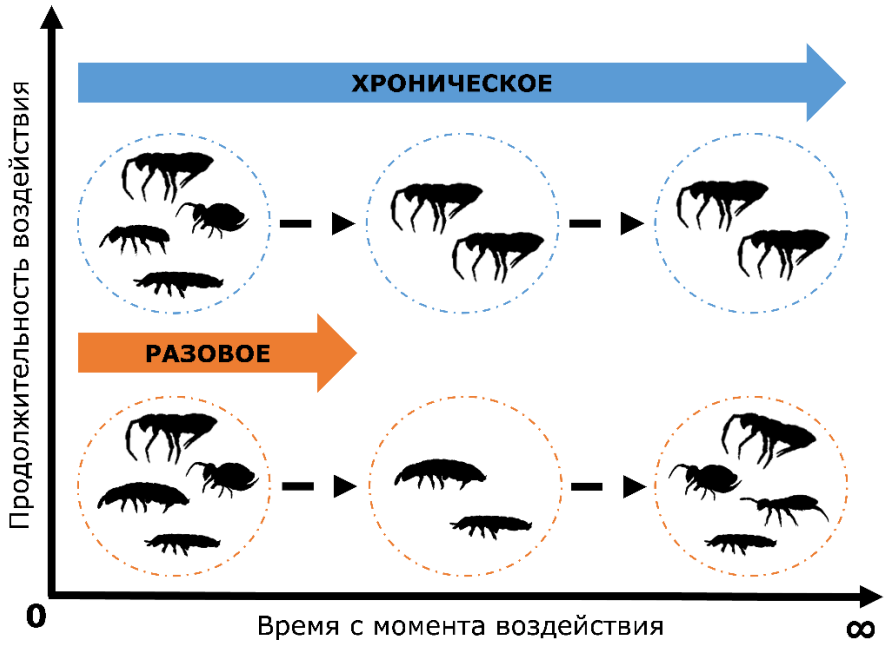

Рис. 8. Концептуальная схема, иллюстрирующая различия в общей численности и числе видов таксоценов коллембол в почвах, нарушенных при разных типах воздействия.

Схема иллюстрирует, что почвы, нарушенные в результате разового воздействия, характеризуются сокращенной численностью поверхностных видов коллембол. При хроническом воздействии общая численность таксоценов коллембол, напротив, представлена преимущественно поверхностными видами.

Разовые воздействия, такие как крупные лесные пожары, наводнения и засухи нередко носят катастрофический характер (Bengtsson, 2002). Однако,

как следует из нашего анализа, уже в течение года после окончания воздействия, основные показатели сообществ почвенных организмов способны восстановиться (Russel et al., 2004; Lindberg, Bengtsson, 2006; Malmström et al., 2008; Macé, 2018). Хронические воздействия, напротив, приводят к значительным изменениям в структуре почвенных сообществ, при которых общая численность и число видов таксоценов поддерживается на определенном, часто сниженном относительно контроля, квазистационарном уровне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение реакции таксоценов коллембол в нарушенных различными типами воздействий почвах показало высокую зональную и региональную вариабельность исследованных характеристик таксона. Нарушенные в результате разового воздействия почвы характеризуются сокращением числа видов и общей численности таксоценов коллембол и последующим их восстановлением в краткосрочной перспективе. В отличие от разового, восстановление таксоценов коллембол в почвах, нарушенных хроническим воздействием, слабо зависит от пространственной изменчивости природных условий среды и в значительной мере определяется продолжительностью воздействия.

Спектры жизненных форм коллембол являются наиболее информативным показателем при оценке последствий воздействия в нарушенных почвах вне зависимости от типа этого воздействия, и их применением в дальнейшем позволит расширить наше понимание процессов восстановления почвенной фауны в нарушенных экосистемах. В будущих исследованиях для полноценного анализа влияния нарушений на таксоцены коллембол целесообразно расширить список анализируемых морфо-экологических характеристик видов (трофические связи, биотопическая приуроченность, гигропреферендум, тип размножения т.п.). Представляется целесообразным продолжить анализ таксоценов почвенных ногохвосток с вовлечением более широкого спектра типов нарушения, а также внедрением еще одной степени свободы, связанной с интенсивностью воздействий. Результаты такой работы позволят не только более ёмко комплексно оценить индикаторную значимость различных характеристик сообществ почвенных микроартропод для количественного анализа последствий нарушений разного генезиса и масштаба, но и более точно установить актуальные и потенциальные изменения объемов выполняемых почвенной биотой экологических функций.

ВЫВОДЫ

1. Составлен таксономический список для исследованных сгоревших и контрольных участков тайги европейской части России, а также для трёх крупных рисоводческих регионов России. В таёжных лесах обнаружено 94 вида, относящихся к 41 роду из 15 семейств. В рисоводческих регионах России обнаружен 91 вид, принадлежащий к 34 родам и 10 семействам.

2. Для нарушенных в результате разового воздействия экосистем (на примере лесных пожаров) показано, что восстановление общей численности и числа видов таксоценов ногохвосток происходит относительно быстро (в пределах 5-6 лет с момента возгорания). Однако обилие поверхностных видов коллембол остается измененным дольше, указывая на, возможно, более долгое восстановление нормального функционирования сообществ почвенных микроартропод.

3. Подверженные хроническим воздействиям почвенные экосистемы (на примере рисоводства) характеризуются кардинально измененной структурой таксоценов ногохвосток, что проявляется в значительном сокращении общей численности, числа видов и обилия собственно почвенных видов ногохвосток (преимущественно представители семейств Tullbergiidae и Onychiuridae).

4. Разовое воздействие, вне зависимости от его природы, приводит к временному снижению общей численности и числа видов таксоценов ногохвосток, которое сменяется периодом их восстановления до состояния приближенного к исходному.

5. Хроническое воздействие на почвенные экосистемы, напротив, приводит таксоцены ногохвосток к состоянию динамического равновесия, при котором наименее страдает поверхностная жизненная форма, изначально наиболее приспособленная к флуктуациям условий окружающей среды.

6. Влияние изменчивости физико-географических факторов среды на фаунистическую и функциональную структуру таксоценов коллембол особенно выражено при разовых воздействиях. Это проявляется в фаунистической неоднородности сгоревших лесных участков между исследованными подзонами тайги.

7. В почвах, подвергаемых хроническим воздействиям, напротив, влияние изменчивости природных условий среды нивелируется. Это указывает на наличие географически нейтрального механизма поддержания устойчивости почвенной фауны в нарушенных в результате хронического воздействия почвах.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК, в том числе входящих в системы цитирования SCOPUS и Web of Science:

1. Korobushkin, D.I. Mechanisms of soil macrofauna community sustainability in temperate rice-growing systems [Text] / D.I. Korobushkin, K.B. Gongalsky, A.Yu. Gorbunova, D.M. Palatov, S.V. Shekhovtsov, A.V. Tanasevitch, J.S. Volkova, S.N. Chimidov, E.B. Dedova, V.A. Ladatko, T.V. Sunitskaya, K. John, **R.A. Saifutdinov**, A.S. Zaitsev // *Scientific Reports*. – 2019. – V.9. – P.10197.

2. Korobushkin, D.I. Soil nematode communities in temperate rice-growing systems [Text] / D.I. Korobushkin, K.O. Butenko, K.B. Gongalsky, **R.A. Saifutdinov**, A.S. Zaitsev // *European Journal of Soil Biology*. – 2019. – V.93. – P.103099.

3. **Saifutdinov, R.A.** Evidence of a trait-specific response to burning in springtails (Hexapoda: Collembola) in the boreal forests of European Russia [Text] / R.A. Saifutdinov, K.B. Gongalsky, A.S. Zaitsev // *Geoderma*. – 2018. – V.332. – P.173-179.

4. **Saifutdinov, R.A.** Springtail (Hexapoda: Collembola) fauna in the burnt boreal forests of European Russia [Text] / R.A. Saifutdinov, K.B. Gongalsky, A.S. Zaitsev // *Invertebrate Zoology*. – 2018. – V.15. – №1. – P.115-130.

5. Зайцев, А.С. Снижение уровня функционирования почвенных пищевых сетей после пожаров на примере бореальных лесов Центральной России [Текст] / 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 // *Сибирский экологический журнал*. – 2017. – Т.24. – №3. – С.321-331.

6. Гонгальский, К.Б. Разнообразие почвенной биоты на гарях южнотаёжных лесов (на примере Тверской области) [Текст] / К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Д.И. Коробушкин, **Р.А. Сайфутдинов**, Т. Е. Язрикова, А.И. Бенедиктова, А.Ю. Горбунова, И.А. Горшкова, К.О. Бутенко, Н.В. Костина, Е.В. Лапыгина, Д.М. Кузнецова, А.А. Рахлеева, С.В. Шахаб // *Почвоведение*. – 2016. – №3. – С.388-397.

7. **Сайфутдинов, Р.А.** Влияние низового пожара на структуру сообществ коллембол (Hexapoda: Collembola) в условиях средней тайги [Текст] / Р.А. Сайфутдинов, А.В. Беспятых // *Ученые записки Казанского университета*. *Серия Естественные науки*. – 2013. – Т.155. – №3. – С.186-194.

В прочих журналах и сборниках материалов конференций:

1. **Сайфутдинов, Р.А.** Таксоцены коллембол (Hexapoda: Collembola) в рисовых агроэкосистемах России [Текст] / Р.А. Сайфутдинов, А.С. Зайцев // Проблемы почвенной зоологии: материалы XVIII

Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – Москва. – 2018. – С.173-174.

2. Гонгальский, К.Б. Роль детритных пищевых сетей в регуляции экологических функций почв после лесных пожаров [Текст] / К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Д.И. Коробушкин, **Р.А. Сайфутдинов**, К.О. Бутенко, А.Ю. Горбунова, И.А. Горшкова, М.И. Дегтярев, Н.В. Костина, А.А. Рахлеева, С.В. Шахаб, Т.Е. Язрикова // Проблемы почвенной зоологии: материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – Москва. – 2018. – С.62-63.

3. **Сайфутдинов, Р.А.** Влияние интенсивного растениеводства на таксоцены коллембол (Hexapoda: Collembola) (на примере рисовых агроэкосистем России) [Текст] / Р.А. Сайфутдинов, Р.М. Сабиров, А.С. Зайцев // Актуальные вопросы биогеографии: Материалы Международной конференции. – Санкт-Петербург. – 2018. – С.353-355.

4. **Saifutdinov, R.A.** Latitudinal gradients modulate fire-induced shifts in the structure and diversity of springtail communities in coniferous forests of European Russia [Text] / R.A. Saifutdinov, K.B. Gongalsky, A.S. Zaitsev // XVII International Colloquium on Soil Zoology (ICSZ): Abstract Book. – Nara. – 2016. – P.66.

5. Гонгальский, К.Б. Разнообразие почвенной биоты и экосистемные функции южнотаежных лесов после пожаров (на примере Тверской области) [Текст] / К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Д.И. Коробушкин, **Р.А. Сайфутдинов**, Т.Е. Язрикова, А.И. Бенедиктова, А.Ю. Горбунова, И.А. Горшкова, К.О. Бутенко, Н.В. Костина, Е.В. Лапыгина, Д.М. Кузнецова, А.А. Рахлеева, С.В. Шахаб // Роль почв в биосфере и жизни человека: Международная научная конференция. – Москва. – 2015. – С.164.

6. Гонгальский, К.Б. Пространственное распределение крупных почвенных беспозвоночных на гари в Полистовском заповеднике [Текст] / К.Б. Гонгальский, А.А. Панчёнков, **Р.А. Сайфутдинов**, А.С. Зайцев // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий: материалы научно-практической конференции, посвящённой 20-летию Государственного природного заповедника "Полистовский". – Великие Луки. – 2014. – С.35-41.

7. **Сайфутдинов, Р.А.** Темпы колонизации коллемболами (Collembola) почв лугов разного типа использования [Текст] / Р.А. Сайфутдинов, А.С. Зайцев // Проблемы почвенной зоологии: материалы XVII Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – Москва. – 2014. – С.194-195.

8. **Saifutdinov, R.** Dispersal ability of Collembola changes under different types of land-use [Text] / R. Saifutdinov, A. Zaitsev, V. Wolters / GfÖ 2014, 44th annual meeting – Integrating ecological knowledge into nature conservation and ecosystem management. – Hildesheim. – 2014. – P.160.

9. **Сайфутдинов, Р.А.** Коллемболы бореального леса с участка, пострадавшего от лесного пожара [Текст] / Р.А. Сайфутдинов // Современные проблемы фундаментальной медицины и биологии: I научно-практическая конференция студентов и молодых ученых Института фундаментальной медицины и биологии. – Казань. – 2013. – С.209-210.

10. **Сайфутдинов, Р.А.** Фауна коллембол в оценке последствий пожара бореального леса [Текст] / Р.А. Сайфутдинов // Итоговая научно-образовательная конференция студентов Казанского федерального университета: Сборник статей. – Казань. – 2013. – С.61-63.