

УДК 595.713:57.043

**ВЛИЯНИЕ НИЗОВОГО ПОЖАРА НА СТРУКТУРУ
СООБЩЕСТВ КОЛЛЕМБОЛ (HEXARODA: COLLEMBOLA)
В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ***Р.А. Сайфутдинов, А.В. Беспярых***Аннотация**

В работе рассмотрено воздействие низового пожара на сообщества коллембол в бореальном лесу Карелии. Установлено, что четырехлетний срок после пожара оказывается достаточным для восстановления численности и видового разнообразия коллембол, в то время как фаунистический состав на пожарище оказывается отличным от такового в окружающих несгоревших участках леса.

Ключевые слова: ногохвостки, бореальный лес, Карелия, лесной пожар.

Введение

Значительное количество лесов в мире ежегодно оказывается подвержено пожарам различной периодичности и интенсивности [1–3]. Особенно остро эта проблема стоит для бореальных лесов, которые характеризуются накоплением значительной массы подстилки и в большинстве своем крайней труднодоступностью. Ежегодно это приводит к выгоранию многих миллионов гектаров лесных насаждений и поступлению в атмосферу значительных объемов парниковых газов [4].

Почвенная фауна является функционально важной компонентой лесных экосистем и участвует в процессе почвообразования и регулирования биологического круговорота веществ [5, 6]. Лесные пожары значительно снижают численность почвенных организмов [7–9]. Огонь уничтожает местообитания почвенных животных – подстилку и верхнюю часть гумусового горизонта, а также в случае сильного пожара негативно влияют и на нижние горизонты почвы [10–13].

Процессы восстановления сообществ почвенных организмов после пожаров зависят от характера и интенсивности пожаров, а также от расселенческих, поведенческих и физиологических особенностей представителей различных групп почвенной биоты [14–16]. Высокое таксономическое разнообразие почвенных организмов заставляет исследователей искать наиболее репрезентативные группы, которые могут служить надежными индикаторами постпирогенных сукцессий в бореальных лесах.

Коллемболы часто используются в качестве такого таксона-индикатора изменений окружающей среды [17–19]. Однако скорость восстановления нарушенных сообществ коллембол различна. Некоторым видам бывает достаточно два-три года, чтобы восстановить свою численность, тогда как большинству

из них необходимо для этого не менее пяти лет [20]. В частности, установлено, что скорость восстановления численности коллембол зависит от скорости возобновления подстилки и заселения ее грибами [18].

Цель настоящего исследования – оценить степень влияния низового пожара на структуру и разнообразие сообществ ногохвосток в условиях северной тайги, а также характер их восстановления.

1. Материал и методы

Район исследований. Почвенные пробы были собраны в бореальном лесу в 2005 году (рис. 1), через четыре года после пожара, который случился в сентябре 2001 г. возле дер. Царевичи (61°59' с.ш., 34°11' в.д.) в 28 км к северу от г. Петрозаводска.

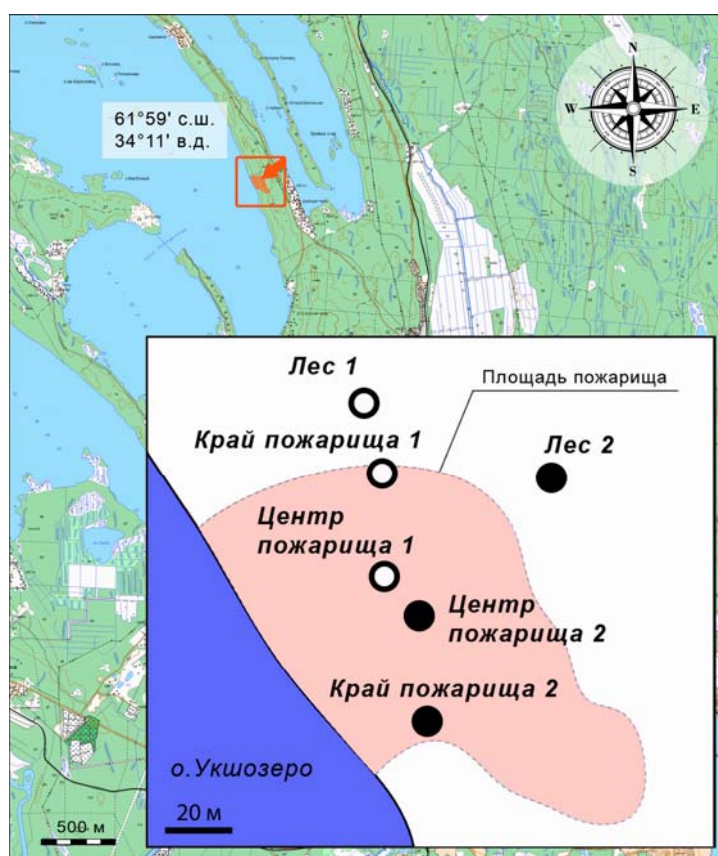


Рис. 1. Схема района исследования со схемой отбора проб. Обозначения см. в тексте

Площадь изучаемого пожара составила 24 га. По классификации И.С. Мелехова, пожар на территории соснового леса был преимущественно низовой, но местами и всеобъемлющий [21]. На дренированных участках до пожара доминировали *Cladina* sp., *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea*. Участки с повышенной влажностью были покрыты *Betula pubescens*. В первые годы после пожара вместе с подростом *V. vitis-idaea* и *V. myrtillus* доминировали *Epilobium*

angustifolium, *Rubus idaeus* и *Senecio* spp. [9]. Через пять лет после пожара почва была покрыта плотным слоем мха и несплошным слоем лесной подстилки. Суммарная мощность мохового покрова, подстилки и гумусового горизонта была около 2 см, в то время как в несгоревшем лесу эта величина колебалась в пределах 15–20 см [9].

Методика сбора проб. При сборе проб на пожарище использовался метод трансект (рис. 1). Две трансекты были заложены на расстоянии 200 м друг от друга. Каждая трансекта включала в себя 3 участка размерами 20 м × 20 м. Первый (контрольный) участок каждой трансекты (точки «лес 1» и «лес 2») был заложен на территории несгоревшего леса на удалении 30 м от края пожарища, второй участок (точки «край пожарища 1» и «край пожарища 2») расположен на пожарище в 5–10 м от края леса и третий участок (точки «центр пожарища 1» и «центр пожарища 2») расположен в центральной части пожарища за 60 м до края леса.

С каждого участка было отобрано по 5 почвенных проб. Пробы отбирались при помощи почвенного бура диаметром 9.9 см и включали в себя весь органический и 2 см минерального горизонта почвы. Выгонка организмов производилась при помощи эклектора Тульгрена.

Всего обработано 30 почвенных проб, в которых обнаружено 2666 экз. коллембол.

Статистическая обработка данных. Влияние лесного пожара на распределение сообществ коллембол исследовали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Перед проведением дисперсионного анализа данные были протестированы на нормальность (QQ-тест) и гомогенность (тест Шена – Пьюри). Для выявления степени фаунистического сходства почвенной микрофауны сравниваемых участков был использован кластерный анализ (метод ближнего соседа). В качестве меры сходства выбран индекс Брея-Кёртиса. Статистическую обработку данных проводили с использованием программных пакетов STATISTICA 6.0 и BioDiversity Pro 2.0.

2. Результаты

В общей сложности на обследованной территории зарегистрировано 19 видов коллембол, относящихся к 10 семействам (табл. 1). Среднее количество видов в пробе составило 5.9 ± 0.7 . Максимальное количество видов на пробу – 10, минимальное – 1. На контрольных участках «лес» доминировали: *Isotomiella minor* (41%), *Parisotoma notabilis* (26%) и *Xenylla boernerii* (13%); на участках «край пожарища»: *Folsomia quadrioculata* (33%), *P. notabilis* (30%) и *I. minor* (22%); на участках «центр пожарища»: *P. notabilis* (41%), *I. Minor* (36%) и *Protophorura* sp. (14%).

Следует отметить, что после пожара у разных видов коллембол по-разному восстанавливалась численность. В связи с этим мы разделили виды коллембол на две условные группы. Первая группа состоит из двух доминантных видов *I. minor* и *P. notabilis*, численность которых относительно высока и достоверно не отличается между всеми участками, тогда как виды из второй группы характеризуются закономерными, хотя и не всегда достоверными различиями между численностью на пожарище и численностью на контрольном участке (рис. 2).

Табл. 1

Видовой состав и средняя численность \pm стандартное отклонение (экз. \cdot м⁻²) коллембол на исследуемых участках

Вид	Лес 1 и 2 (среднее)	Край пожарища 1 и 2 (среднее)	Центр пожарища 1 и 2 (среднее)
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)	230 \pm 137	12 \pm 12	140 \pm 55
<i>Pogognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	166 \pm 54	115 \pm 77	25 \pm 17
<i>Desoria hiemalis</i> (Schött, 1893)	89 \pm 89	102 \pm 59	12 \pm 12
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1793)	0	25 \pm 25	0
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	51 \pm 39	25 \pm 17	12 \pm 12
<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock, 1873)	25 \pm 25	0	0
<i>Orchesella bifasciata</i> (Krausbauer, 1898)	12 \pm 12	12 \pm 12	0
<i>Sminthurinus schoetti</i> (Axelson, 1903)	0	12 \pm 12	12 \pm 12
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	0	77 \pm 43	166 \pm 66
<i>Isotoma viridis</i> (Bourlet, 1839)	51 \pm 39	115 \pm 11	25 \pm 17
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schaffer, 1896)	2867 \pm 1002	3161 \pm 866	5132 \pm 1359
<i>Xenylla boernerii</i> (Axelson, 1905)	1446 \pm 1446	128 \pm 68	115 \pm 101
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	320 \pm 211	51 \pm 39	51 \pm 20
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	409 \pm 322	3456 \pm 2253	204 \pm 191
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	64 \pm 34	230 \pm 151	0
<i>Isotomiella minor</i> (Schaffer, 1896)	4505 \pm 1692	2316 \pm 933	4544 \pm 1416
<i>Protophorrura</i> sp.	729 \pm 269	550 \pm 293	1753 \pm 558
<i>Megalothorax minimus</i> (Willem, 1900)	25 \pm 25	0	0
<i>Willemia denisi</i> (Mills, 1932)	25 \pm 17	166 \pm 60	345 \pm 144

Наибольшая общая численность коллембол с учетом доминантных видов была отмечена в «центре пожарища», несколько меньшее количество отмечено в «лесу» и наименьшая численность наблюдается на «краю пожарища» (рис. 2). Разница в общей численности оказалась статистически незначима: $p < 0.9$. Наибольшая численность коллембол без учета доминантных видов была отмечена на «краю пожарища», несколько менее заселенным оказался «лес» и наименьшая численность отмечена в «центре пожарища» (рис. 2). Тем не менее различия во втором случае были статистически значимыми только на уровне $p < 0.7$.

Среднее количество видов на пробу колебалось незначительно между участками, однако общее число видов по мере приближения к «центру пожарища» уменьшалось. Общее число видов в «лесу» и на «краю пожарища» отличалось незначительно. На участках «центр пожарища» наблюдается тенденция к уменьшению общего числа видов ногохвосток.

По результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) было установлено, что различия численности отдельных видов между участками не достоверны. Однако изменение численности *Willemia denisi* между участками близко к достоверному ($p < 0.06$). Численность данного вида по мере продвижения от контрольного участка к центру пожарища увеличивается (рис. 3).

Кластерный анализ показал (рис. 4), что аналогичные участки разных трансект – «край пожарища 1» и «край пожарища 2» – обладают относительно более высоким фаунистическим сходством (степень сродства 71%). Участок «лес 2» имеет значительные фаунистические различия с участками «край пожарища»

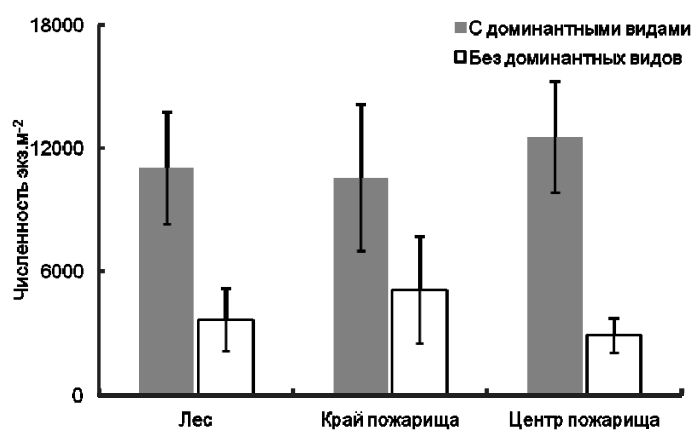


Рис. 2. Средняя численность коллембол в пределах исследованных участков \pm стандартное отклонение

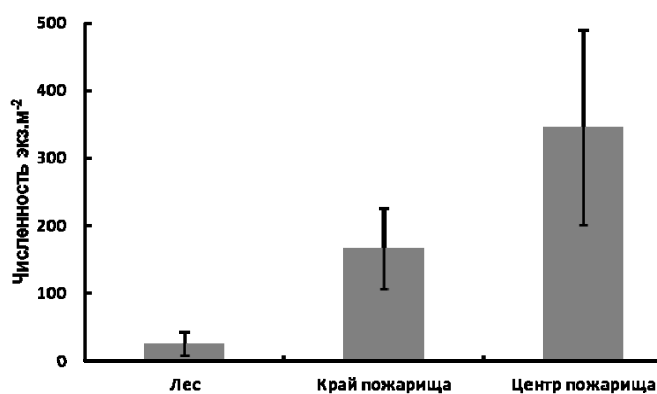


Рис. 3. Средняя численность вида *Willemia denisi* (Mills, 1932) в пределах исследованных участков \pm стандартное отклонение

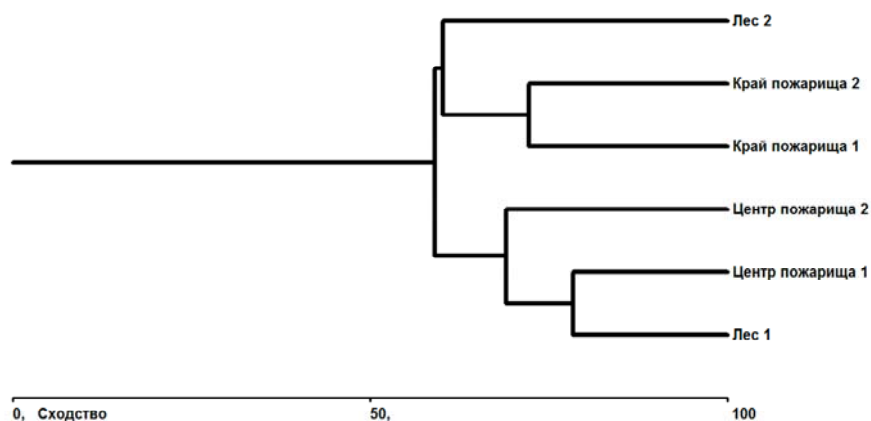


Рис. 4. Результаты кластерного анализа сходства сообществ коллембол из шести исследованных участков бореального леса (метод ближнего соседа, мера сходства – индекс Брея – Кертиса)

(степень различия 40%). Степень сходства между участками «центр пожарища 1» и «лес 1» составила 77% и степень различия между вышеуказанными участками и участком «центр пожарища 2» – 32% (рис. 3).

3. Обсуждение

В работах, посвященных изучению почвенной фауны после воздействия лесных пожаров, приводятся сведения о разных темпах восстановления [3, 9, 16, 22]. Наши результаты продемонстрировали, что четырехлетний срок оказался достаточным для полного восстановления сообществ ногохвосток. А. Мальмстрём в ходе изучения влияния лесных пожаров Швеции исследовала большое количество лесных биотопов, среди которых также наблюдались участки, где коллемболы восстанавливались за столь небольшой срок [13]. Как правило, это были леса, подверженные низовому палу средней и малой интенсивности. При этом К. Гонгальский и Т. Перссон [9] провели сравнение пожара в Тюресте и исследуемого нами пожара и показали, что характер и интенсивность горения на обоих участках были примерно одинаковыми. Таким образом, можно утверждать, что восстановление сообществ коллембол после низовых лесных пожаров средней интенсивности в условиях бореального леса возможно в течение 3–4 лет. Одинаковая численность двух доминантных видов коллембол на всех участках в нашем исследовании, скорее всего, связана с высокой подвижностью и темпами воспроизводства коллембол *I. minor* и *P. notabilis*. Данные виды являются доминантными во многих типах ненарушенных и нарушенных в результате деятельности человека биотопах [18]. Исходя из этого, можно сказать, что они обладают высокой экологической пластичностью, что наблюдалось и в нашем случае. Это позволило им занять характерные для этой группы свободные экологические ниши на пожарище. Столь высокая скорость восстановления численности доминантов не позволяет нам использовать показатели общей численности коллембол в качестве индикатора влияния пожара в среднесрочной перспективе. Однако близким к достоверному оказалось увеличение численности *W. denisi* от участка «центр пожарища» к контрольному участку «лес». Отмеченный рост численности данного вида может говорить о гетерогенности пожара, а также о различной степени влияния низового пожара на разные виды коллембол. Низкая численность на участках «лес» и «край пожарища» может также быть обусловлена конкуретными взаимоотношениями с другими группами организмов эдафона [18]. При проведении кластерного анализа аналогичные участки разных трансект – «край пожарища 1» и «край пожарища 2» – объединились в один кластер. Мы объясняем это относительной схожестью данных участков и их одинаковыми темпами восстановления. Относительно высокое фаунистическое сходство участков «центр пожарища 1» и «лес 1» свидетельствует о высокой степени естественной (предположительно, стохастической) пространственной вариабельности сообществ ногохвосток на данном уровне пространственного охвата наряду с активным восстановлением их численности и разнообразия за четыре года. Частично это происходит за счет малого размера выборки. В перспективе встает задача разделения пространственной вариации данных о численности и структуре сообществ коллембол, вызванных пожарами и иными природными и антропогенными факторами.

Авторы благодарны кандидату биологических наук К.Б. Гонгальскому (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН), г. Москва) за предоставление материала и рекомендации по выполнению работы и кандидату географических наук А.С. Зайцеву (ИПЭЭ РАН) за ценные рекомендации и замечания при анализе и интерпретации полученных данных.

Литература

1. Валендик Э.Н., Матвеев П.М., Софронов М.А. Крупные лесные пожары. – М.: Наука, 1979. – 198 с.
2. Фуряев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. – Новосибирск: Наука, 1996. – 253 с.
3. Гонгальский К.Б. Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных животных // Журн. общ. биол. – 2006. – Т. 67, № 1. – С. 54–65.
4. Воробьев Ю.Л., Акимов В.А., Соколов Ю.И. Лесные пожары на территории России: состояние и проблемы. – М.: Дзэкс-Пресс, 2004. – 312 с.
5. Криволицкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. – М.: Наука, 1994. – 268 с.
6. Barrios E. Soil biota, ecosystem services and land productivity // Ecol. Econ. – 2007. – V. 64, No 2. – P. 269–285. – doi: 10.1016/j.ecolecon.2007.03.004.
7. Wikars L.-O., Schimmel J. Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests // Forest Ecol. Manag. – 2001. – V. 141, No 3. – P. 189–200.
8. Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // App. Soil Ecol. – 2009. – V. 43, No 1. – P. 61–74.
9. Gongalsky K., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // Soil Biol. Biochem. – 2013. – V. 57. – P. 182–191.
10. Wikars L. Effects of forest fire and the ecology of fire-adapted insects: Doctoral Thesis. – Uppsala, Sweden, 1997. – 35 p.
11. DeBano L.F., Neary D.G., Ffolliott P.F. Fire's Effects on Ecosystems. – N. Y.: John Wiley & Sons, 1998. – 352 p.
12. Kozlowski T.T., Ahlgren C.E. Fire and Ecosystems. – N. Y.: Acad. Press, 1974. – 556 p.
13. Malmström A. The importance of measuring fire severity – Evidence from microarthropod studies // Forest Ecol. Manag. – 2010. – V. 260, No 1. – P. 62–70. – doi: 10.1016/j.foreco.2010.04.001.
14. Bengtsson J. Disturbance and resilience in soil animal communities // Eur. J. Soil Biol. – 2002. – V. 38, No 2. – P. 119–125.
15. Lindberg N., Bengtsson J. Population responses of oribatid mites and collembolans after drought // App. Soil Ecol. – 2005. – V. 28, No 2. – P. 163–174.
16. Gongalsky K.B., Malmström A., Zaitsev A.S., Shakhob S.V., Bengtsson J., Persson T. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape // App. Soil Ecol. – 2012. – V. 59. – P. 73–86.
17. Hopkin S.P. Biology of the Springtails (Insecta: Collembola). – Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. – 340 p.
18. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. – М.: ГНО «Прометей» МПГУ, 2005. – 244 с.

19. *Greenslade P.* The potential of Collembola to act as indicators of landscape stress in Australia // *Aust. J. Exp. Agr.* – 2007. – V. 47, No 4. – P. 424–434.
20. *Malmström A.* Effects of wildfire and prescribed burning on soil fauna in boreal coniferous forests: Doctoral Thesis. – Uppsala, Sweden, 2006. – 35 p.
21. *Вакуров А.Д.* Лесные пожары на севере. – М.: Наука, 1975. – 100 с.
22. *Huebner K., Lindo Z., Lechowicz M.J.* Post-fire succession of collembolan communities in a northern hardwood forest // *Eur. J. Soil Biol.* – 2012. – V. 48. – P. 59–65.

Поступила в редакцию
10.06.13

Сайфутдинов Руслан Айратович – студент Института фундаментальной медицины и биологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.
E-mail: *saifutdinov.r@hotmail.com*

Беспярых Андрей Васильевич – заведующий отделом беспозвоночных Зоологического музея, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.
E-mail: *andyocopus@mail.ru*

* * *

EFFECTS OF SURFACE FIRE ON SPRINGTAIL COMMUNITY IN THE MIDDLE TAIGA

R.A. Saifutdinov, A.V. Bespyatykh

Abstract

This article considers the impact of surface fire on Collembola community in the boreal forest of Karelia. It was established that four years after the fire are sufficient for the restoration of the abundance and species diversity of springtails, while the fauna composition in the burned area is different from that in the surrounding unburned forest areas.

Keywords: Collembola, boreal forest, Karelia, forest fire.

References

1. Valendik E.N., Matveev P.M., Sofronov M.A. Large Forest Fires. Moscow, Nauka, 1979. 198 p. (In Russian)
2. Furyaev V.V. The Role of Fires in Forest Formation. Novosibirsk, Nauka, 1996. 253 p. (In Russian)
3. Gongalsky K.B. Forest fires as a factor of formation of soil animal communities. *Zh. Obshch. Biol.* 2006, vol. 67, no. 1, pp. 54–65. (In Russian)
4. Vorobei Yu.L., Akimov V.A., Sokolov Yu.I. Forest Fires in the Territory of Russia: State and Problems. Moscow, Deks-Press, 2004. 312 p. (In Russian)
5. Krivolutskii D.A. Soil Fauna in Ecological Control. Moscow, Nauka, 1994. 268 p. (In Russian)
6. Barrios E. Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecol. Econ.*, 2007, vol. 64, no. 2, pp. 269–285. doi: 10.1016/j.ecolecon.2007.03.004.
7. Wikars L.-O., Schimmel J. Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests. *Forest Ecol. Manag.*, 2001, vol. 141, no. 3, pp. 189–200. (In Russian)
8. Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest. *App. Soil Ecol.*, 2009, vol. 43, no. 1, pp. 61–74.
9. Gongalsky K., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests. *Soil Biol. Biochem.*, 2013, vol. 57, pp. 182–191.

10. Wikars L. Effects of forest fire and the ecology of fire-adapted insects: Doctoral Thesis. Uppsala, Sweden, 1997. 35 p.
11. DeBano L.F., Neary D.G., Ffolliott P.F. Fire's Effects on Ecosystems. N. Y., John Wiley & Sons, 1998. 352 p.
12. Kozłowski T.T., Ahlgren C.E. Fire and Ecosystems. N. Y., Acad. Press, 1974. 556 p.
13. Malmström A. The importance of measuring fire severity – Evidence from microarthropod studies. *Forest Ecol. Manag.*, 2010, vol. 260, no. 1, pp. 62–70. doi: 10.1016/j.foreco.2010.04.001
14. Bengtsson J. Disturbance and resilience in soil animal communities. *Eur. J. Soil Biol.*, 2002, V. 38, no. 2, pp. 119–125.
15. Lindberg N., Bengtsson J. Population responses of oribatid mites and collembolans after drought. *App. Soil Ecol.*, 2005, vol. 28, no. 2, pp. 163–174.
16. Gongalsky K.B., Malmström A., Zaitsev A.S., Shakhab S.V., Bengtsson J., Persson T. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape. *App. Soil Ecol.*, 2012, vol. 59, pp. 73–86.
17. Hopkin S.P. Biology of the Springtails (Insecta: Collembola). Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 340 p.
18. Kuznetsova N.A. Organization of Communities of Terricolous Collembolans. Moscow, GNO Prometei MPGU, 2005. 244 p. (In Russian)
19. Greenslade P. The potential of Collembola to act as indicators of landscape stress in Australia. *Aust. J. Exp. Agr.*, 2007, vol. 47, no. 4, pp. 424–434.
20. Malmström A. Effects of wildfire and prescribed burning on soil fauna in boreal coniferous forests: Doctoral Thesis. Uppsala, Sweden, 2006. 35 p.
21. Vakurov A.D. Forests Fires in the North. Moscow, Nauka, 1975. 100 p. (In Russian)
22. Huebner K., Lindo Z., Lechowicz M.J. Post-fire succession of collembolan communities in a northern hardwood forest. *Eur. J. Soil Biol.*, 2012, vol. 48, pp. 59–65.

Received
June 10, 2013

Saifutdinov Ruslan Airatovich – Student, Institute of Fundamental Medicine and Biology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: saifutdinov.r@hotmail.com

Bespyatykh Andrei Vasilevich – Head of the Department of Invertebrates, Zoological Museum, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: andyoctopus@mail.ru