

Влияние лесных пожаров на сообщество коллембол (Hexapoda, Collembola) сухих сосняков Тувы

The impact of forest fires on springtail community (Hexapoda, Collembola) of dry pine forests of Tuva, Russia

О.Г. Березина
O.G. Berezina

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: isotoma@yandex.ru.
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Key words: коллемболы, лесные пожары, сукцессия, сухие сосняки, Тува.

Ключевые слова: springtails, forest fires, succession, dry pine forests, Tuva.

Резюме. Исследована послепожарная сукцессия в Балгазынском бору (Тува). Показано, что население коллембол на разных её стадиях отличается по составу, обилию и видовому богатству от сообщества ненарушенных участков. Стимулирующее воздействие пожаров проявляется в повышении видового богатства старых гарей, которое превышает таковое в лесах, длительное время не подвергавшихся пожарам. Реколонизация свежих гарей происходит за счет видов, адаптированных к обитанию на гарях. Выявлен факультативно пиротфильный вид коллембол — *Parisotoma longa*.

Abstract. Post-fire succession in the Balgazynskii bor (Tuva) was studied. It is shown that springtail populations, which can be found there at different succession stages, are characterized by different abundance, species richness and composition in comparison with the same communities from undisturbed areas. The stimulating effect of fires becoming apparent in increases of the old burned area species richness which exceeds number of species in unaffected forests. Recolonization of fresh burnt areas is provided by species that adapted to living in the old burned areas. The optional fire-adapted springtail species, *Parisotoma longa* Potapov, 1991, is revealed.

Введение

Лесные пожары являются одним из важнейших факторов, определяющих динамику лесных биогеоценозов. В последнее столетие наблюдается достоверное увеличение количества пожаров, снижение межпожарного времени и изменение интенсивности горения лесов, связанное как с усилением антропогенной трансформации биосферы, так и с повышением среднегодовых температур [Kharuk, 2005; Gongalsky et al., 2006]. Лесные пожары рассматриваются как экологический фактор, оказывающий существенное воздействие на динамику сообществ почвообитающих беспозвоночных животных. Влияние лесных пожаров на структуру биоценозов и население крупных почвенных бес-

позвоночных подробно исследовано в работе К.Б. Гонгальского [Gongalsky, 2014]. Исследования воздействия пожаров и послепожарного восстановления сообществ микроартропод остаются фрагментарными [Bezkorovainaya et al., 2007; Krasnoshchekova et al., 2008], поэтому изучение пирогенной трансформации сообщества коллембол, входящих в размерно-функциональный блок почвенных микроартропод, является актуальным.

Изучение послепожарного восстановления сообществ коллембол в сухих сосняках Тувы проводилось в 2005–2006 гг. в рамках комплексного исследования послепожарных сукцессий сибирской тайги на северном и южном пределах.

Цель настоящего исследования — выявить влияние пожара и особенности послепожарного восстановления сообществ коллембол южных сосняков. В ходе работы было исследовано население коллембол сосняка, не нарушенного пожаром, а также на разных стадиях послепожарной сукцессии и в условиях разных пожарных режимов, выявлены особенности трансформации структуры сообществ коллембол в ходе послепожарной сукцессии.

Материал и методы

Исследования проводились в 2005–2006 гг. в Балгазынском сосновом бору (Тува). Бор расположен в юго-восточной части Центрально-Тувинской котловины на территории Тандинского района и представляет собой компактный массив площадью около 100 тыс. га на песчаных днах, на высоте до 900 м н.у.м. Травяной покров разнотравно-злаковый. Во флоре ярко выражен степной элемент, преобладают ксерофиты [Shaulo, 1981]. Почвы чернозёмовидные и дерновые супесчаные. Особенностью почвенного покрова является наличие погребённых горизонтов, которые возникают при перемещении перевеваемых песков, образующих-

ся на месте прошлых сильных пожаров и бесконтрольных рубок [Martzinkovskii, 1959].

Сухие сосновые боры Южной Сибири (например, Балгазынский и Цасучейский боры), находящиеся за пределом зонального ареала сосны обыкновенной, вклиниваются в зону сухих степей, что обуславливает их высокую пожароопасность. Пожары разной интенсивности регистрируются в них ежегодно более чем на половине площади [Vuyak et al., 2007]. Характерной особенностью сухих боров, в частности, Балгазынского бора, являются разновозрастность насаждений и низко опущенная крона деревьев, что вместе с повторяющимися засухами приводит к резкому увеличению доли верховых пожаров. На пройденных верховыми пожарами участках повреждённые деревья погибают, а развитие корневых гнилей спустя 3–5 лет приводит к их вывалу. Возобновление сосны на повреждённых участках затруднено по причине перегрева лишённого подстилки почвенного покрова, ветровой эрозии, а также из-за развития задернения злаками, в основном, вейником [Vuyak et al., 2007].

На гарях разного возраста, а также с разной интенсивностью горения были выделены модельные площадки. Примерная интенсивность горения при последнем пожаре определялась по характеру поражения древостоя [Sannikov, 1981, 1983]. При сохранении большинства деревьев, но отсутствии мощной подстилки и подроста недавний пожар оценивался как слабый низовой. При гибели большей части деревьев на корню пожар оценивался как сильный. Возраст деревьев и подроста примерно оценивали по высоте и диаметру на основе номограмм, приведённых в литературе [Figuayev et al., 2004].

Свежая гать (Г0) — участок бора, пройденный сильным низовым пожаром весной 2005 г. Подстилка, опад, подрост и травостой полностью уничтожены пожаром, деревья погибли, оставаясь на корню, интенсивно колонизируются ксилофагами. Формируется свежий опад из большого количества веток, фрагментов коры и хвои. К 2006 г. хвоя полностью разложилась, формируется травостой с проективным покрытием 10–15 %, преимущественно из вейников.

Средневозрастная гать (Г5) представлена участком, пройденным сильным пожаром около 5 лет назад. В 2005 г. примерно половина мёртвых деревьев упала, остальные остаются на корню. Почва голая, супесчаная, с редкими дернинами вейника на буграх и плотными дернинами с кустиками кизильника до 0,5 м высотой в понижениях. Идёт возобновление осины, местами подрост достигает 30 см. В 2006 г. практически все деревья упали; травостой остаётся в прежнем состоянии.

Старовозрастная гать (Г15) сформировалась на участке, где зрелый сосняк уничтожен пожаром более 15 лет назад. Мёртвых деревьев на корню практически нет, бурелом зарастает караганой до 60 см, развита луговая растительность (вейник, зопник, подмаренник, прострел и др.) с проективным покрытием

до 70 %. Местами встречаются отдельные группы сосен, переживших пожар.

Ещё одним вариантом послепожарной сукцессии послужил разреженный старовозрастный сосняк (ГСл3), около трёх лет назад пройденный слабым низовым пожаром. Подстилка имеется, в травяном покрове, в основном, злаки с проективным покрытием 5 %.

В качестве контроля (К) был взят сосняк, более 30 лет не подвергавшийся пожарам. Древостой представлен крупными деревьями возраста около 100 лет, присутствует большое количество подроста от 2–3 до 30 лет. Имеется мощная подстилка (2–5 см). Сосняк преимущественно мертвопокровный, однако встречаются лесные (грушанка) и степные (астрагал, термописис) растения, проективное покрытие 5–10 %.

Почвенные пробы отбирались 23 июня 2005 г. и 1 августа 2006 г. в 10-кратной повторности цилиндрическим буром диаметром 5 см на глубину 5 см. Микроартроподы извлекались в лабораторных условиях на эклекторах по стандартной методике. Коллемболы заливались в постоянные препараты (жидкость Фора), видовая принадлежность определялась с помощью фазово-контрастного микроскопа при 400–1000-кратном увеличении по определительным таблицам [Collembola of USSR, 1988, Collembola of Russia..., 1994, Potapov, 2001].

Всего за два года отобрано и обработано 100 проб почвы, извлечено и определено около 800 экз. коллембол.

Анализ почвы на содержание общего органического углерода ($C_{орг}$, %) проводился в лаборатории биогеоценологии ИПА СО РАН.

Данные обрабатывались с применением традиционных методов статистики. Оценивали среднее число видов, среднюю плотность населения, приведённую к 1 м² на модельном участке и её ошибку.

Структуру доминирования определяли на основании уральной доминирования по Энгельманну [Engelmann, 1978].

Для определения уровня разнообразия группировки коллембол рассчитывался индекс Шеннона: $H' = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i$, рассчитывалась его ошибка; достоверность различий оценивалась по критерию Стьюдента [Magurran, 1988].

Влияние пожара на распределение и обилие коллембол исследовали с помощью дисперсионного анализа (ANOVA). Для оценки фактора «пожар» составлялись таблицы обилия коллембол на разных стадиях послепожарной сукцессии и ранжировались по увеличению послепожарного возраста. Силу влияния фактора оценивали по формуле $h^2 = 1 - (SS_{внутригрупповая} / SS_{общая})$, где SS — выборочная дисперсия, вычисляемая как сумма квадратов отклонений от выборочного среднего, делённая на $n-1$.

Для определения биотопической приуроченности рассчитывался индекс Песенко: $F_{ij} = (n_{ij}N - n_iN_j) / (n_{ij}N + n_iN_j - 2n_{ij}N_j)$ [Pesenko, 1982], где n_{ij} — число

Таблица 1. Общие характеристики населения коллембол в послепожарной сукцессионной серии сосняков (2006 г.)
Table 1. General characteristics of the springtail community in successional series of postfire pine forests (2006)

Биотоп	Плотность населения, тыс. / м ²	Количество видов	С _{общ.} , %	Индекс Шеннона, H'	Выравненность, E
Г0	14,3 ± 3,0	8	6,5	1,2	0,4
Г5	1,4 ± 0,8	5	8,6	1,4	0,6
Г15	8,1 ± 1,8	5	7,4	1,8	0,8
ГСл3	3,2 ± 0,8	13	1,7	3,14	0,8
К	14,9 ± 1,6	12	5,4	2,4	0,7

Условные обозначения: Г0 — 1 год после пожара; Г5 — около 5 лет после пожара; Г15 — около 15 лет после пожара высокой интенсивности; ГСл3 — слабый пожар около 3 лет назад; К — контрольный участок.

Designations: Г0 — 12 months after fire; Г5 — about 5 years after fire; Г15 — about 15 years after high-intensity fire; ГСл3 — about 5 years after low-intensity fire; К — unburned forest.

особей *i*-го вида в *j*-выборке объемом *N_j*; *n_i* — число особей этого вида во всех сборах объемом *N*. Рассматривали только значения [0;1], трактуемые как предпочтение биотопа.

Для выявления зависимости разнообразия сообществ от послепожарного времени использовали регрессионный анализ.

Все расчеты проводили в программах Past 1.8 и Microsoft Office Excel 2007.

В работе использована, в основном, система жизненных форм С.К. Стебаевой [Stebaeva, 1970].

Результаты и обсуждение

Всего за два года исследований найдено 22 вида коллембол из 18 родов 6 семейств. По количеству видов преобладают представители сем. Onychiuridae, по численности — сем. Isotomidae.

Для Балгазынского бора характерны засушливые периоды, сопровождающиеся пожарами [Vyryak et al., 2007]. Так, первый год исследований, 2005, был экстремально сухим, что привело к депрессии численности ногохвосток — в самом богатом биотопе их плотность не превышала 3 тыс. экз./м², а вся выборка насчитывала около 150 экземпляров. Поэтому дальнейший анализ проводился с использованием данных 2006 г., который был более благоприятным по количеству осадков, и максимальное обилие коллембол было в пять раз выше.

Основные характеристики населения коллембол исследованных участков приведены в табл. 1.

На контрольном участке за два года исследований отмечено 13 видов коллембол, средняя плотность населения 2,8 ± 0,3 тыс. экз./м² в 2005 г. и 14,9 ± 1,6 тыс. экз./м² — в 2006 г. Разнообразии группировки коллембол контрольного участка достаточно велико — индекс Шеннона 2,41. Здесь встречаются представители всех жизненных форм — от кортицикольной до нижнепочвенной, а также широкого набора биотопических групп [Kuznetsova, 2005] — лесные, степные, лесо-луговые, луговые и эвритопные. Три вида-доминанта в сумме составляют более 85 % всего обилия (рис. 1). Все они принад-

лежат к разным жизненным формам и адаптированы к обитанию в разных горизонтах подстилки и почвенного профиля — верхнепочвенная *Protaphorura* sp., нижнеподстилочная *Appendisotoma stebaevae* и подстильно-кортицикольная *Choreutinula inermis*.

Содержание углерода в почве — 8,6 %.

Пожар весны 2005 года, сформировавший участок Г0, привёл к уничтожению подстилки, которая является основным местом обитания коллембол, однако полного уничтожения и даже резкого снижения численности и видового богатства ногохвосток не произошло. Здесь выявлено 8 видов коллембол. Сразу после пожара, в 2005 г., отмечены представители трёх видов, относящихся к подстилочной жизненной форме (*Isotoma anglicana*, *Entomobrya* sp., *Neanura* sp.), но через год, несмотря на достаточно высокую общую плотность населения, этих видов уже не найдено, и группировка коллембол Г0 практически идентична эуэдафической группе жизненных форм контрольного участка (рис. 1). Это свидетельствует о том, что колонизация свежей гари идёт не только за счёт обитателей нижних слоёв почвенного профиля, мало страдающего от пожара, но и за счёт рефугиумов, остающихся благодаря гетерогенности фронта горения и образующегося пожарища. Однако спустя некоторое время здесь остаются только виды, адаптированные к обитанию на горячих, причём численность их весьма высока.

При некотором уменьшении видового богатства плотность населения коллембол свежей гари очень велика — только чуть меньше, чем на контрольном участке (14,3 ± 0,8 тыс. экз./м²). Из диаграммы рангобилие (рис. 1) видно, что 77 % от общей численности приходится на один вид. Это представитель верхнепочвенной жизненной формы *Parisotoma longa*, который лишь единично встречался на контрольном участке. Второй доминант, *Supraphorura furcifera*, также относящийся к верхнепочвенной жизненной форме, составляет 13,5 % от общего числа найденных ногохвосток.

Высокая степень доминирования обуславливает низкое значение индекса Шеннона — 1,23.

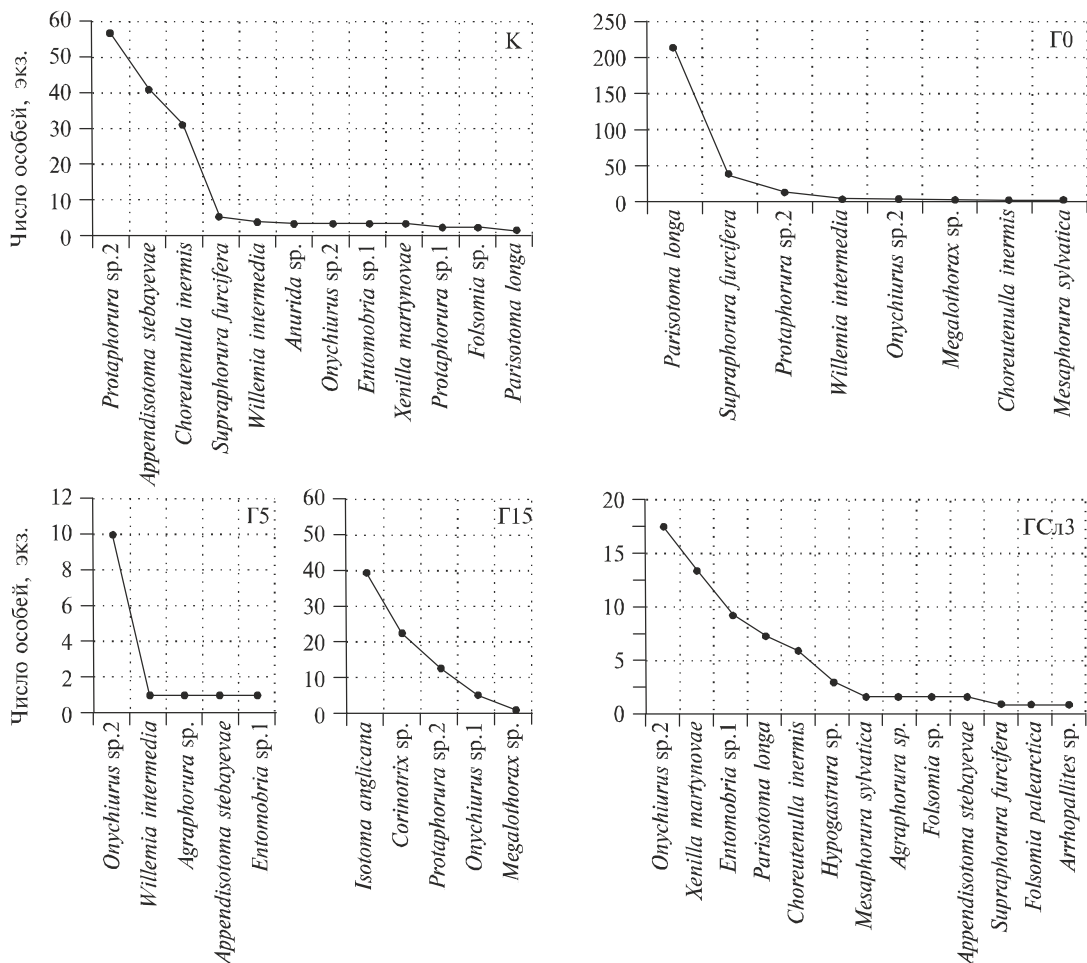


Рис. 1. Структура доминирования (диаграмма ранг-обилие) коллембол на разных стадиях послепожарной сукцессии (2006 г.). Обозначения см. табл. 1.

Fig. 1. Dominance structure (chart rank-abundance) of the springtails in different stages of succession (2006). Designations as in Table 1.

Содержание углерода в почве немного ниже, чем в контроле (7,4 %).

В сухих сосняках пожары, особенно верховые, приводят к остепнению и даже опустыниванию гарей [Buryak et al., 2007]. На участке Г5 происходит полное разрушение органического слоя почвы — остаётся практически голый песок. Содержание углерода в верхнем слое почвы снижается в 4 раза по сравнению с контролем и Г0 и не превышает 1,7 %. Группировка коллембол здесь почти полностью деградирует — в 2005 г. коллемболы отсутствуют, а в 2006 г. их плотность не превышает 1,5 тыс. экз./м² при относительно высоком видовом богатстве — 5 видов. За счёт невыраженного доминирования (рис. 1) общий уровень разнообразия достаточно высок — индекс Шеннона составляет 1,4.

В 2006 г. происходит вывал погибшего древостоя. Разлагающаяся древесина в дальнейшем обеспечит новый источник органического вещества и создаст благоприятные условия для восстановления растительности, а также для восстановления почвенной фауны, в том числе коллембол.

На старовозрастной гари Г15 восстанавливается травянистый покров лугового типа, появляется подрост сосны, формируется подстилка, возрастает содержание углерода в почве до 5,4 % — то есть условия обитания коллембол становятся более благоприятными. Хотя видовое богатство здесь всё ещё остаётся низким (выявлено всего 5 видов коллембол), численность увеличивается — плотность населения около 8 тыс. экз./м². С появлением подстилки и травостоя расширяется спектр доступных для заселения экологических ниш, формируется благоприятный термо-гигрорежим в приповерхностном слое, что создаёт условия для появления атмобионтных и подстилочных жизненных форм коллембол (*Isotoma anglicana*, *Corinotrix* sp.). Индекс Шеннона возрастает до 1,8.

Особый интерес представляет участок ГСл3, пройденный слабым низовым пожаром около 3 лет назад. Здесь отмечено 13 видов коллембол, что даже несколько выше, чем на контрольном участке. При невысокой численности (плотность населения всего 3 тыс. экз./м²) это даёт наивысшее значение индекса

Таблица 2. Положительные значения индекса биотопической приуроченности Песенко для видов, показавших статистически значимую зависимость от фактора «пожар»

Table 2. Positive values of the Pesenko biotopical index for the species significantly dependent on the «fire»-factor

Вид	Г0	Г5	Г15	ГСл3	К
<i>Choreutinula inermis</i>	–	–	–	1,0	–
<i>Hypogastrura</i> sp.	–	–	–	1,0	–
<i>Xenilla martynovae</i>	–	–	–	1,0	–
<i>Supraptorura furcifera</i>	0,8	–	–	–	–
<i>Appendisotoma stebayevae</i>	–	0,6	–	–	–
<i>Parisotoma longa</i>	0,9	–	–	–	–
<i>Isotoma anglicana</i>	–	–	1,0	–	–
<i>Corinotrix</i> sp.	–	–	0,6	–	0,6

Примечание. Условные обозначения биотопов см. табл. 1.
Note. Legends see in Table 1.

Шеннона — 3,14, что почти в полтора раза превышает разнообразие контрольного участка.

По литературным данным, пожары низкой интенсивности уже через год вызывают положительную динамику биогенности и биологической активности почв [Bogorodskaya, Ivanova, 2007], что благоприятно влияет на сообщество почвенных микроартропод, тесно связанных с микроорганизмами.

По структуре доминирования (рис. 1) ГСл3 сильно отличается от других участков. Три вида достигают уровня доминантов, ещё три — субдоминантов, причём уровень доминирования не превышает 25 %.

Послепожарные изменения, связанные с уменьшением влагоудерживающей способности субстрата [Семити, 2005], а также повышением средних температур подстилки и почвы [Tarasov et al., 2008], вызывают ксерофилизацию участка, что подтверждается как доминированием степных злаков в травяном покрове, так и наличием и доминированием степных видов коллембол (*Xenilla martynovae*, *Appendisotoma stebayevae*).

В составе субдоминантов выявляются виды-доминанты контрольного участка (*Choreutinula inermis*), а также вид *Parisotoma longa*, доминирующий на свежей гари.

Для сообществ коллембол ненарушенных биотопов, в отличие от сообществ других животных, характерна высокая степень доминирования одного–двух видов, то есть высокое таксономическое и экологическое разнообразие сочетается с количественной значимостью лишь небольшой доли видов и экологических групп [Kuznetsova, 2005]. Хотя непродолжительное исследование не выявило полного видового состава, но изменение структуры доминирования на разных участках прослеживается достаточно хорошо. При сильном нарушении (на горях) количество видов небольшое, а численность вида-доминанта очень высока и составляет до 40 % и более. При слабом нарушении (на ГСл3) степень доминирования ниже, и структура становится более выровненной. Из литературных данных известно, что такая структура доминирования характерна для со-

Таблица 3. Оценка влияния фактора «пожар» на распределение коллембол (однофакторный дисперсионный анализ)
Table 3. Impact evaluation of the «fire»-factor on the springtails distribution (ANOVA)

Вид	F	p	F _{crit}	Сила влияния фактора, h ² , %
<i>Choreutinula inermis</i>	4,37	0,004	2,53	27,96
<i>Hypogastrura</i> sp.	3,86	0,009	2,53	25,53
<i>Xenilla martynovae</i>	3,29	0,010	2,58	26,65
<i>Supraptorura furcifera</i>	3,33	0,010	2,58	22,82
<i>Appendisotoma stebayevae</i>	5,90	0,000	2,60	37,10
<i>Parisotoma longa</i>	29,90	< 0,000	2,58	72,65
<i>Isotoma anglicana</i>	12,62	< 0,000	2,58	52,89
<i>Corinotrix</i> sp.	13,19	< 0,000	2,58	53,96

обществ коллембол слабо нарушенных биотопов — при техногенном или антропогенном стрессе [Kuznetsova, 2005]. В данном случае сходное изменение вызывает пожар слабой интенсивности.

Известно, что коллемболы, благодаря мелким размерам, коротким жизненным циклам и способности к партеногенезу, могут находить микроместообитания с благоприятными для них условиями, формируя в естественных биогеоценозах нечто подобное «банку семян» растений [Kuznetsova, 2005]. При резких изменениях условий обитания (даже локальных) виды, адаптированные к этим условиям, получают преимущество и быстро увеличивают численность, что приводит к формированию специфической группировки коллембол. Это хорошо прослеживается в послепожарной сукцессионной серии, когда каждая из выделенных стадий чётко маркирована своими видами-доминантами.

Приуроченность видов коллембол к той или иной стадии полепожарной сукцессии выявлялась с помощью индекса Песенко. В таблице 2 приведены значения индекса для данных видов (только положительные, отражающие «предпочтение» видом определённого биотопа). Видно, что виды *Parisotoma longa* и *Supraphorura furcifera* тяготеют к свежей гари, *Isotoma anglicana* и *Corinotrix* sp. — к старой гари, *Appendisotoma stebayevae* маркирует не нарушенный пожаром участок. Более ксерофильный, чем контрольный, участок ГСл3 предпочитают степная *Xenilla martynovae* и *Hypogastrura* sp. gr. *socialis*, а также *Choreutinula inermis*, тяготеющий и к контрольному участку.

С помощью однофакторного дисперсионного анализа выявлено статистически значимое влияние фактора «пожар» на распределение 8 видов коллембол (табл. 3). Наибольшее влияние фактора выявлено на *Parisotoma longa*, который доминирует на свежей гари Г0 и является субдоминантом участка ГСл3, недавно пройденного слабым низовым пожаром — сила влияния 73 %. Это позволяет считать *Parisotoma longa* факультативным пирофильным видом, который получает преимущества на свежих гаях, но встречается в естественных биотопах, хотя и с гораздо меньшей плотностью [Wikars, 1997; Gongalsky, 2014]. Анализ содержимого пищеварительного тракта коллембол (не представленный в данной работе) показал, что основным пищевым объектом для *Parisotoma longa* является бесструктурное органическое вещество и, возможно, бактерии, а не мицелий грибов, как для большинства исследованных видов. Возможно, это позволяет данному виду освоить свежую гарь, где по литературным данным данным развитие почвенных грибов затруднено из-за изменения физических условий и усиления конкуренции со стороны бактериальной микрофлоры [Bezkorovainaya et al., 2003; Bogorodskaya, Ivanova, 2007; Bogorodskaya et al., 2010].

Кластерный анализ (рис. 2) выявляет большое сходство контрольного участка и свежей гари. Это

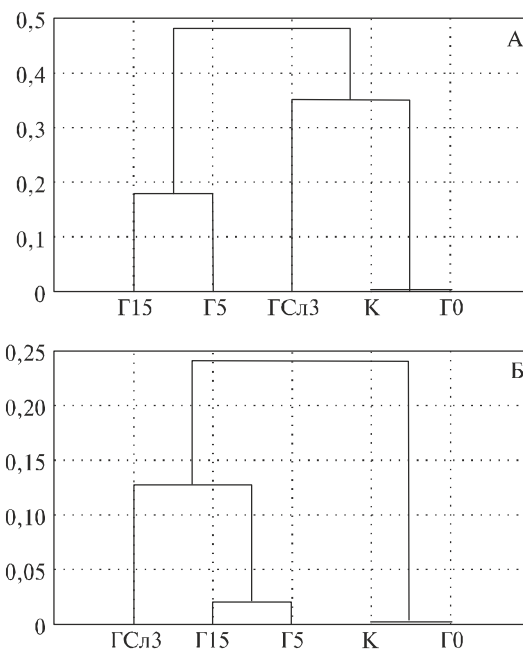


Рис. 2. Сходство разных участков послепожарной сукцессии: индекс Жаккара (А) и Сёренсена (Б).

Fig. 2. The similarity of the different stages of postfire succession: Jaccard (A) and Sørensen (B) indices.

может быть объяснено отчасти тем, что население гари является производным от населения коренного леса. По мере прохождения сукцессии различия между группировками коллембол возрастают. Средневозрастная и старовозрастная стадии отличаются как от свежей гари, так и от контрольного участка.

Участок ГСл3, слабо нарушенный пожаром, на уровне списка видов (рис. 2А) сближается со свежей гарью Г0 и контрольным участком, а с учётом плотности популяции обитающих на нём видов (рис. 2Б) — со старовозрастной гарью. Это говорит, с одной стороны, о сохранении на нём видов, общих с ненарушенным лесом, а с другой стороны — о формировании условий, более похожих на таковые старых гарей.

Разнообразии группировок коллембол, выраженное с помощью индекса Шеннона, также изменяется по мере прохождения сукцессии. Регрессионный анализ показывает достоверное возрастание разнообразия с увеличением послепожарного возраста (рис. 3).

Заключение

Влияние лесного пожара и ход послепожарной сукцессии в сухих сосняках Южной Сибири, к которым относится исследованный Балгазынский бор, принципиально отличаются от таковых в более северных частях ареала сосны обыкновенной. Если в более влажных сосняках в структуре пожаров преобладают низовые, то здесь большую часть состав-

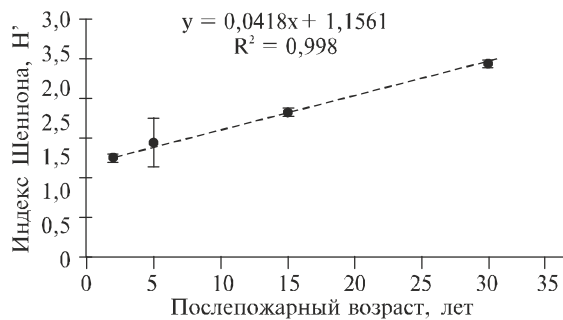


Рис. 3. Зависимость разнообразия коллембол (индекс Шеннона) от времени с момента пожара.

Fig. 3. Dependence of the springtails diversity from time after the fire.

ляют верховые пожары, последствия которых губительны для растительного сообщества и приводят к коренной перестройке сообществ почвенных беспозвоночных. Пожары средней и высокой интенсивности, уничтожая подстилку и травяной покров, приводят к усилению прогревания почвы и повышению средних температур почвенного профиля, благоприятно сказываются на динамике микробных сообществ в северных сосняках [Mordkovich et al., 2008], но в сухих южных лесах приводят к избыточному осушению, остепнению и даже опустыниванию гарей. Пожары низкой интенсивности, не вызывающие смену вида-эдификатора, способствуют повышению разнообразия сообществ коллембол — в частности, за счёт ксерофильных степных видов.

Реколонизация свежих гарей происходит за счёт видов, адаптированных к этим условиям. Выявлен по крайней мере один факультативно пиротермобильный вид коллембол — *Parisotoma longa*.

В осиново-берёзовых колках южной лесостепи наблюдается сходная картина влияния пожаров на сообщество почвенных беспозвоночных. Здесь также сильные пожары приводят к формированию биоценозов степного облика вплоть до замены древесной растительности травянистой, тогда как слабые низовые пожары благоприятно воздействуют на динамику численности и видового разнообразия педобионтов [Mordkovich, Berezina, 2009].

Критической фазой пирогенной сукцессии для зооценоза сухих сосняков является стадия 5–15 лет, когда после полной деградации экосистемы оттуда исчезают пионерные виды, но из-за медленного лесовозобновления ещё не появляются лесные К-стратеги [Mordkovich et al., 2007]. Вместе с луговыми и степными видами травянистых растений, доминантные позиции на этой стадии занимают луговые и степные виды беспозвоночных, что в дальнейшем приведёт к сокращению площади сосновых лесов при сложившемся режиме антропогенного воздействия и землепользования.

Благодарности

Автор выражает признательность руководителю и инициатору комплексного исследования д.б.н., проф. В.Г. Мордковичу, коллегам к.б.н. И.И. Любечанскому, к.б.н. И.И. Марченко, к.б.н. В.С. Андриевскому. Особая благодарность к.б.н. С.К. Стебаевой и д.б.н. М.А. Потопову за помощь в определении коллембол, д.ф.-м.н. Л. В. Недорезову за консультации по статистической обработке материала.

Литература

- Bogorodskaya A.V., Ivanova G.A. 2007. [The impact of the fires of varying intensity on the microbial complexes of pine forest soils of Central Siberia] (Vozdeistvie pozharov raznoi intensivnosti na mikrobye komplekсы почв сосновых лесов Srednei Sibiri) // *Khvoynye boreal'noi zony*. T.XXIV. Nos 4–5. P.446–453. [In Russian].
- Bogorodskaya A.V., Krasnoshchekova E.N., Bezkorovainaya I.N., Ivanova G.A. 2010. Post-fire transformation of microbial communities and invertebrate complexes in the pine forest soils, Central Siberia // *Contemporary Problems of Ecology*. T.3. No.6. P.653–659.
- Bezkorovainaya I.N., Ivanova G.A., Tarasov P.A., Sorokin N.D., Bogorodskaya A.V., Ivanov V.A., Konard S.G., McRae D.J. 2005. [Pyrogenic transformation of soils of pine forests middle taiga Krasnoyarsk region] // *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. T.12. No.1. P.141–152. [In Russian].
- Bezkorovainaya I.N., Krasnoshchekova E.N., Ivanova G.A. 2008. Transformazhiya komplekсов почвенных bespozvonochnykh pri nizovykh pozharakh paznoi intensivnosti // *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. No.5. P.619–625. [In Russian].
- Buryak L.V., Kalenskaya O.P., Ponomarev E.I., Sukhinin A.I. 2007. [Fires and their consequences in pine forests of southern Siberia] (Pozhary i ikh posledstviya v lentochnykh borakh yuga Sibiri) // *Khvoynye boreal'noi zony*. T.XXIV. Nos 4–5. P.398–404. [In Russian].
- Cerniti G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review // *Oecologia*. Vol.122. P.51–71.
- Collembola of Russia and adjacent countries: Family Hypogarturidae. 1994. Babenko A.B., Chernova N.M., Potapov M.B., Stebaeva S.K. (Eds). M.: Nauka. 336 p. [In Russian].
- Collembola of USSR (Opredelitel' kollemlol fauny SSSR). 1988. Chernova N.M., Striganova B.R. (Eds). M.: Nauka. 214 p. [In Russian].
- Engelmann H.-D. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // *Pedobiologia*, 1978. Vol.18. P.379–380.
- Furyaev V.V., Pleshikov F.I., Zlobina L.P., Furyaev E.A. 2004. [The transformation of the structure and environmental functions of forests in Central Siberia under fire influence] // *Lesovedenie*. No.6. P.50–57. [In Russian].
- Gongalsky K.B. 2006. Forest fires as a factor of formation of soil animal communities // *Zhurnal obshchei biologii*. T.67. No.2. P.127–138. [In Russian].
- Gongalsky K.B. 2014. [Forest fires and soil fauna] (Lesnye pozhary i pochvennaya fauna). M.: KMK. 196 p. [In Russian].
- Krasnoshchekova E.N., Kosov I.V., Ivanova G.A. 2008. Vozdeistvie vysokikh temperatur na mikroartropod pochv pri pozharakh v listvenichnikakh Nizhnego Priangar'ya // *Khvoynye boreal'noi zony*. T.XXV. Nos 3–4. P.250–256. [In Russian].
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J. 2005. The spatiotemporal pattern of fires in northern taiga larch forests of Central Siberia // *Russian Journal of Ecology*. 2005. T.36. No.5. P.302–311.

- Kuznetsova N.A. 2005. [The organization of communities of soil-dwelling springtails] (Organizatsiya soobshchestv pochvoobitayuschikh kollembol). M.: Prometei. 244 p. [In Russian].
- Magurran A.E., 1988. Ecological diversity and its measurement. Chapman and Hall. London. 179 p.
- Mordkovich V.G., Berezina O.G. 2009. Effect of fire on the pedobiont communities of a birch-aspens grove in the southern forest-steppe of West Siberia // Euroasian entomological journal. T.8. No.3. P.279–283. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I., Berezina O.G. 2007. Forest fire problem and pyrogenic successions of the communities of soil arthropoda in Siberia // Sibirskii ekologicheskii zhurnal. T.14. No.2. P.169–181. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Berezina O.G., Lyubchanskii I.I., Andrievskii V.S., Marchenko I.I. 2008. Soil arthropoda of post-fire successions in northern taiga of West Siberia // Contemporary problems of ecology. Vol.1. No.1. P.96–103.
- Martinkovskii L.A. 1959. [Materials for the study of the pine forests of Tuva] // Forests of the Tuva Autonomous Region. Krasnoyarsk, 1959. P.80–98. [In Russian].
- Pesenko Yu.A. 1982. [Principles and methods of quantitative analysis of faunal studies]. M.: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Potapov M.B. 2001. Isotomidae. W. Dunger (Ed.): Synopses on Palearctic Collembola. Vol.3. Görlitz: Winter Druck. 606 p.
- Sannikov S.N. 1981. [Forest fires as a factor of transformation of the structure, renewal and evolution of ecosystems] // Ekologiya. No.6. P.23–33. [In Russian].
- Sannikov S.N. 1983. Cyclical erosional pyrogenic theory of common pine natural renewal // Russian Journal of Ecology. 1983. T.14. No.1. P.7–15.
- Stebaeva S.K. 1970. Life forms of springtails (Collembola) // Zoologicheskii Zhurnal. T.49. No.10. P.1437–1454. [In Russian].
- Shaulo D.N. 1981. [For pine forests flora of Central Tuva] // [New data on the phytogeography of Siberia]. Novosibirsk: Nauka. P.197–210. [In Russian].
- Tarasov P.A., Ivanov V.A., Ivanova G.A. 2008. Osobennosti temperaturnogo regima pochv srednei taigi, proidennykh nizovymi pozharemi // Khvoynye boreal'noi zony. T.XXV. Nos 3–4. P.300–304.

Поступила в редакцию 3.2.2016