

МЕТА-АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ РУБКИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ И ПОСЛЕДУЮЩИХ СУКЦЕССИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД

А.А. Кудрин

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар
E-mail: kudrin@ib.komisc.ru

Аннотация. Проведен мета-анализ влияния рубки хвойных лесов на численность нематод. Показано, что наиболее ярко эффект сведения древесной растительности в результате промышленной рубки хвойных лесов проявляется на начальных этапах восстановительной сукцессии (0-5 лет) и выражается в значительном сокращении численности нематод в почвах по сравнению с контрольными, ненарушенными, биотопами. На 8-11-й год сукцессионной смены растительности величина эффекта приближается к нулю. Мета-анализ показал, что более выраженное отрицательное влияние на почвенных нематод оказывает удаление порубочных остатков на лесосеках после рубки древостоя. При их сохранении на поверхности почвы численность нематод близка к контрольным участкам. Величина отрицательного эффекта рубки может зависеть и от вида деревьев-эдикаторов. Сокращение численности нематод в почвах послерубочных экосистем более ярко проявляется в сосновых лесах. В ельниках и лесах, основу древостоя которых составляют псевдотсуга и туя, негативный эффект рубки выражен слабее, чем в сосняках, и не отличается между собой.

Ключевые слова: мета-анализ, вырубки, послерубочные сукцессии, почвенные нематоды

Введение

Заготовка древесины – один из основных видов антропогенного воздействия на бореальные леса Земли. Данный вид хозяйственной деятельности человека приводит к существенным изменениям экологических условий функционирования почвенной биоты. На вырубках возрастает температура почвы в летний период по сравнению с ненарушенными лесами, отмечается увеличение амплитуды колебаний температуры верхних горизонтов почв (Huhta, 1971; Kubin, 1991; Дымов, 2016). Существенной модификации подвергается водный режим почв. В первые месяцы обычно регистрируют общее увеличение влажности почвы (заболачивание), в ряде случаев наблюдают повышение уровня грунтовых вод (Jansson, 1987; Путеводитель..., 2007). Существенные изменения затрагивают и другие физико-химические свойства почвы (Изменение почв..., 2015), в том числе изменение пористости, агрегированности, содержания различных химических элементов и т.п. К тому же на вырубках резко изменяются структура и обилие поступающего в почву органического вещества. Например, непосредственно после рубки лесов в почву и на ее поверхность поступает значительное количество органики в виде отмерших корней, сучьев и т.п. (Keenan, 1993).

Наряду с резким изменением экологических условий на изменения в сообществах почвенных беспозвоночных оказывают влияние сукцессионные процессы, связанные с последовательной сменой растительного покрова на вырубках. Наиболее общей реакцией со стороны почвенных беспозвоночных на сведение древостоя является значительное сокращение их численности и разнообразия, депрессия и гибель сапрофагов, увеличение пресса хищников (Ганин, 1997; Reserves,

resilience..., 2003; Siira-Pietikainen, 2003). Однако ряд исследований демонстрирует отклонения от общего тренда, проявляющиеся либо в отсутствии изменений, либо, наоборот, в увеличении численности отдельных групп (Effect of silvicultural..., 1967; Lundkvist, 1983). При этом различные группы почвенных беспозвоночных могут отличаться по своей реакции на рубку леса (Влияние рубок..., 2013).

Варьирование реакции почвенной биоты на изменение условий в послерубочных экосистемах может быть обусловлено различными факторами. В результате рубки леса остается большое количество отходов, так называемых порубочных остатков. Они в соответствии с технологическими особенностями могут либо удаляться, либо оставаться на поверхности почвы, определяя различия в количестве поступающей в почву мертвой органики (Staaf, 1994) и трансформируя условия существования почвенной биоты. Другим фактором модификации влияния рубки леса на почвенных животных могут служить особенности видового состава древостоя. Вид дерева может в значительной степени определять такие почвенные свойства, как содержание почвенного органического вещества и кислотность (Differences in Soil..., 2011). Различия в качестве опада и его количестве влияют на процессы деструкции, формирования и круговорота почвенного органического вещества (Carbon and nitrogen..., 2008; Fine root decomposition..., 2010). В связи с этим последствия рубки для почвенной экосистемы могут в значительной степени отличаться между различными типами лесов (A meta-analysis..., 2011).

Почвенные нематоды – одна из наиболее многочисленных и широко распространенных групп почвенных беспозвоночных животных. Они занимают ключевые позиции в почвенной пище-

вой сети (Community..., 2001; Ferris, 2010). Их трофические взаимодействия с представителями почвенной микробиоты оказывают серьезное влияние на почвенные процессы и рост растений (Nitrogen mineralization..., 1998). Благодаря характерным особенностям, нематоды являются прекрасными индикаторами изменений почвенных условий в результате антропогенных или естественных нарушений (Bongers, 1999; Ferris, 2006). В настоящее время накоплен достаточный объем данных, на основе которых, используя мета-анализ, можно оценить влияние рубок хвойных лесов на почвенных нематод и выявить факторы, модифицирующие интенсивность данного воздействия (Sohlenius, 1982, 1997, 2002; Forge, 2000; Panesar, 2000; Hanel, 2004; Влияние рубок..., 2013).

Под мета-анализом понимают статистическую обработку данных, позволяющую количественно объединить результаты нескольких независимых исследований. Суть анализа заключается в переводе разнородных данных из отобранных по определенным критериям публикаций в сопоставимые величины эффектов с последующим анализом полученных оценок для выявления общих закономерностей и факторов, детерминирующих изменчивость фактологических данных. Мета-анализ учитывает репрезентативность каждого из первичных исследований, придавая больший вес тем работам, которые основаны на большем количестве независимых повторностей.

Цель данной работы заключалась в количественном обобщении имеющихся опубликованных данных о влиянии рубки хвойных лесов на численность почвенных нематод. В задачи исследования входило: 1) выяснение особенностей изменения численности нематод в результате сукцессионных изменений после рубки леса; 2) оценка роли технологических различий в заготовке древесины для нематод; 3) выявление влияния доминирующего вида деревьев на последствия лесозаготовительной деятельности для почвенных нематод.

Материалы и методы

Подбор данных. Подбор литературы о влиянии сплошнолесосечных рубок и послерубочной сукцессии растительного покрова на численность почвенных нематод осуществляли с использованием ресурсов для поиска научной информации GoogleScholar и eLIBRARY.RU. Для формирования запросов использовали следующие ключевые слова: «вырубка», «нематоды», «soil nematodes», «logging», «clear-cut», «harvesting». Из каждого найденного источника использовали пары сравнения – показатели численности нематод на вырубках и в контрольных биотопах, не подвергавшихся рубке. Для извлечения данных из диаграмм и графиков, представленных в статьях,

применяли программу PlotDigitizer 2.6.4. Из общего списка исключали статьи, где отсутствовали данные, характеризующие объем выборок и показатели варьирования численности нематод (стандартная ошибка или стандартное отклонение).

В ходе работы проанализировали отклонение численности нематод в почвах на различных этапах послерубочной сукцессии растительного покрова (0-1 год, 2-5 лет, 8-11 лет и 20-40 лет) по сравнению с почвами контрольных биотопов. Оценили влияние уборки порубочных остатков с территории (на примере участков с послерубочным периодом восстановления растительного покрова не более 11 лет). Определяли влияние видов деревьев: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели европейской (*Picea abies* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb), туи складчатой (*Thuja plicata* Donn) и псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) на изменение численности почвенных нематод после рубки леса (на примере вырубок возрастом ≤11 лет).

Расчет величины эффекта. В качестве величины эффекта (ES) в проведенном мета-анализе использовали отношение откликов (response ratio). Для каждой пары сравнения величину эффекта рассчитывали по формуле (Gurevitch, 2001):

$$ES = \ln \left(\frac{X_E}{X_C} \right),$$

где X_E – средняя численность нематод на вырубке, X_C – средняя численность нематод в контрольном биотопе.

Для расчета «веса» по каждой паре сравнения вычисляли размер вариации численности нематод (v):

$$v = \frac{(SD_E)^2}{n_E \cdot X_E^2} + \frac{(SD_C)^2}{n_C \cdot X_C^2},$$

где SD_E – стандартное отклонение численности нематод на вырубке, n_E – количество измерений численности нематод на вырубке, X_E – средняя численность нематод на вырубке, SD_C – стандартное отклонение численности нематод в контроле, n_C – количество измерений численности нематод в контроле, X_C – средняя численность нематод в контроле.

Среднюю величину эффекта (ES_m) рассчитывали по формуле:

$$ES_m = \frac{\sum_{i=1}^k (W_i \cdot ES_i)}{\sum_{i=1}^k W_i},$$

где k – число пар сравнения, ES_i – индивидуальный размер эффекта в паре i , W_i – «вес» пары сравнения i , рассчитываемый по формуле $W_i = 1/v$.

Стандартную ошибку средней величины эффекта (S_{ESm}) вычисляли по формуле:

$$S_{ESm} = \sqrt{\frac{1}{\sum_{i=1}^k W_i}}.$$

Доверительный интервал (CI) для ES_m рассчитывали по формуле:

$$CI = ES_m \pm t_{\alpha/2[k-1]} \cdot S_{ESm},$$

где t – двухсторонне критическое значение, найденное из t -распределения Стьюдента при критическом уровне α , при $k-1$ степени свободы.

Результаты и обсуждение

В результате поиска литературы было выявлено 10 источников по интересующей нас теме, однако три из них не удовлетворяли критерию наличия данных о показателях вариации. Таким образом, в мета-анализе использовали результаты семи исследований, опубликованные в период с 1982 по 2013 г. (см. таблицу). В большинстве работ исследования проведены на нескольких участках, таким образом, для статистической обработки результатов исследований использовали 32 пары сравнения.

Изменение численности нематод на различных этапах послерубочной сукцессии. Проведенный мета-анализ показал, что эффект рубки леса наиболее выражен на начальных этапах послерубочной сукцессии (0-5 лет) и выражается в значительном сокращении численности нематод по сравнению с контрольными биотопами (см. рисунок). Отрицательное влияние рубки леса на численность почвенных нематод обычно связывают с их трофическими взаимодействиями (Sohlenius, 1982; Forge, 2000). В результате изменения экологических условий на вырубках происходит существенное сокращение биомассы грибного мицелия в почве (Vaath, 1980), в особенности микоризных грибов (Jones, 2003). В свою очередь это отражается на изменении численности микотрофных нематод, обычно доминирующих в хвойных лесах (Forge, 2000; Hanel, 2004). Вырубка деревьев приводит к резкому снижению количества и качества поступающих корневых выделений в почву (Smolander, 2001), что является немаловажным фактором регулирования численности нематод (Kudrin, 2017). Однако ряд исследователей регистрирует отсутствие серьезных измене-

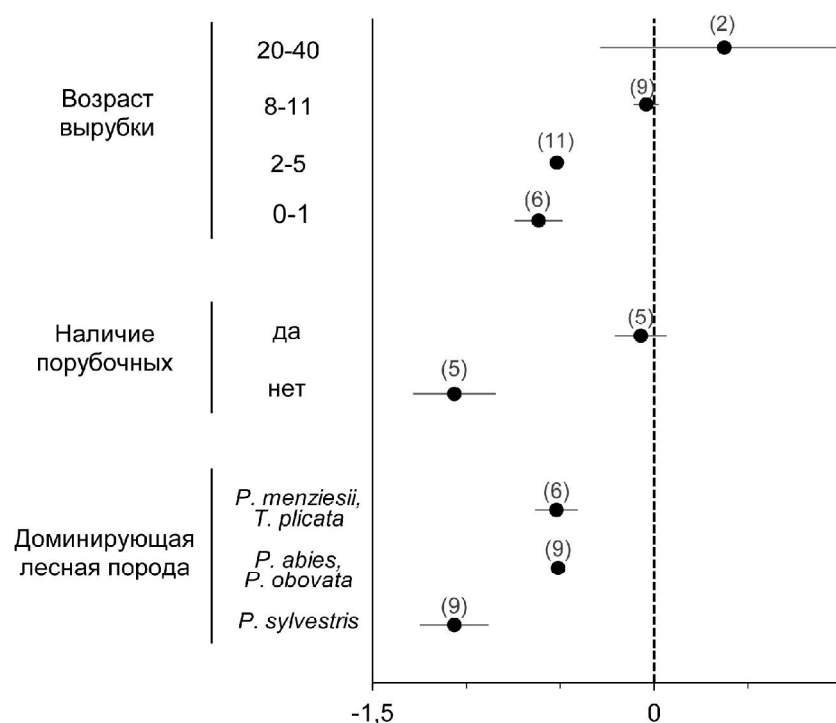
ний в численности нематод-бактериотрофов. Последнее может быть следствием сохранения или, в некоторых случаях, увеличения биомассы бактериального пула в связи с поступлением в почву значительного количества отмерших растительных остатков (Forge, 2000). Несмотря на серьезные изменения почвенных параметров (физико-химических свойств) в результате сведения древесной растительности, большинство авторов не придают особой роли прямому влиянию таких последствий на почвенных нематод (Panesar, 2000; Hanel, 2004), хотя такие факторы, как температура, влажность и рН почвы имеют немаловажное значение для рассматриваемой группы почвенных беспозвоночных (Dynamics and..., 1998; Nematode community..., 2001).

На основании проведенного мета-анализа установлено, что в период от начального момента после рубки леса и в течение первых пяти лет показатели численности нематод в почвах вырубок находятся на одном уровне – значительного изменения эффекта не наблюдается (см. рисунок). На 8-11-й год величина эффекта приближается к нулю. Эти изменения хорошо согласуются с сукцессией растительности после рубки деревьев (Крестовский, 1986). В первые годы обычно происходят не только изменения экологических условий на вырубках, но и изменения в составе растений напочвенного покрова и кустарничкового яруса.

В дальнейшем активизируется рост лиственных деревьев и уже на 8-15-й год происходит полное смыкание их крон. Вероятно, именно смена растительности, обуславливающая постепенное восстановление гидрологического режима почв и их физико-химических свойств, приводит к росту численности нематод на месте вырубки до показателей, отмечаемых на контрольных участках. По данным мета-анализа, на вырубке по прошествии 20-40 лет восстановления древесного яруса отмечено некоторое увеличение численности нематод в сравнении с ненарушенными рубками лесными биотопами. Однако данные резуль-

Краткая характеристика объектов исследований, использованных для мета-анализа влияния рубки леса и последующих сукцессионных изменений на численность почвенных нематод

Источник литературы	Место проведения исследования	Доминирующий вид деревьев	Возраст вырубки	Среднегодовая температура	Сумма осадков
Sohlenius, 1982	Швеция	<i>Pinus sylvestris</i>	2-3 года	3.8 °C	607 мм
Sohlenius, 1997	Швеция	<i>Pinus sylvestris</i>	1-16 лет	3.8 °C	607 мм
Forge, 2000	Канада, Британская Колумбия	<i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Thuja plicata</i>	0-8 лет	7.8 °C	700 мм
Panesar, 2000	Канада, Британская Колумбия	<i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Thuja plicata</i>	0-2 года	10 °C	1860 мм
Sohlenius, 2002	Швеция	<i>Pinus sylvestris</i>	0-20 лет	3.8 °C	600 мм
Hanel, 2004	Чешская Республика	<i>Picea abies</i>	2-11 лет	2-4 °C	1000 мм
Влияние рубок..., 2013	Россия, Республика Коми	<i>Picea obovata</i>	10-41 год	0.3 °C	520 мм



Средние величины эффектов (ES_m) влияния рубки хвойных лесов на численность почвенных нематод в зависимости от возраста вырубki, наличия порубочных остатков и доминирующего до вырубki вида деревьев.

Примечание: черная точка – среднее значение величины эффекта; горизонтальные линии – доверительный интервал (95%); цифры в скобках – количество пар сравнения, на основании которых рассчитывали величину эффекта; пунктирная линия – отсутствие эффекта.

таты основаны только на двух парах сравнения, что не позволяет дать достоверную оценку изменения численности почвенных нематод на данном этапе сукцессии.

Влияние технологических различий в рубке леса на численность нематод. Результаты мета-анализа указывают на существенную значимость наличия порубочных остатков после рубки леса на численность почвенных нематод. При удалении остатков отмечена общая для почвенных беспозвоночных тенденция сокращения численности, тогда как при их сохранении на поверхности почвы численность нематод слабо отличалась от контрольных биотопов (см. рисунок). Подобный эффект может быть обусловлен двумя явлениями, связанными с присутствием на поверхности почвы порубочных остатков. Во-первых, их наличие приводит к существенному увеличению количества органического вещества, поступающего в почву (Lundgren, 1982). Как известно, общее количество хвои в биогеоценозах хвойных лесов обычно значительно превосходит среднегодовое количество опада, поступающего в почву (Baath, 1980) и включающегося в деструкционные процессы (Lundkvist, 1983). Удаление порубочных остатков приводит к изъятию из биологического круговорота большого количества органики, которая при условии ее оставления на месте активно трансформируется микроорганизмами, способствуя росту почвенного бактериального пула. Не-

матоды в свою очередь трофически тесно связаны с бактериями и могут увеличивать свою численность в ответ на возрастание обилия микроорганизмов (Ferris, 2010).

Во-вторых, порубочные остатки могут влиять на изменение гидротермического режима почвы. Так, например, оттаивание почвы происходит значительно быстрее на участках без порубочных остатков, здесь также более выражены и температурные колебания (Jansson, 1987). По данным E. Baath (1980), влажность почвы на участках, где проведено удаление порубочных остатков в процессе рубки и вывоза древесины, на 17-38% ниже по сравнению с участками лесосек, где отходы заготовки остаются на месте. Влажность и температура почв, в свою очередь, являются ведущими факторами, регулирующими микробиологическую активность в почвах вырубок (Baath, 1980; Lundgren, 1982), и могут опосредованно влиять на комплекс почвенных нематод.

Влияние доминирующего вида деревьев на последствия рубки для почвенных нематод.

Во всех формациях леса, включенных в данный мета-анализ, отмечается отрицательный эффект рубки на численность почвенных нематод (см. рисунок). Наиболее ярко такой эффект проявляется в сосновых лесах. В ельниках и лесах, сформированных псевдотсугой и туей, сокращение численности нематод в результате рубки выражено слабее, чем в сосняках, и не отличается между собой.

В случае сосновых и еловых лесов такие различия могли быть обусловлены спецификой почвенных условий. Так, почвы еловых лесов в большинстве случаев более богаты органическим веществом, азотом и другими элементами минерального питания по сравнению с сосновыми лесами (Differences..., 2011). В ельниках также выше, чем в сосняках, концентрация минеральных веществ в опаде и его количество (Johansson, 1995; Current..., 2008). В связи с этим в условиях «бедных» почв сосновых фитоценозов зависимость почвенных нематод от корневых выделений деревьев, вероятно, будет выражена сильнее, нежели в ельниках, где больший объем и «пищевая ценность» опада определяют более интенсивное развитие микробиоты. В этом случае сведение древостоя в сосновых ценозах и прерывание потока корневых экссудатов будут приводить к более катастрофичным последствиям для почвенных нематод, чем при рубке еловых лесов.

Для еловых лесов также характерны значительно большие запасы органического вещества как в наземной (Carbon distribution..., 1997), так и подземной (Variation in fine..., 2007) биомассе. Таким образом, количество мертвой органики, поступающей в почву при рубке еловых лесов, будет превышать таковое при рубке сосняков. Вследствие этого ухудшение условий для существования нематод на еловых вырубках может быть менее выраженным. Еловые и сосновые леса, включенные в наш анализ, характеризуются сравнительно близкими климатическими условиями (за исключением количества выпадающих осадков), что в некоторой степени предполагает не столь существенную роль климатического фактора в изменении интенсивности негативного эффекта рубки на нематод в еловых и сосновых лесах.

Следует отметить, что мета-анализ не выявил существенных различий в интенсивности негативного эффекта рубки еловых лесов и лесов, сформированных псевдотсугой и туей, для почвенных нематод, хотя данные леса произрастают в различных по климатическим параметрам условиях и представлены различными по видовому составу древостоями (см. таблицу). Причины отсутствия различий в ответе нематод на сведение древостоя в этих типах леса не вполне понятны. В литературе отсутствуют данные, позволяющие сопоставить запасы органического вещества и элементов питания в почвах указанных сообществ, обилие и «ценность» их опада, что в свою очередь не позволяет сделать выводы о роли этих показателей в изменении интенсивности ответной реакции комплекса нематод на рубку. По всей видимости, в данных формациях лесов роль как доминирующего вида деревьев, так и климатических условий в модификации интенсивности ответа нематод на рубку носит незначительный характер.

Заключение

Применение мета-анализа позволило провести количественную оценку влияния рубок хвойных лесов на численность почвенных нематод на основе данных нескольких независимых исследований. Результаты мета-анализа показали, что наиболее ярко эффект рубки и послерубочной смены растительного покрова проявляется на начальных этапах сукцессии (0-5 лет) и выражается в значительном сокращении численности нематод по сравнению с контрольными биотопами, тогда как уже на 8-11-й год после проведения сплошнелесосечных рубок величина эффекта приближается к нулю. Мета-анализ указывает на существенную значимость наличия порубочных остатков для эффекта рубки, что проявляется в более выраженном сокращении численности нематод при условии удаления порубочных остат-

ков с территории вырубки. Во всех типах леса, вошедших в данный мета-анализ, наблюдается сокращение численности нематод в ответ на сведение леса (см. рисунок). Однако интенсивность такого эффекта может зависеть от доминирующего вида деревьев. Сосновые леса характеризуются наиболее выраженными негативными последствиями рубки для нематод, тогда как в ельниках и лесах, сформированных псевдотсугой и туей, сокращение численности нематод проявляется слабее, чем в сосняках, и не отличается между собой.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Комплексной программы УРО РАН № 15-12-4-45 «Функционирование и эволюция экосистем криолитозоны европейского северо-востока России в условиях антропогенных воздействий и изменения климата».

ЛИТЕРАТУРА

- Влияние рубок главного пользования на биотический комплекс среднетаежных подзолистых почв / Е. М. Лаптева, А. А. Колесникова, А. А. Таскаева, Т. Н. Конакова, А. А. Кудрин, Ю. А. Виноградова, Е. М. Перминова // Разнообразие лесных почв и биоразнообразие лесов : материалы докладов V Всероссийской научной конференции по лесному почвоведению с международным участием, 24–27 сентября 2013 г., Пущино. – Пущино, 2013. – С. 175–177.
- Ганин, Г. Н. Почвенные животные Уссурийского края / Г. Н. Ганин. – Владивосток ; Хабаровск : Дальнаука, 1997. – 160 с
- Дымов, А. А. Изменение температурного режима подзолистых почв в процессе естественного лесовозобновления после сплошнелесосечных рубок / А. А. Дымов, В. В. Старцев // Почвоведение. – 2016. – № 5. – С. 599–608.
- Изменение почв и почвенного покрова еловых лесов после сплошнелесосечных рубок / Е. М. Лаптева, Г. М. Втюрин, К. С. Бобкова, Д. А. Каверин, А. А. Дымов, Г. А. Симонов // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 5. – С. 64–76.
- Крестовский, О. И. Влияние вырубок и восстановления лесов на водность рек / О. И. Крестовский. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1986. – 119 с.
- Путеводитель научной почвенной экскурсии. Подзолистые суглинистые почвы разновозрастных вырубок (подзона средней тайги). – Сыктывкар : Институт биологии Коми НЦ Уро РАН, 2007. – 84 с.
- A meta-analysis of the effects of clearcut and variable-retention harvesting on soil nitrogen fluxes in boreal and temperate forests / L. Jerabkova, C. E. Prescott, B. D. Titus, G. D. Hope, M. B. Walters // Can. J. For. Res. – 2011. – Vol. 41. – P. 1852–1870.
- Baath, E. Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in central Sweden / E. Baath // Soil Biology and Biochemistry. – 1980. – Vol. 12. – P. 495–500.
- Bongers, T. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring / T. Bongers, H. Ferris // Trends in Ecology and Evolution. – 1999. – Vol. 14. – P. 224–228.
- Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species / L. Vesterdal, I.K. Schmidt, I. Callesen, L.O. Nilsson, P. Gundersen // Forest Ecology and Management. – 2008. – Vol. 255. – P. 35–48.
- Carbon distribution and aboveground net primary production in aspen, jack pine, and black spruce stands

- in Saskatchewan and Manitoba / S. T. Gower, J. G. Vogel, J. M. Norman, C. J. Kucharik, S. J. Steele, T. K. Stow // Canada. Journal of Geophysical Research. – 1997. – Vol. 102. – P. 29029–29041.
- Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified Scots pine forest soil / M. Berg, P. de Ruiter, W. Didden, M. Janssen, T. Schouten, H. Verhoef // Oikos. – 2001. – Vol. 94. – P. 130–142.
- Current growth differences of Norway spruce (*Picea abies*), Scots pine (*Pinus sylvestris*) and birch (*Betula pendula* and *Betula pubescens*) in different regions in Sweden / P. Eko, U. Johansson, N. Petersson, J. Bergqvist, B. Elfving, J. Frisk // Scandinavian Journal of Forest Research. – 2008. – Vol. 23. – P. 307–318.
- Differences in Soil Properties in Adjacent Stands of Scots Pine, Norway Spruce and Silver Birch in SW Sweden / K. Hansson, B. A. Olsson, M. Olsson, U. Johansson, D. B. Kleja // Forest Ecology and Management. – 2011. – Vol. 262. – P. 522–530.
- Dynamics and stratification of functional groups of nematodes in the organic layer of a Scots pine forest in relation to temperature and moisture / A. Schouten, M. van Esbroek, J. Alkemade // Biol. Fertil. Soils. – 1998. – Vol. 26. – P. 293–304.
- Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil / V. Huhta, E. Karppinen, M. Nurminen, A. Valpas // Ann. Zool. Fenn. – 1967. – Vol. 4. – P. 87–145.
- Ferris, H. Nematode indicators of organic enrichment / H. Ferris, T. Bongers // Journal of Nematology. – 2006. – Vol. 38. – P. 3–12.
- Ferris, H. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web / H. Ferris // Journal of Nematology. – 2010. – Vol. 42. – P. 63–67.
- Fine root decomposition rates do not mirror those of leaf litter among temperate tree species / S. Hobbie, J. Oleksyn, D. Eissenstat, P. Reich // Oecologia. – 2010. – Vol. 162. – P. 505–513.
- Forge, T. A. Trophic structures of nematode communities, microbial biomass, and nitrogen mineralization in soils of forests and clearcuts in the southern interior of British Columbia / T. A. Forge, S. W. Simard // Can. J. Soil Sci. – 2000. – Vol. 80. – P. 401–410.
- Gurevitch, J. Meta-analysis in ecology / J. Gurevitch, P. S. Curtis, M. H. Jones // Advances in Ecological Research. – 2001. – Vol. 32. – P. 199–247.
- Hanel, L. Response of soil nematodes inhabiting spruce forests in the Sumava Mountains to disturbance by bark beetles and clear-cutting / L. Hanel // Forest Ecol. Manag. – 2004. – Vol. 202. – P. 209–225.
- Huhta, V. Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning / V. Huhta // Annales Zoologici Fennici. – 1971. – Vol. 8. – P. 483–542.
- Jansson, P. Simulating soil temperature and moisture at a clearcutting in central Sweden / P. Jansson // J. For. Res. – 1987. – Vol. 2. – P. 127–140.
- Johansson, M.B. The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests / M.B. Johansson // Forestry. – 1995. – Vol. 68. – P. 49–62.
- Jones, M. D. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging / M. D. Jones, D. M. Durall, J. W. G. Cairney // New Phytol. – 2003. – Vol. 157. – P. 399–422.
- Keenan, R. J. The ecological effects of clear-cutting / R. J. Keenan, J. P. Kimmins // Environmental Reviews. – 1993. – Vol. 1. – P. 121–144.
- Kubin, E. Effect of clear-cutting of boreal spruce forest on air and soil temperature conditions / E. Kubin, L. Kemppainen // Acta For. Fenn. – 1991. – Vol. 225. – 42 p.
- Kudrin, A. A. Effects of low quantities of added labile carbon on soil nematodes in intact forest soil microcosms / A. A. Kudrin // European Journal of Soil Biology. – 2017. – Vol. 78. – P. 29–37.
- Lundgren, B. Bacteria in a pine forest soil as affected by clear-cutting / B. Lundgren // Soil Biology & Biochemistry. – 1982. – Vol. 14. – P. 537–542.
- Lundkvist, H. Effects of clear-cutting on the enchytraeids in a Scots pine forest soil in central Sweden / H. Lundkvist // J. Appl. Ecol. – 1983. – Vol. 20. – P. 873–885.
- Michal, B. Responses of small mammals to clear-cutting in temperate and boreal forests of Europe: a meta-analysis and review / B. Michal, Z. Rafal // Eur. J. For. Res. – 2014. – Vol. 133. – P. 1–11.
- Nematode community structure as indicator / K. Eckschmitt, G. Bakonyi, M. Bongers, T. Bongers, S. Bostrom, E. M. Papatheodorou, B. Sohlenius, G. P. Stamou, V. Wolters // Eur. J. Soil Biol. – 2001. – Vol. 37. – P. 263–268.
- Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement / H. Ferris, R. C. Venette, H. R. van der Meulen, S. S. Lau // Plant and Soil. – 1998. – Vol. 203. – P. 159–171.
- Panesar, T. S. The impact of clear-cutting and partial harvesting systems on population dynamics of soil nematodes in coastal Douglasfir forests / T. S. Panesar, V. G. Marshall, H. J. Barclay // Pedobiologia. – 2000. – Vol. 44. – P. 641–665.
- Reserves, resilience, and dynamic landscapes / J. Bengtsson, P. Angelstam, T. Elmqvist, U. Emanuelsson, C. Folke, M. Ihse, F. Moberg, M. Nystrom // Ambio. – 2003. – Vol. 32. – P. 389–396.
- Siira-Pietikainen, A. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods / A. Siira-Pietikainen, J. Haimi, J. Siitonen // Forest Ecology and Management. – 2003. – Vol. 172. – P. 339–353.
- Smolander, A. Dissolved soil, organic nitrogen and carbon in a Norway spruce stand and an adjacent clear-cut / A. Smolander, V. Kitunen, E. Malkonen // Biol. Fertil. Soils. – 2001. – Vol. 33. – P. 190–196.
- Sohlenius, B. Fluctuations of nematode populations in pine forest soil. Influence of clearcutting / B. Sohlenius // Fundam. Appl. Nematol. – 1997. – Vol. 20. – P. 103–114.
- Sohlenius, B. Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil / B. Sohlenius // Appl. Soil Ecol. – 2002. – Vol. 19. – P. 261–277.
- Sohlenius, B. Short-term influence of clear-cutting on abundance of soil-microfauna (Nematoda, Rotatoria and Tardigrada) in a Swedish pine forest soil / B. Sohlenius // J. appl. Ecol. – 1982. – Vol. 19. – P. 349–359.
- Staaf, H. Effects of slash removal and stump harvesting on soil water chemistry in a clear cutting in SW Sweden / H. Staaf, B. A. Olsson // Scandinavian Journal of Forest Research. – 1994. – Vol. 9. – P. 305–310.
- Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / L. Finer, H. S. Helmisaari, K. Lohmus, H. Majdi, I. Brunner, I. Borja // Plant Biosystems. – 2007. – Vol. 141. – P. 394–405.

**A META-ANALYSIS OF THE EFFECT OF CONIFEROUS FORESTS CLEAR-CUTTING
AND SUBSEQUENT SUCCESSIONAL CHANGES ON THE SOIL NEMATODE ABUNDANCE**

A.A. Kudrin

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

Summary. Meta-analysis is the statistical approach that allows to quantitatively combine the results of several independent studies. The essence of this analysis is to transform heterogeneous data from selected publications to comparable effect sizes and subsequent analysis of the estimates in order to find the general trends, as well as to identify factors that determine the variability of the research results. At the present time, required amount of data was accumulated, which allows us, using the approach of a meta-analysis, to draw conclusions about the impact of clear-cutting of coniferous forests on soil nematodes and at the same time to identify the factors which modify the strength of the effect.

In this study, we conducted a quantitative synthesis of the research results of clear-cutting impact on the soil nematodes abundance in order to determine (1) the nematode population changes as a result of successive changes caused by deforestation; (2) to evaluate the role of the technological differences in clear-cutting and (3) to identify the impact of the dominant tree species on the effects of clear-cutting for soil nematodes.

It is revealed that the effect of clear-cutting appears most clearly during the initial stages of succession (0-5 years) and is expressed by decrease of nematodes compared to control biotopes. The meta-analysis suggests a more pronounced negative impact of clear-cutting on nematodes when slash removed; otherwise the effect size was slightly different from zero. Clear-cutting effect may also depend on the dominant tree species. Reducing the nematode abundance after cutting appears more pronounced in the pine forests compared to spruce forests and forests formed by *Pseudotsuga* and *Thuja*.

Key words: meta-analysis, clear-cutting, soil nematodes
