

УДК 630×114.68:630×43

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕЙ СИБИРИ ПОСЛЕ ПОЖАРОВ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ¹

© 2019 г. А. В. Богородская^{а, *}, Е. А. Кукавская^а, О. П. Каленская^б, Л. В. Буряк^{б, с}

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

^бСибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнева просп. Мира, 82, Красноярск, 660049 Россия

^сФилиал ФБУ ВНИИЛМ “Центр лесной пирологии” ул. Крупской, 42, Красноярск, 660022 Россия

*E-mail: anbog@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 12.02.2018 г.

После доработки 06.03.2018 г.

Принята к публикации 08.10.2018 г.

Дана оценка послепожарной трансформации некоторых физико-химических и микробиологических свойств почв среднетаежных хвойных насаждений Средней Сибири. Низовые пожары в кедровых, лиственничных и производных хвойно-лиственных насаждениях приводили к увеличению функциональной активности, численности эколого-трофических групп микроорганизмов, запасов $C_{\text{мик}}$ и микробной продукции CO_2 в верхних минеральных почвенных горизонтах, причем данный эффект более очевиден после высокоинтенсивных пожаров. В подстилках и верхнем 0–5 сантиметровом подзолистом горизонте почв кедровников через месяц после высокоинтенсивных пожаров наблюдалось увеличение значения qCO_2 в 2–3 раза, тогда как низкоинтенсивные пожары в изучаемых насаждениях не вызвали значительного изменения устойчивости почвенного микробоценоза. С течением времени, пройденного после пожара, значения qCO_2 снижаются. В подстилке лиственничника вейникового через четыре года после высокоинтенсивного пожара отмечено снижение содержания микробной биомассы в 2 раза, а также численности аммонификаторов и повышение олиготрофности. Послепожарная динамика направлена на снижение общей микробной продукции CO_2 почвами изучаемых насаждений, при этом даже спустя четыре года после пожаров в лиственничниках, независимо от интенсивности, она в 2 раза выше и отстает от уровня повышения общих запасов микробной биомассы.

Ключевые слова: кедровые и лиственничные насаждения, низовые пожары, интенсивность пожара, эколого-трофические группы микроорганизмов, микробная биомасса, базальное дыхание, микробный метаболический коэффициент qCO_2 , запасы микробной биомассы и микробное продуцирование CO_2 .

DOI: 10.1134/S0024114819010030

Пожары – один из основных естественных циклических факторов, вызывающих изменение и современную эволюцию таежных ландшафтов (Фуряев, 1996). В бореальных лесах Сибири пожары ежегодно охватывают несколько миллионов гектар (Kukavskaya et al., 2013) и являются основным фактором нарушения функционирования лесных экосистем.

В России ареал светлохвойных насаждений с преобладанием сосны и лиственницы в большей степени подвергается пожарам (Барталев и др., 2015), что связано с их высокой природной пожарной опасностью (Иванова и др., 2014). Темно-

хвойные леса, напротив, подвержены меньшей пожароопасности вследствие высокой влажности лесных горючих материалов (Софронов и др., 2005). Однако при потеплении климата и в периоды длительной засухи возникает вероятность распространения пожаров в темнохвойных лесах, и их последствия могут оказаться разрушительными (Седых, 2014).

Особо охраняемые природные территории, являются эталонами современного состояния таежных экосистем и характеризуются высокой комплексностью почвенного и растительного покрова, при этом, в поиске фактора, нарушающего таежные леса и, в том числе на особо охраняемых природных территориях, можно назвать пожары. Ведущей причиной возникновения пожаров на

¹ Работа выполнена в рамках базового проекта (AAAA-A17-117101940014-9).

территории государственного природного биосферного заповедника “Центральносибирский” являются грозы (Иванов, Иванова, 2010). Следует отметить, что в последнее десятилетие отмечено увеличение горимости лесов заповедника (Кукавская и др., 2017).

Развитие летних устойчивых пожаров на территории заповедника связано с широким распространением темнохвойных насаждений моховых типов леса, характеризующихся сомкнутой структурой древостоев, что обуславливает поздний сход снегового покрова, повышенное влаго-содержание напочвенных горючих материалов, и, соответственно, более позднее пожарное созревание участков лесных земель (Кукавская и др., 2017). При развитии устойчивых низовых пожаров огонь заглубляется в подстилку, уже просохшую к летнему периоду. Вследствие высокой плотности мощного горизонта подстилки горение происходит в режиме тления, за счет чего увеличивается резидентное время воздействия огня и возрастает степень повреждения как напочвенного покрова и почвы, так и деревьев, имеющих в данных условиях местопрорастания поверхностную корневую систему. Показано, что низовые устойчивые пожары даже слабой интенсивности могут быть губительны для кедровых лесов (Семечкин и др., 1985).

Послепожарная трансформация почв (физико-химические свойства, механический состав, водно-воздушный и гидротермический режимы) изучалась многими авторами в зоне распространения умеренных и бореальных лесов России, Северной Америки и Европы (Попова, 1997; Nearly et al., 1999; Безкорвайная, и др., 2005; Certini, 2005; De Marco et al., 2005; Thiffault et al., 2008). Особое внимание было уделено изучению биологических свойств лесных почв после пожаров (Сорокин, 1983; Hernandez et al., 1997; Yeager et al., 2005; Богородская, 2006; Ginzburg, Steinberger, 2012; Neydari et al., 2017; Sharma et al., 2017).

Исследования влияния пожаров на почвы темнохвойных лесов немногочисленны. Так, изучено послепожарное формирование почв кустарничково-зеленомошных кедровников в южном Прибайкалье (Краснощеков, Чередникова, 2012; Краснощеков и др., 2013). Авторы отмечают, что низовые пожары подстилично-гумусового вида трансформируют органомные горизонты подзолов грубогумусовых и приводят к формированию маломощных пирогенных горизонтов, химические, физико-химические свойства и биологический круговорот зольных элементов которых существенно отличаются от природных аналогов. После пожаров происходит смена темнохвойных лесов мелколиственными производными, что, в свою очередь, сопровождается значительным изменением живого растительного покрова, транс-

формацией грубогумусовых и формированием органомных пирогенных горизонтов. Отмечено, что нарушенные пожарами почвы кедровых лесов в южном Прибайкалье имеют длительный период восстановления.

Изучение послепожарного состояния горно-таежных ожелезненных почв кедровых и пихтовых лесов Прибайкальской провинции свидетельствует о значимости пирогенного фактора в их динамике (Стефин, 1981). В работе отмечено, что в почве 10–20 летних гарей, представленных производными березняками, отношение C : N в верхних горизонтах возрастает, а в нижних — уменьшается. Это, по-видимому, связано со значительной потерей азота в гумусовом горизонте и с увеличением скорости минерализации гумуса в нижнем. Отмечено, что после пожаров кислотность почв близка к нейтральным значениям, объемный вес лесной подстилки возрастает, влага в почве перераспределяется. В почве пихтарника при неоднократном воздействии огня слабой силы не отмечали потерь азота, изменения C : N и актуальной кислотности, однако объемный вес подстилки возрастал (Стефин, 1981). В целом показано, что высокоинтенсивные пожары снижают противозерозионную устойчивость почв невозобновившихся гарей, а низкоинтенсивные, но повторяющиеся, создают благоприятные условия для возобновления темнохвойных лесов под материнским пологом.

Показано, что после верхового пожара в северо-таежном ельнике спустя 9 лет образовался постпирогенный лиственный молодняк, в дерново-подзолистой почве которого морфологические пирогенные признаки выявлены до глубины 20–30 см (Дымов и др., 2015). Подстилка лиственного молодняка насыщена основаниями и обогащена азотом по сравнению с коренным ельником. Существенных пирогенных изменений в запасах углерода и азота не выявлено, но уменьшается вклад подстилки в общие запасы углерода в профиле почв.

Внимание к изучению послепожарных изменений почвенных микробиоценозов определяется их ключевой ролью в цикле биогенных элементов и продукционно-деструкционных процессах органического вещества. Показана высокая вариабельность отклика почвенных микроорганизмов на пожар (Dooley, Treseder, 2012; Sharma et al., 2017). Исследователи отмечают как кратковременное увеличение численности и биомассы почвенных микроорганизмов после пожаров (Vazquez et al., 1993; Grasso et al., 1996; Wuthrich et al., 2002), так и снижение этих показателей (Fritze et al., 1993; Pietikainen, Fritze, 1993, 1995; Hernandez et al., 1997; Nearly et al., 1999; Certini, 2005; Holden et al., 2016). Однако отмечают, что спустя нескольких дней или месяцев биомасса почвенных микроор-

ганизмов восстанавливается до исходного уровня или даже превышает его. Показано также, что уменьшение содержания микробной биомассы и скорости микробного дыхания почвы определяется интенсивностью пожара и потерей ее органического углерода (Nearly et al., 1999; Holden et al., 2016; Heydari et al., 2017). Выявлено, что восстановление функционирования почвенных микробноценозов после пожаров зависит от содержания органического вещества почвы, его качественного состава, физико-химических и гидротермических свойств, интенсивности пожара, продолжительности его воздействия и глубины прогорания (Nearly et al., 1999; Certini, 2005; Holden et al., 2016). Отмечают влияние и послепожарных сукцессий напочвенного покрова (Thiffault et al., 2008; Богородская и др., 2011; Cutler et al., 2017).

Целью исследований являлась оценка структурно-функционального состояния микробноценозов почв после пожаров разной интенсивности в среднетаежных хвойных насаждениях Средней Сибири. Полученные данные могут быть использованы в биодиагностике послепожарного состояния почв и мониторинге нарушенных лесных экосистем.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Почвенно-микробиологические исследования проводились в хвойных насаждениях государственного природного биосферного заповедника “Центральносибирский”, локализованного в умеренно континентальном климате. Средняя температура января составляет -25°C , июля -16°C . Количество выпадающих осадков $-400-580$ мм в год. Продолжительность безморозного периода $65-96$ дней, средняя высота снегового покрова достигает $94-114$ см (Горшков и др., 2003). Почвообразование протекает в условиях промывного типа водного режима, тепловой режим $-$ длительный сезонно-промерзающий.

Согласно схеме лесорастительного районирования России (Коротков, 1994), исследованные лесные участки расположены в Приенисейской лесорастительной провинции в пределах Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области, где произрастают кедровые, пихтовые, еловые, лиственничные и березовые насаждения при доминировании темнохвойных лесов.

В правобережной части бассейна р. Енисей было заложено 4 пробных площади (пр. пл.), на каждой из которых выделяли участки лесных земель, пройденные пожарами от слабой (С) до высокой (В) интенсивности (табл. 1). Для каждой пробной площади подбирали контрольное насаждение (К) (длительно негоревшее), которое располагалось в непосредственной близости от участков, пройденных огнем, в одном лесном

массиве и одинаковых лесорастительных условиях, а древостои изначально имели схожие лесотаксационные характеристики.

Исследуемые насаждения до пирогенного воздействия представлены смешанными хвойными древостоями с преобладанием кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) (пр. пл. 1–2), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) (пр. пл. 4) и участком в составе ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). Насаждение на пр. пл. 3 представлено производным хвойно-лиственным древостоем с преобладанием в его составе березы. Данная пробная площадь включена в исследование, так как представляет собой характерную стадию послепожарной сукцессии, где в настоящее время происходит формирование хвойного насаждения. Периодичность пожаров на изученных площадях (определено методом перекрестного датирования) составляла от 100 до 200 лет. Средний диаметр древостоя темнохвойных и лиственничных насаждений $-27-37$ см, высота $-22-24$ м, возраст -250 лет, в производном березняке -19 см, 20 м и 110 лет соответственно. Класс бонитета изученных насаждений III–IV.

Исследовали насаждения, пройденные низовыми пожарами в год исследования и спустя 1, 2 и 4 года после пирогенного воздействия. Пожары распространялись в летний период (июль–август), их интенсивность варьировала от слабой до сильной. На пр. пл. 2 пожар развил беглую форму, на остальных $-$ устойчивую. Отпад деревьев по запасу варьировал от 10 до 76% в зависимости от интенсивности и давности пожаров (табл. 1).

Живой напочвенный покров в ненарушенных пожаром насаждениях (контрольные пробные площади) представлен мхами (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*), проективное покрытие которых достигает 100% (табл. 2). На пр. пл. 2 присутствуют и лишайники (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. gracilis*), в составе трав доминируют *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Rubus saxatilis*, *Pyrola rotundifolia*, кустарничков $-$ *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *V. myrtillus*. На участках лесных земель, пройденных пожарами, живой напочвенный покров стораеет полностью или погибает в результате теплового воздействия. Исключение составляют долгомошниковые или сфагновые синузии, приуроченные к понижениям нанорельефа. Запасы живого напочвенного покрова снижаются на 45–78%. Участки лесонасаждения, пройденные пожарами в год исследования, представлены мертвопокровным типом. Через 2–4 г. после пожаров проективное покрытие живого напочвенного покрова образованного, в основном, травами, на

Таблица 1. Местоположение и лесотаксационная характеристика насаждений пробных площадей, пройденных пожарами разной силы и давности

№ пр. пл.	Категория участка*	Абсолютная высота, м	Крутизна склона, °; экспозиция	Пожар		Характеристика древостоя**					
				давность, лет	сила	тип леса***	состав****	полнота	запас, м ³ га ⁻¹ (доля отпада, %)		бонитет
1	С	73	3; ЮЗ	0	Слабая	$\frac{К \text{ ртр зм}}{К \text{ мрт}}$	$\frac{8К2Лц + Е, \text{ ед.П, Б}}{8К2Лц + Е, \text{ ед.П, Б}}$	$\frac{1.2}{1.1}$	$\frac{560}{506}$	(10)	
	В	54	10; ЮЗ		Сильная	$\frac{К \text{ ртр зм}}{Лц \text{ мрт}}$	$\frac{4К4Лц2Е + Б}{5Лц3К2Е + Б}$	$\frac{1.3}{0.8}$	$\frac{472}{287}$	(39)	III
2	В	234	—		Сильная	$\frac{К \text{ лш зм}}{К \text{ мрт}}$	$\frac{8К1Е1Б}{8К1Е1Б}$	$\frac{0.5}{0.3}$	$\frac{230}{154}$	(33)	IV
3	С	133	5; СВ	2	Слабая	$\frac{Б \text{ зм}}{Б \text{ хв вейн}}$	$\frac{4Б3Лц2Е1К + П}{5Б2Е2К1Лц, \text{ ед.П}}$	$\frac{0.7}{0.4}$	$\frac{310}{199}$	(36)	IV
4	С	91	15; Ю	4	От слабой до средней	$\frac{Лц \text{ зм}}{Лц \text{ кипр}}$	$\frac{8Лц2К + Е, \text{ ед.П}}{9Лц1К}$	$\frac{1.3}{0.5}$	$\frac{544}{216}$	(60)	III
	В	81	15; Ю		Сильная	$\frac{Лц \text{ зм}}{Лц \text{ вейн}}$	$\frac{7Лц2Е1К, \text{ ед.П}}{9Лц1К}$	$\frac{1.3}{0.3}$	$\frac{465}{111}$	(76)	IV

* С – участок леса, пройденный низкоинтенсивным пожаром; В – участок леса, пройденный высокоинтенсивным пожаром.

** В числителе – до пожара; в знаменателе – после пожара.

*** К ртр зм – кедровник разнотравно-зеленомошный; К мрт – кедровник мертвопокровный; Лц мрт – лиственничник мертвопокровный; К лш зм – кедровник лишайниково-зеленомошный; Б зм – березняк зеленомошный; Б хв вейн – березняк хвошево-вейниковый; Лц зм – лиственничник зеленомошный; Лц кипр – лиственничник кипрейный; Лц вейн – лиственничник вейниковый.

**** К – кедр; Лц – лиственница; Е – ель; П – пихта; Б – береза.

изученных участках достигает 60–100%, а его запасы составляют 2.2 т га⁻¹ (табл. 2).

В кедровых и лиственничных насаждениях зеленомошных и разнотравно-зеленомошных (пр. пл. 1, 4) представлены подзолистые иллювиально-железистые среднесуглинистые с микропрофилем подзола почвы (Шишов и др., 2004). Строение почвенного профиля имеет следующий вид: O(0–11)–EL[e-hf](11–13)–BEL(13–31)–BT(31–97)–C(97–106 см). Почва кедровника лишайниково-зеленомошного (пр. пл. 2) – подзолисто-глеявая среднесуглинистая O(0–10)–EL(10–13)–BELg(13–25)–G(25–47)–CG(47–60), в производном хвойно-лиственном насаждении (пр. пл. 3) – литом темногумусовый легкосуглинистый O(0–4)–AU(4–12)–C(12–14)–M(14–16).

Для определения физико-химических свойств почв образцы отбирались из почвенных разрезов по генетическим горизонтам. Для микробиологических анализов отбирали образцы подстилки и минерального горизонта почвы до 10 см, для которого многими исследователями показано влияние пожаров на почвенный микробсообщество (Nearly et al., 1999; Богородская, Сорокин, 2006). Опреде-

ляли влажность почвы (термовесовой метод), температуру (портативный термометр “Check-temp”) и плотность (бур Н.А. Качинского). На пр. пл. 1 отбор образцов почвы проводили в год пожара и через год. Физико-химические свойства почв определяли стандартными методами (Аринушкина, 1970).

Почвенную суспензию высевали на разные твердые питательные среды для подсчета: аммонификаторов (мясо-пептонный агар, МПА); прототрофов, использующих минеральные формы азота (крахмало-аммиачный агар, КАА); олиготрофов (почвенный агар, ПА); олигонитрофилов (среда Эшби), численность которых выражали колоние-образующими единицами (КОЕ) в 1 грамме сухой почвы (Методы ..., 1991). Структуру эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭКТГМ) оценивали отношением их численности.

Определяли экофизиологические параметры функциональной активности почвенных микроорганизмов: содержание углерода микробной биомассы (С_{мик}) методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД) (Anderson, Domsch, 1978;

Таблица 2. Характеристика напочвенного покрова на пробных площадях

№ пр. пл.	Категория участка*	Преобладающие виды**			Мощность, см		Запас, г м ⁻²								
		травы, кустарнички	мхи, лишайники	мох, лишайник	подстилка	травы, кустарнички	мох, лишайник	подстилка							
1	К	<i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Carex globularis</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Calamagrostis obtusata</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> (90)	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Polytrichum commune</i> (100)	11.6 ± 1.6	13.6 ± 2.1	23 ± 2	1030 ± 296	3485 ± 386							
									С	<i>Carex globularis</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> (10)	1.3 ± 0.06	7.2 ± 0.1	4 ± 2	317 ± 144	2312 ± 227
2	К	<i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Calamagrostis obtusata</i> (70)	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. arbuscula</i> , <i>C. gracilis</i> (100)	5.7 ± 0.7	10.6 ± 2.4	57 ± 13	531 ± 62	2768 ± 329							
									В	—	4.5 ± 0.8	—	1730 ± 64		
														К	<i>Calamagrostis obtusata</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Rubus saxatilis</i> (90)
3	С	<i>Ledum palustre</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Calamagrostis obtusata</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Rubus saxatilis</i> (60)	—	—	3.4 ± 0.9	43 ± 1	—	1161 ± 225							
									К	<i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Calamagrostis obtusata</i> , <i>Lathyrus pratensis saxatilis</i> (90)	10.5 ± 1.3	5.0 ± 0.6	17 ± 6	1350 ± 537	2164 ± 341
4	В	<i>Calamagrostis obtusata</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Viola uniflora</i> (70)	<i>Dicranum undulatum</i> (80)	0.5 ± 0.3	1.4 ± 0.2	121 ± 45	11 ± 7	746 ± 228							

* С — участок леса, пройденный низкоинтенсивным пожаром; В — участок леса, пройденный высокоинтенсивным пожаром; К — контрольное ненарушенное насаждение.

** В скобках указано проективное покрытие, %.

Примечание: “—” — напочвенный покров отсутствует.

Таблица 3. Изменение физико-химических свойств почв кедровника разнотравно-зеленомошного после пожаров разной интенсивности на пр. пл. 1

Категория участка*	Период после пожара, лет	Горизонт	Глубина, см	рН водный	рН солевой	Валовые		K ₂ O, мг кг ⁻¹	P ₂ O ₅ , мг кг ⁻¹
						гумус, %	азот, %		
К	0	EL	11–13	4.0	3.7	0.8	0.04	419	230
		BEL	13–31	3.3	2.8	0.6	0.007	80	265
С	0	EL	5–7	4.1	3.3	4.9	0.03	288	155
		BEL	7–24	4.3	3.4	3.4	0.004	93	156
	1	EL	6–9	3.9	2.9	2.7	0.02	201	142
		BEL	9–28	3.3	3.2	2.3	0.005	59	188
В	0	Opir	1–3	5.3	4.4	5.0	0.02	194	57
		EL	3–7	5.3	4.5	4.6	0.01	100	36
		BEL	7–25	5.5	4.5	1.2	0.006	105	121
	1	Opir	0.5–3	5.1	3.9	5.4	0.02	126	99
		EL	3–7	4.2	3.9	5.0	0.01	95	70
		BEL	7–25	4.5	4.1	1.6	0.005	73	122

* Обозначения см. табл. 2.

Ананьева, 2003) и базальное дыхание (БД, почва без корней). БД и СИД определяли по разности концентраций CO₂ в начале и конце инкубации при помощи газового хроматографа “Agilent Technologies 6890N”, снабженного пламенно-ионизационным детектором и метанатором (“Hewlett-Packard”, США). Методика и рабочие параметры хроматографа описаны ранее (Богородская, Кукавская, 2016). С_{мик} определяли путем пересчета скорости СИД по формуле: С_{мик} (мкг С г⁻¹ почвы) = (мкл CO₂ г⁻¹ почвы ч⁻¹) × 40.04 + 0.37. Скорость базального дыхания выражали в мкг CO₂-С г⁻¹ ч⁻¹.

Микробный метаболический коэффициент qCO₂ (мкг CO₂-С мг⁻¹ С_{мик} ч⁻¹) или удельное дыхание микробной биомассы рассчитывали как отношение БД С_{мик}⁻¹ (Anderson, Domsch, 1993). Рассчитывали запас углерода микробной биомассы С_{мик} (г С м⁻³) и скорость базального дыхания БД (мг CO₂-С м⁻³ ч⁻¹) в исследуемых горизонтах почв, с учетом их объемного веса (ρ, г см⁻³) и объема (V, м³) (Сусьян и др., 2009; Стольникова и др., 2011). Также рассчитывали суммарные запасы С_{мик} и общего БД (микробное продуцирование CO₂) исследуемого профиля почв.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Послепожарная трансформация свойств почв хвойных насаждений

Послепожарная трансформация физико-химических свойств почвы рассматривалась для

кедровника разнотравно-зеленомошного (пр. пл. 1). В длительно негоревшем кедровнике (контроль) реакция почвы кислая (рН водной вытяжки не превышает 4.0), что обусловлено доминированием в напочвенном покрове мхов и хвойного опада. Разложение органических остатков подстилки в условиях благоприятного сочетания тепла и влаги на фоне промывного водного режима способствует образованию кислых продуктов и развиту процессов подзолообразования.

Подзолистая почва длительно негоревшего кедровника бедна гумусом, содержание которого в горизонте EL не превышает 0.83%, и оно снижается с глубиной. Гумус почв очень слабо обогащен азотом, валовое содержание которого в горизонте EL составляет 0.04%, в BEL – 0.007% (табл. 3).

После пожаров на поверхность почвы поступает большое количества золы, что приводит к изменению физико-химических свойств верхних почвенных горизонтов. Их кислотность снижается активнее после высокоинтенсивного пожара (до 5.3 рН водной вытяжки, до 4.4 – солевой), тогда как после низкоинтенсивного снижения кислотности незначительное и сравнимо с контролем (табл. 3). Однако спустя год после высокоинтенсивного пожара кислотность этих горизонтов постепенно нарастает, что можно объяснить поступлением кислых продуктов разложения опада хвой (фульвокислоты) с поврежденных деревьев на поверхность почвы.

После пожаров содержание гумуса в подзолистом горизонте кедровника увеличивается до 4.6–4.9%, в пирогенном достигает 5% (табл. 3). Известно, что при пожарах происходит потеря

органического азота почвами (Nearly et al., 1999). Показано, что между температурой прогрева подстилок бореальных лесов Канады и выходом пирогенного углерода имеется четкая корреляция (Santín et al., 2016). Часть общего запаса углерода подстилок (24%) переходит в пирогенный органический материал, который может оказывать влияние на их химические свойства. Так называемый “черный углерод” (“black carbon”) устойчив к окислению и вовлечению в биологический круговорот, он депонируется в почве на тысячи лет, являясь долговременным стоком углерода. В свою очередь этот углерод приводит к деградации почвенного гумуса через активацию почвенной микробиоты (Wardle et al., 2008). Повышение содержания гумуса в почве после пожаров отражает не процесс гумификации, а накопление пирогенного углерода в почвенном профиле. Кроме того, послепожарное появление травянистых растений вместо зеленых мхов активизирует дерновый процесс, что проявляется в накоплении в почве азота и гумуса (Попова, 1997). Через год после высокоинтенсивного пожара содержание гумуса в аккумулятивном пирогенном горизонте составляло 5.4%, а в подзолистом — 5%.

В кедровнике разнотравно-зеленомошном после высокоинтенсивного пожара содержание валового азота снижается до 0.01–0.02%, при низкоинтенсивном пожаре — до 0.03%. Через год после пожаров содержание валового азота также снижено (табл. 3). Несмотря на снижение валового азота пожары способствуют повышению содержания в почве доступных форм азота и скорости его минерализации (Попова, 1997; Thiffault et al., 2008; Sharma et al., 2017).

Отмечено, что после пожаров в почве возрастает концентрация калия, кальция, магния и фосфора, которые содержатся в золе сгоревших растений (Hernandez et al., 1997; Neary et al., 1999). Дальнейшее снижение их содержания зависит от выщелачиваемости ионов и их взаимодействия с минеральной частью почвы (De Marco et al., 2005).

Содержание подвижных форм калия и фосфора в почве контрольного участка в 1.5–2 раза больше такового после пожаров. Так, содержание подвижного фосфора связано с низкой щелочностью, которая повышает растворимость соединений и переход их в доступные формы (Мякина, Аринушкина, 1979). В почвах отмечается небольшое содержание калия. Основная часть этого элемента сосредоточена во вторичных глинистых минералах. Так как почвы сформировались на песках и супесях водно-ледникового происхождения, преимущественно представленными первичными минералами, вероятно, это и обуславливает низкое содержание данного элемента (Мякина, Аринушкина, 1979).

Таким образом, проведенные исследования показали неоднозначный характер влияния пожаров на физико-химические свойства подзолистых почв кедровников разнотравно-зеленомошных. Пожары высокой интенсивности приводят к трансформации органических горизонтов. Большое содержание золы вызывает снижение актуальной и обменной кислотности, рост содержания гумуса, при этом содержание валового азота, подвижных форм калия и фосфора в почве сокращается.

Изменения экофизиологических показателей ($S_{\text{мик}}$, БД, $q\text{CO}_2$) микробсообществ почв после пожаров

Содержание $S_{\text{мик}}$ в подстилке изученных насаждений варьировало от 1610 мкг С г⁻¹ в кедровнике лишайниково-зеленомошном до 3230 мкг С г⁻¹ в листовничнике зеленомошном (рис. 1). Скорость БД подстилок контрольных насаждений составила 6–8.3 мкг $\text{CO}_2\text{—С г}^{-1}\text{ч}^{-1}$. В верхних 0–5 см гумусового горизонта литозема темногумусового в производном березняке зеленомошном показатели $S_{\text{мик}}$ и БД достигали максимальных величин: 610 мкг С г⁻¹ и 2.15 мкг $\text{CO}_2\text{—С г}^{-1}\text{ч}^{-1}$ соответственно. В подзолистом горизонте кедровников и листовничников показатели изменялись и составили 310–500 мкг С г⁻¹ и 1.1–1.5 мкг $\text{CO}_2\text{—С г}^{-1}\text{ч}^{-1}$. Микробиологические процессы в почвах кедровых и листовничных насаждений на контрольных участках хорошо сбалансированы, экофизиологические показатели постепенно снижаются с глубиной почвенного профиля и имеют тесную корреляцию с температурой почвенных горизонтов ($r = 0.96$) и их влажностью ($r = 0.91$).

Через месяц после пожара высокой интенсивности в пирогенно преобразованной подстилке кедровника разнотравно-зеленомошного (пр. пл. 1) содержание $S_{\text{мик}}$ снижалось на 25% по сравнению с контролем, скорость БД возрастала почти в 2 раза и достигала 15.9 мкг $\text{CO}_2\text{—С г}^{-1}\text{ч}^{-1}$. В минеральных горизонтах подзолистой почвы рассматриваемого кедровника содержание $S_{\text{мик}}$ возрастало на 25–65% по сравнению с контролем, а БД — более чем в 2 раза. После низкоинтенсивного пожара в подстилке этого типа насаждений не отмечено достоверных изменений величин $S_{\text{мик}}$ и БД, а в минеральных горизонтах они выше контроля в 1.5–2 раза.

Спустя месяц после высокоинтенсивного пожара в кедровнике лишайниково-зеленомошном в подстилке содержание $S_{\text{мик}}$ уменьшалось на 30% от контроля, скорость БД, напротив, возрастала более чем в 2 раза, достигая 12.15 мкг $\text{CO}_2\text{—С г}^{-1}\text{ч}^{-1}$, что может отражать стрессовое состояние микробсообщества почвы после пирогенного воздействия. В подзолистом горизонте подзолисто-глеевой

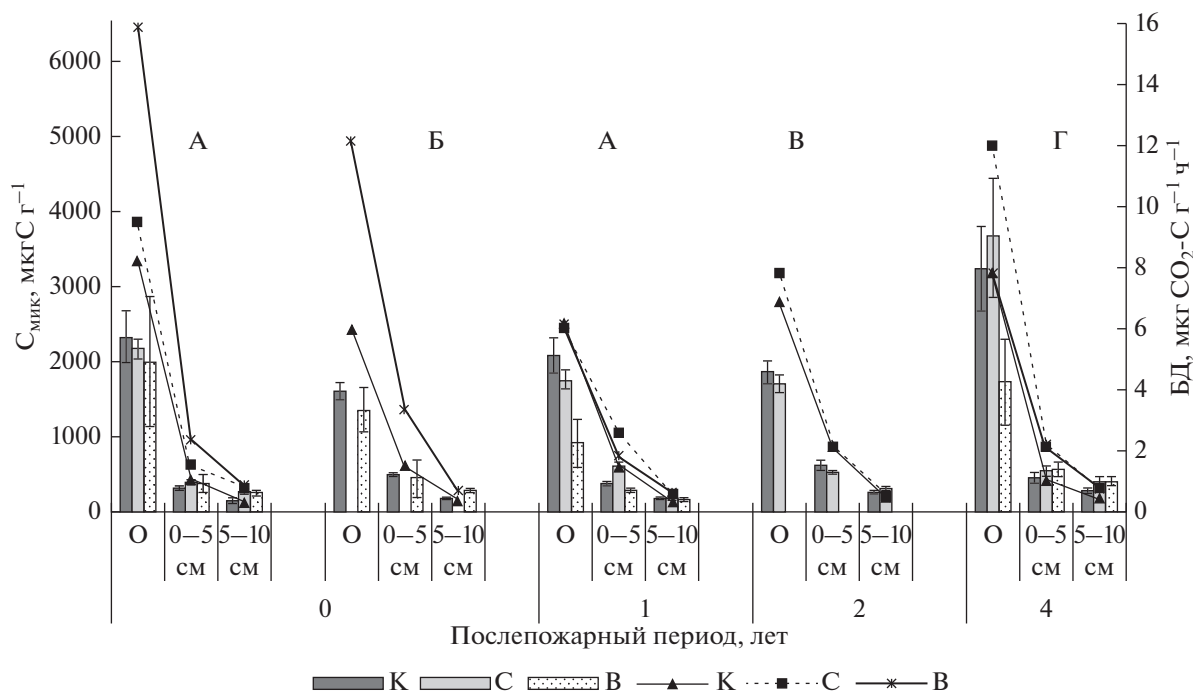


Рис. 1. Содержание углерода микробной биомассы (гистограммы) и интенсивность базального дыхания (графики) в почвах хвойных насаждений заповедника, пройденных пожарами разной интенсивности. К – контроль; С – участок леса, пройденный слабоинтенсивным пожаром, В – участок леса, пройденный высокоинтенсивным пожаром. А – пр. пл. 1, кедровник разнотравно-зеленомошный; Б – пр. пл. 2, кедровник лишайниково-зеленомошный; В – пр. пл. 3, березняк зеленомошный; Г – пр. пл. 4, лиственничник зеленомошный.

среднесуглинистой почвы содержание $C_{мик}$ снижено, а в горизонте 5–10 см оно выше контроля на 60%. Величина БД минеральных горизонтов выше контроля в 1.5–2 раза.

Итак, в год после высокоинтенсивных пожаров в кедровниках заповедника не наблюдалось значительного снижения содержания микробной биомассы, интенсивность же микробного дыхания значительно возросла. В сосняках лишайниково-зеленомошных Средней Сибири через сутки после высокоинтенсивных экспериментальных пожаров наблюдалось снижение $C_{мик}$ в подстилке в 8–10 раз и интенсивности БД – в 1.5–3 раза (Богородская, 2006; Богородская, Сорокин, 2006). В минеральных горизонтах почвы до 10 см аналогичные параметры также значительно снижались, что объясняется термическим воздействием огня: в процессе горения подстилки на поверхности развиваются высокие температуры, достигающие 900°C и более, а на глубине 10 см – не более 100–150°C, в верхнем 1 см минерального горизонта почвы температура не превышает 45°C, в большинстве случаев поднимается лишь на 2–3°C (Nearly et al., 1999; Валендик и др., 2001; Богородская, 2006).

Дополнительным буфером, предохраняющим почву от действия высоких температур, служит

лесная подстилка (Курбатский, 1964). Если она имеет значительную мощность, как в изучаемых кедровниках, где вместе с напочвенным покровом она достигала более 25 см, при пожаре сгорает только ее часть, почва и нижняя часть подстилки при этом, как правило, остаются влажными. В такой ситуации прямой эффект на почву незначителен (Pietikainen, Fritze, 1995; Grasso et al., 1996; Валендик и др., 2001).

Через год после высокоинтенсивного пожара в кедровнике разнотравно-зеленомошном содержание $C_{мик}$ в подстилке ниже контроля в 2 раза, в минеральном горизонте 0–5 см – на 25%, тогда как скорость БД сравнима с контролем. В нижележащем горизонте 5–10 см скорость БД возросла в 2 раза (рис. 1). После низкоинтенсивного пожара рассматриваемые величины в подстилке сравнимы с контролем, а в минеральном горизонте 0–5 см они выше, чем на контрольном участке в 2 раза.

Через два года после слабоинтенсивного пожара в производном хвойно-лиственном насаждении, представленном березняком зеленомошным, достоверных изменений параметров функциональной активности микробоценоза не выявлено, что согласуется с последствиями низкоинтенсивных контролируемых выжиганий в светлохвойных ле-

сах Нижнего Приангарья, после которых экофизиологическое состояние микробных комплексов восстанавливалось в течение одного–двух лет (Богородская, 2006; Богородская, Сорокин, 2006; Богородская и др., 2011, 2016).

Через четыре года после низкоинтенсивного пожара в подстилке лиственничника кипрейного отмечено незначительное увеличение содержания $S_{\text{мик}}$ и повышенная на 50% от контроля скорость БД, тогда как после высокоинтенсивного пожара в подстилке лиственничника вейникового содержание $S_{\text{мик}}$ почти в 2 раза ниже контроля, что является следствием как значительного прогорания подстилок лиственничников, так и послепожарного изменения количества и качества растительного опада (Fritze et al., 1993; Pietikainen, Fritze, 1993, 1995; Certini, 2005; Sharma et al., 2017). В минеральных горизонтах подзолистой почвы содержания $S_{\text{мик}}$ после пожаров выше контроля в 1.3–2 раза, скорость БД – в 2 раза.

Значительное увеличение базального дыхания почвами было отмечено в первые месяцы и даже сутки после пожаров и связано с увеличением количества доступного органического вещества, минеральных элементов, доступных форм азота, увеличения рН почвы и прочих химических изменений, связанных с горением (Wuthrich et al., 2002; Bárcenas-Moreno et al., 2011; Masyagina et al., 2016). Высокие температуры во время горения оказывают стерилизующее действие на верхние органогенные горизонты почвы, но повторный засев может произойти очень быстро в течение нескольких суток после пожара за счет принесенных ветром спор и прочих остатков и вследствие вторжения из нижележащих горизонтов. Большое значение при этом имеет влага: увлажнение почвы и выпадение дождей после пожара оказывает благоприятное действие на повторный засев и увеличение популяций микроорганизмов (Vazquez et al., 1993; Hernandez et al., 1997; Bárcenas-Moreno et al., 2011; Sharma et al., 2017).

По мере исчерпания доступных субстратов биологическая активность почв после высокоинтенсивных пожаров снижается, и уже через год ее уровень значительно ниже, чем в почвах негоревших насаждений. Дальнейшее восстановление микробоценозов почв будет определяться послепожарными сукцессиями растительности и гидротермическими свойствами почв (Nearly et al., 1999; Богородская, 2006; Богородская и др., 2011; Bárcenas-Moreno et al., 2011; Holden et al., 2016; Cutler et al., 2017).

Через месяц после пожаров в хвойном лесу Северного Израиля количество общего растворимого азота в 10 см минерального горизонта почвы увеличивалось в 5 раз и вызывало значительное снижение содержания микробного азота и базального дыхания. По мере снижения количества

общего растворимого азота уровень микробной биомассы восстанавливался до первоначального в течение двух лет (Ginzburg, Steinberger, 2012). В кедровнике разнотравно-зеленомошном через месяц после пожаров содержание общего азота снижалось (табл. 3), не оказывая ингибирующего действия на микробную активность.

Микробный метаболический коэффициент ($q\text{CO}_2$) является важным индикатором эффективности использования субстрата и, тем самым, микробного стресса (Anderson, Domsch, 1993; Ананьева, 2003). В устойчивой “зрелой” почвенной экосистеме на поддержание единицы углерода микробной биомассы выделяется меньше CO_2 , чем в “юной” или нарушенной, что позволяет оценивать равновесное состояние и устойчивость микробоценоза почвы (Сусьян и др., 2009). Выявлено, что в подстилках исследуемых насаждений показатель $q\text{CO}_2$ варьировал от 2.43 мкг $\text{CO}_2\text{-C мг}^{-1} S_{\text{мик}} \text{ч}^{-1}$ в лиственничнике зеленомошном до 3.68 мкг $\text{CO}_2\text{-C мг}^{-1} S_{\text{мик}} \text{ч}^{-1}$ в производном березняке зеленомошном (рис. 2). В верхнем минеральном горизонте 0–5 см почв контрольных насаждений его величины находятся в этом же диапазоне, а в нижележащем горизонте 5–10 см снижаются до 1.4–2.3 мкг $\text{CO}_2\text{-C мг}^{-1} S_{\text{мик}} \text{ч}^{-1}$. Прохождение насаждений пожарами высокой и низкой интенсивности вызывало повышение величины коэффициента, причем максимальное увеличение наблюдалось после пожаров высокой интенсивности – в 2–3 раза в подстилке и верхнем горизонте 0–5 см минеральной части почвы (рис. 2). В нижележащем горизонте 5–10 см его значения после пожаров высокой интенсивности повышались не столь значительно, либо оставались на уровне контроля после низкоинтенсивных пожаров. Наблюдался тренд снижения значений $q\text{CO}_2$ с течением времени, пройденного после пожара.

Увеличение значений микробного метаболического коэффициента, связанное с возрастанием дыхательной активности микрофлоры после пожаров, объясняется преобладанием на начальных этапах сукцессий R-стратегов в микробных популяциях, которые быстро используют ресурс и нуждаются в большом количестве энергии для поддержания своей биомассы (Pietikainen, Fritze, 1993; Wuthrich et al., 2002; Thiffault et al., 2008). Обогащение почвы легкоминерализуемыми источниками углерода и минеральными элементами, а также изменение гидротермического режима почв после пожаров вызывает повышение минерализационной активности и снижение устойчивости в почвенном микробном блоке. Дальнейшее послепожарное сукцессионное развитие микробоценозов направлено на преобладание медленно растущих K-стратегов, полнее усваивающих субстрат. В итоге энергетический баланс

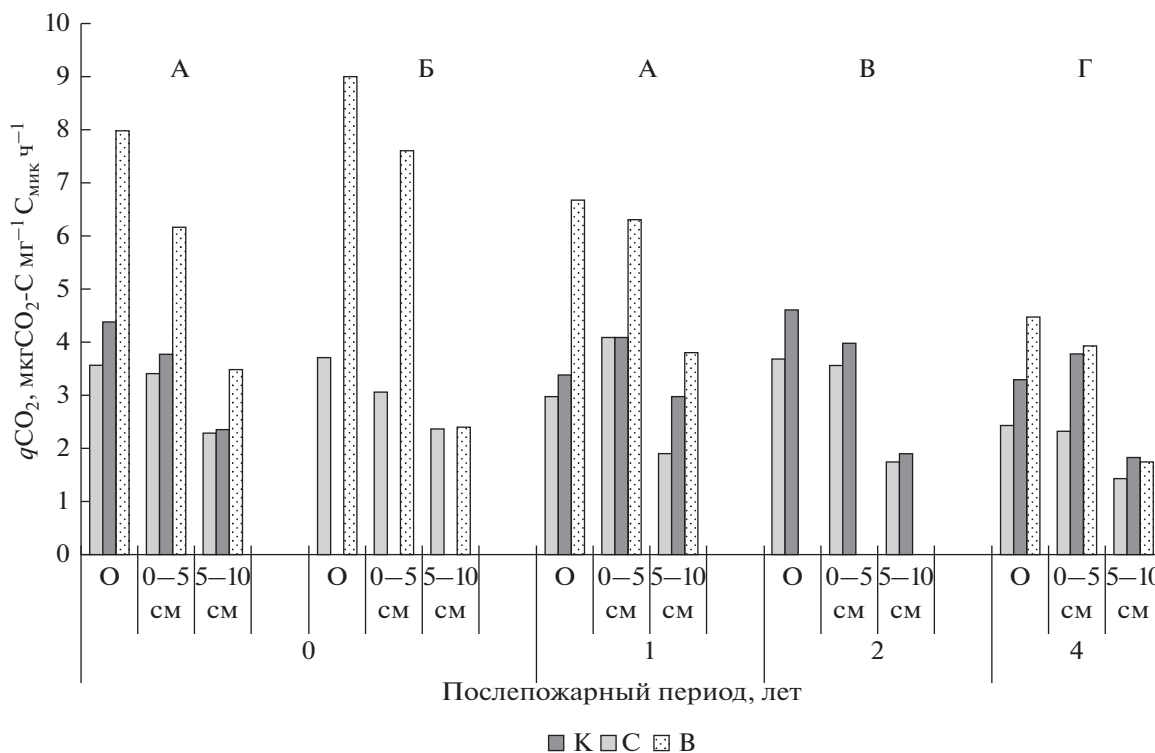


Рис. 2. Микробный метаболический коэффициент в почвах хвойных насаждений, пройденных пожарами разной интенсивности. Обозначения см. рис. 1.

системы выравнивается, что отражается в снижении значений qCO_2 (Fritze et al., 1993).

Запасы углерода микробной биомассы и микробное продуцирование CO₂ в профиле почв после пожаров

Максимум запасов микробной биомассы приходится на верхние 0–5 см почвенного профиля кедровых (34–50% от общих запасов $C_{мик}$) и березового (46%) насаждений. В лиственничнике зеленомошном запас $C_{мик}$ выше в горизонте 5–10 см (рис. 3а). В подстилке запасы $C_{мик}$ оценивались в 3.5–8 г $C м^{-3}$ в ненарушенных насаждениях, тогда как минеральный горизонт почвы до 10 см содержал 16–32 г $C м^{-3}$. Наибольшее микробное продуцирование CO_2 приходится на 0–5 см почв контрольных насаждений (28–58 мг $CO_2-C м^{-3} ч^{-1}$), что составляло 37% от общего в подзолистом горизонте кедровника разнотравно-зеленомошного и до 60% в гумусовом горизонте литозема темногумусового в березняке зеленомошном (рис. 3б). Подстилки выделяли 12–29 мг $CO_2-C м^{-3} ч^{-1}$, тогда как минеральный 10-сантиметровый горизонт почв – 46–86 мг $CO_2-C м^{-3} ч^{-1}$. Полученные данные по запасам микробной биомассы и продуцированию CO_2 почвами изученных насаждений значительно ниже, чем в почвах южно- и средне-

тажных лесов Европейской России (Сусьян и др., 2009; Стольникова и др., 2011) и в 3–10 раз ниже запасов $C_{мик}$ в гумусовом горизонте дерново-подзолистых почв светлохвойных лесов Средней Сибири (Богородская, Кукавская, 2016) и серых почв Красноярской лесостепи (Богородская и др., 2017).

После пожаров в хвойных насаждениях заповедника происходит трансформация профильного распределения запасов $C_{мик}$ и микробной продукции углекислого газа (рис. 3). В первый год после пожаров в подстилках кедровников сокращается в 1.6–2.5 раза запас $C_{мик}$, тогда как в верхних 0–5 см минеральной почвы он увеличивается на 20–60%, а в нижележащем – на 45–80%. Микробное продуцирование CO_2 в подстилках мало изменяется, а в минеральных горизонтах увеличивается в 1.5–3 раза, особенно после высокоинтенсивных пожаров, достигая максимальной величины 143 мг $CO_2-C м^{-3} ч^{-1}$ в кедровнике лишайниково-зеленомошном.

Через год после высокоинтенсивного пожара в кедровнике разнотравно-зеленомошном запас $C_{мик}$ в подстилке снижен в 5 раз, тогда как в верхних горизонтах минеральной почвы сравним с контролем. После низкоинтенсивного пожара сохранена тенденция, отмеченная в первый год

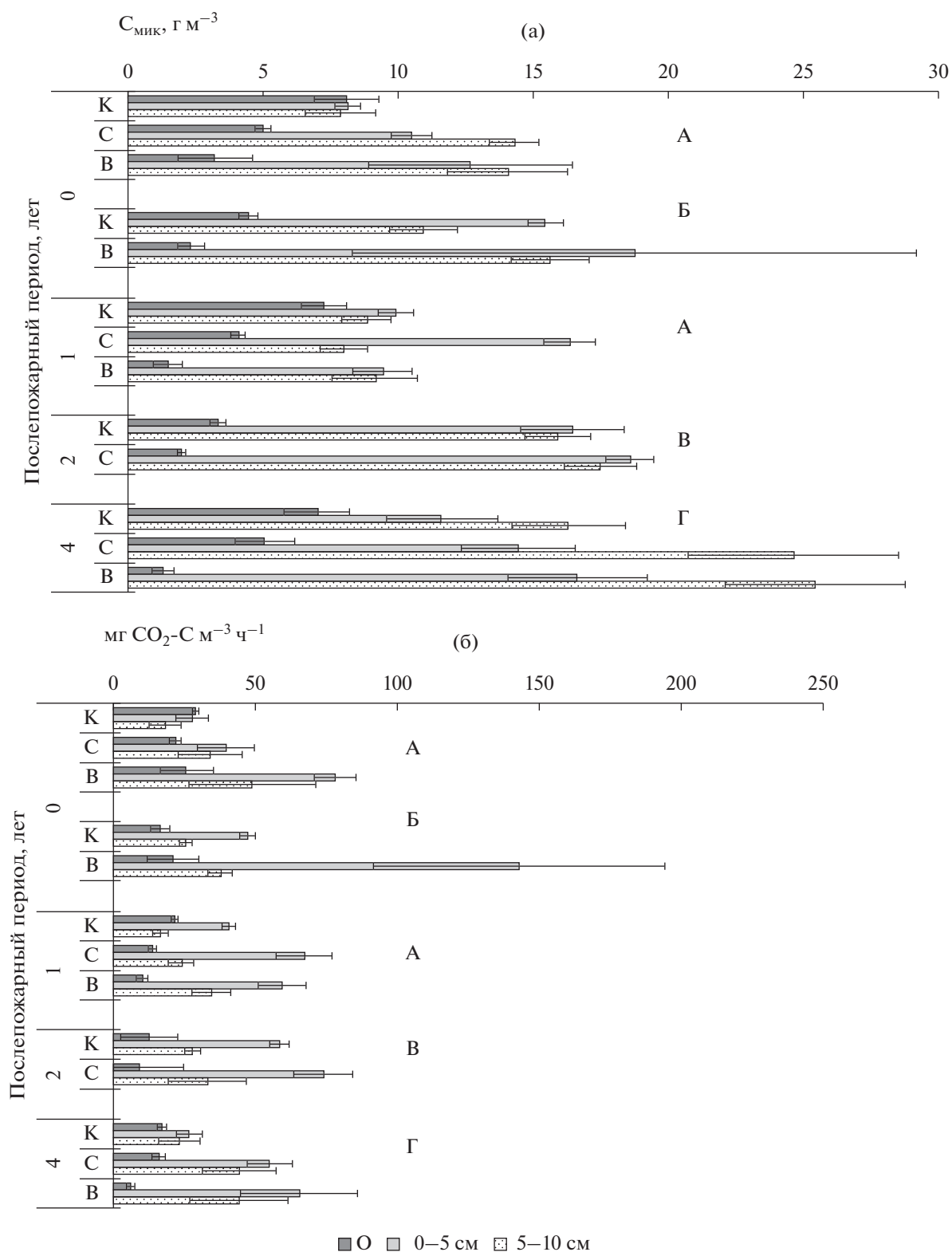


Рис. 3. Запасы углерода микробной биомассы (а) и продуцирование CO_2 почвами (б) после пожаров разной интенсивности. Обозначения см. рис. 1.

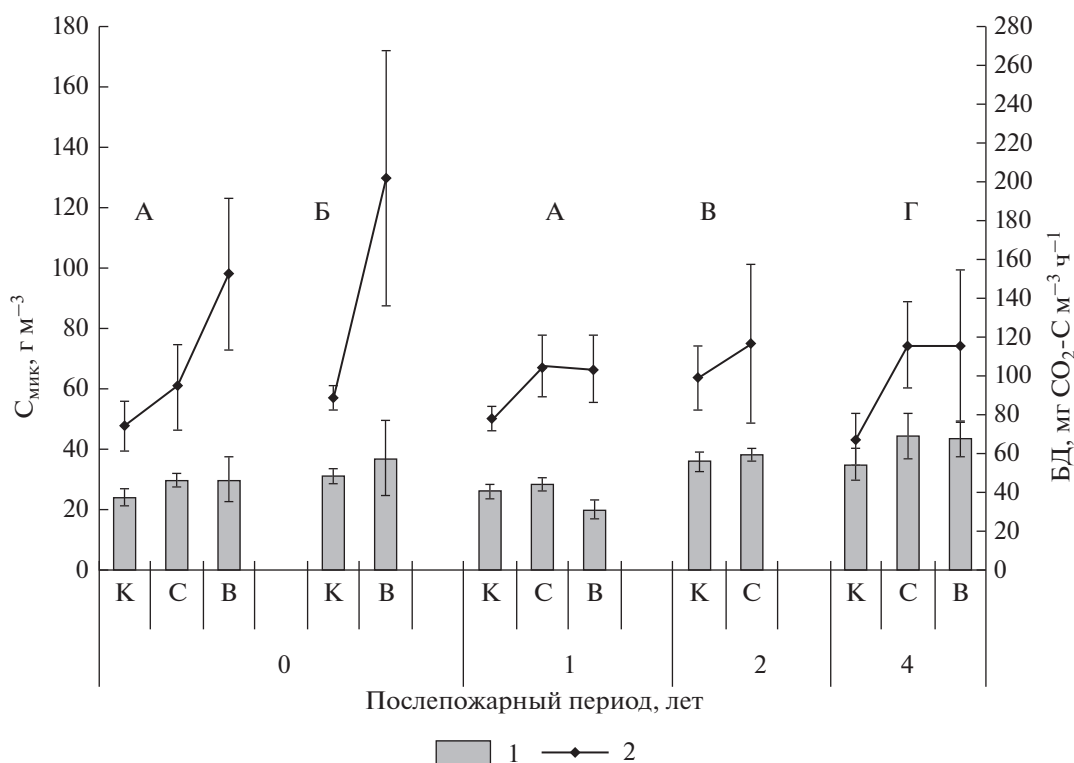


Рис. 4. Суммарные запасы углерода микробной биомассы (1) и общее микробное продуцирование CO₂ (2) в профиле до 10 см почв после пожаров разной интенсивности. Обозначения см. рис. 1.

(рис. 3а). Микробное продуцирование CO₂ снижается по сравнению с первым годом, но также выше контроля, особенно после высокоинтенсивного пожара (рис. 3б).

В березняке зеленомошном через два года после низкоинтенсивного пожара изменений в профилных запасах C_{мик} и продукции CO₂ не выявлено. В лиственничнике вейниковом спустя четыре года после пожара высокой интенсивности запас C_{мик} в подстилке снижен в 5.5 раз, тогда как в минеральных горизонтах он выше в 1.5 раза вне зависимости от интенсивности пожаров. Микробная продукция CO₂ также меньше контроля в 3 раза в подстилке после высокоинтенсивного пожара, а в минеральных горизонтах выше в 2–2.5 раза (рис. 3).

Суммарные запасы углерода микробной биомассы в профиле до 10 см в год после пожаров в кедровниках выше контроля на 20% вне зависимости от интенсивности горения, тогда как общая микробная продукция CO₂ увеличивалась на 30% после пожара низкой интенсивности и более чем в 2 раза после высокоинтенсивных пожаров, достигая 200 CO₂-C м⁻³ ч⁻¹ в кедровнике лишайниково-зеленомошном (рис. 4). Уже через год после высокоинтенсивного пожара в кедровнике

разнотравно-зеленомошном суммарный запас C_{мик} снижился на 20% от контроля, а продуцирование CO₂ увеличивалось на 30% после всех пожаров. В березняке через два года после низкоинтенсивного пожара рассматриваемые величины сравнимы с контролем, тогда как в лиственничнике вне зависимости от интенсивности пожаров через четыре года суммарный запас C_{мик} выше контроля на 25%, а микробное продуцирование CO₂ – почти в 2 раза (рис. 4).

Изменение структуры и численности ЭКТГМ почв после пожаров

Наибольшая численность гетеротрофных микроорганизмов обнаружена в подстилках исследуемых насаждений, при этом доминирующее положение занимали микроорганизмы, использующие минеральные формы азота и олиготрофные группировки (рис. 5). При переходе от органогенных к минеральным горизонтам численность КОЕ разных групп микроорганизмов резко снижалась, что характерно для почв таежных экосистем.

Биогенность верхнего минерального горизонта почв выше в березняке зеленомошном и лиственничнике лишайниково-зеленомошном, где отмечена высокая численность аммонификаторов

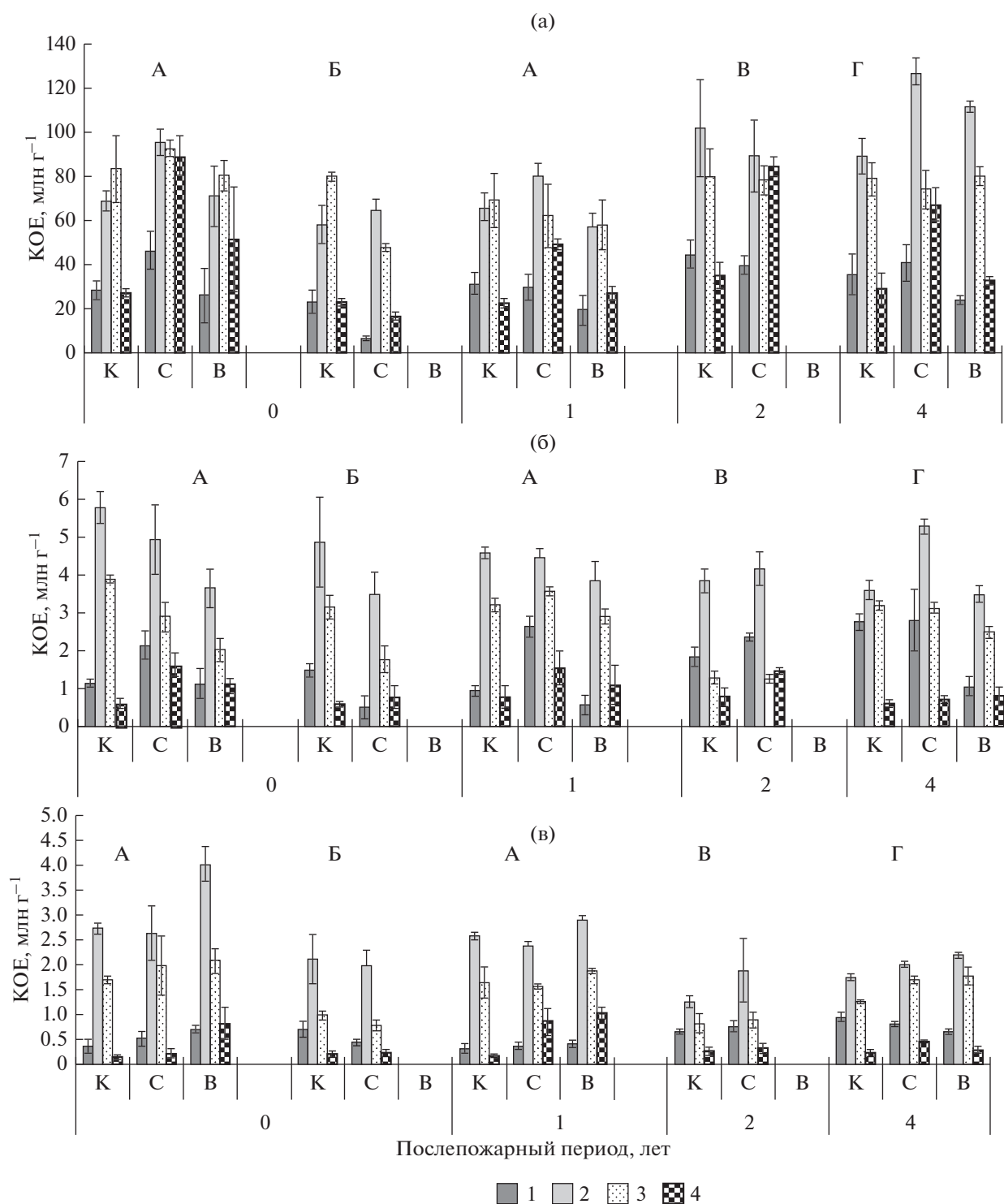


Рис. 5. Численность ЭКТГМ в подстилках (а), минеральном горизонте почв 0–5 см (б), 5–10 см (в) хвойных насаждений, пройденных пожарами разной интенсивности. 1 – аммонификаторы; 2 – прототрофы; 3 – олиготрофы; 4 – олигонитрофилы. Обозначения см. рис. 1.

и прототрофов, достигающая 2.8–3.9 млн КОЕ г⁻¹, а олиготрофность почв низкая. В кедровых насаждениях преобладают олиготрофные микроорганизмы (рис. 5б).

Послепожарная трансформация структуры и численности ЭКТГМ затрагивает как подстилку, так и минеральные горизонты почв хвойных насаждений. В подстилке кедровника разнотравно-

зеленомошного в год после пожара низкой интенсивности численность аммонификаторов увеличивалась в 2 раза, олигонитрофилов – в 3 раза, тогда как после пожара высокой интенсивности отмечено лишь достоверное увеличение численности олигонитрофилов (рис. 5). В подзолистом горизонте 0–5 см после низкоинтенсивного пожара численность КОЕ аммонификаторов и олигонитрофилов возрастала в 2–2.5 раза, в нижележащем она не изменялась. После высокоинтенсивного пожара, напротив, численность этих ЭКТГМ повышалась в 2 раза в минеральном горизонте 5–10 см.

В подстилке кедровника лишайниково-зеленомошного в год пожара численность КОЕ аммонификаторов снижена почти в 3.5 раза, олиготрофных групп – на 30–40%, при этом значительное преобладание микроорганизмов, требующих для роста минеральных источников азота, свидетельствует об активизации процессов минерализации пирогенного органического вещества. В минеральном горизонте почвы 0–5 см численность всех ЭКТГМ снижена в 1.5–3 раза, а в нижележащем сравнима с контролем. Вероятно, присутствие лишайника в напочвенном покрове, который обладает меньшей влажностью и лучше горит (Богородская, 2006), вызвало большее термическое влияние пожара на почву.

Через год после низкоинтенсивного пожара в подзолистом горизонте кедровника разнотравно-зеленомошного в 2–3 раза возрастала численность ЭКТГМ, олиготрофность почв снижалась. После высокоинтенсивного пожара численность ЭКТГМ была незначительно снижена в подстилке и верхнем минеральном горизонте 0–5 см, тогда как в нижележащем она возрастала (рис. 5в).

Увеличение численности гетеротрофных микроорганизмов после воздействия пожаров связано с созданием благоприятных гидротермических условий при прогревании достаточно влажной подстилки в совокупности с обогащением почвы легкогидролизуемым органическим веществом, азотом и зольными элементами (Fritze et al., 1993; Vazquez et al., 1993; Попова, 1997; Безкорвайная и др., 2005; De Marco et al., 2005; Thiffault et al., 2008; Sharma et al., 2017). Также после низкоинтенсивных пожаров в смешанных хвойных лесах отмечено возрастание аммонифицирующей микрофлоры и снижение олиготрофности почв (Yeager et al., 2005). Смена мохового покрова на травянистый предопределяет переход бактериального сообщества от олиготрофной к копитрофной стратегии жизнеобеспечения, предполагая улучшение условий роста микробных популяций в течение 20–30 лет после пожаров (Cutler et al., 2017).

Спустя 2–4 года после низкоинтенсивных пожаров в березняке и лиственничнике зеленомошных численность ЭКТГМ сравнима с контролем,

тогда как через 4 г. после высокоинтенсивного пожара в подстилке и минеральном горизонте 0–5 см численность аммонификаторов снижена при повышенной олиготрофности почв, что является отражением качественного изменения органического вещества (Fritze et al., 1993; Thiffault et al., 2008; Yeager et al., 2005).

Заключение. Низовые пожары в кедровых, лиственничных и производных хвойно-лиственных насаждениях Средней Сибири приводили к увеличению функциональной активности, численности эколого-трофических групп микроорганизмов, запасов $C_{\text{мик}}$ и микробной продукции CO_2 в верхних минеральных почвенных горизонтах, причем данный эффект более очевиден после высокоинтенсивных пожаров. В подстилках и в верхнем 0–5 см подзолистом горизонте почв кедровников через месяц после высокоинтенсивных пожаров наблюдалось увеличение значения qCO_2 в 2–3 раза, тогда как низкоинтенсивные пожары в изучаемых насаждениях не вызвали значительного изменения устойчивости почвенного микробиоценоза. С течением времени, пройденного после пожара, значения qCO_2 снижаются. В подстилке лиственничника вейникового через четыре года после высокоинтенсивного пожара отмечено снижение уровня микробной биомассы (в 2 раза) и численности аммонификаторов, а также повышение олиготрофности. Отмеченная трансформация структуры, численности ЭКТГМ и параметров функциональной активности микробиоценозов почв кедровых насаждений после высокоинтенсивных пожаров гораздо меньше, чем аналогичные изменения после средне- и высокоинтенсивных пожаров в южно- и среднетаежных сосняках лишайниково-зеленомошных с менее мощным напочвенным покровом, предохраняющим от негативного воздействия высоких температур при горении, и сопоставимы с изменениями в светлохвойных лесах названной лесорастительной зоны после низкоинтенсивных пожаров, где экофизиологическое состояние и структура микробных комплексов почв восстановились в течение одного–двух лет (Богородская, 2006; Богородская, Сорокин, 2006; Богородская и др., 2016). Степень трансформации микробиоценоза почвы лиственничника зеленомошного через четыре года после высокоинтенсивного пожара сопоставима с аналогичными изменениями в смешанном насаждении с преобладанием лиственницы в Нижнем Приангарье, где нарушение гомеостатического состояния микробиоценоза наблюдалось в течение трех лет после высокоинтенсивного пожара с дальнейшей тенденцией к уравниванию микробиологических показателей (Богородская и др., 2011). Послепожарная динамика направлена на снижение общей микробной продукции CO_2 почвами, при этом даже спустя

четыре года после пожаров в лиственничниках независимо от интенсивности она в 2 раза выше и отстает от уровня повышения общих запасов микробной биомассы. Преобладание минерализационных процессов в почвах кедровников и лиственничников в послепожарный период отражает смену эдафических и трофических условий почв и свидетельствует об активном вовлечении травяного опада и органического вещества в биотический круговорот.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Д.* Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
- Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
- Барталев С.А., Стыценко Ф.В., Егоров В.А., Лупян Е.А.* Спутниковая оценка гибели лесов России от пожаров // Лесоведение. 2015. № 2. С. 83–94.
- Безкоровайная И.Н., Иванова Г.А., Тарасов П.А., Сорокин Н.Д., Богородская А.В., Иванов В.А., Конард С.Г., Макрае Д.Дж.* Пирогенная трансформация почв сосняков средней тайги Красноярского края // Сибирский экологический журнал. 2005. № 1. С. 143–152.
- Богородская А.В.* Влияние пожаров на микробные комплексы почв сосновых лесов Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.07. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2006. 24 с.
- Богородская А.В., Сорокин Н.Д.* Микробиологическая диагностика состояния пирогенно-измененных почв сосняков Нижнего Приангарья // Почвоведение. 2006. № 10. С. 1258–1266.
- Богородская А.В., Иванова Г.А., Тарасов П.А.* Послепожарная трансформация микробных комплексов почв лиственничников Нижнего Приангарья // Почвоведение. 2011. № 1. С. 56–63.
- Богородская А.В., Кукавская Е.А.* Состояние микробных сообществ в почвах лиственных и светлохвойных лесов Средней Сибири после рубок и пожаров // Лесоведение. 2016. № 5. С. 383–396.
- Богородская А.В., Пономарева Т.В., Ефимов Д.Ю., Шишкин А.С.* Трансформация эколого-функциональных параметров микробценозов почв на просеках линий электропередач в условиях Средней Сибири // Почвоведение. 2017. № 6. С. 731–743.
- Валендик Э.Н., Векшин В.Н., Иванова Г.А., Кисляхов Е.К., Первозникова В.Д., Брюханов А.В., Бычков В.А., Верховцев С.В.* Контролируемые выжигания на вырубках в горных лесах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 172 с.
- Горшков С.П., Ванденберг Дж., Алексеев Б.А., Мочалова О.И., Тишкова М.А.* Климат, мерзлота и ландшафты Среднеенисейского региона. М.: Изд-во МГУ, 2003. 81 с.
- Дымов А.А., Дубровский Ю.А., Габов Д.Н., Жангуров Е.В., Низовцев Н.А.* Влияние пожара в северотаежном ельнике на органическое вещество почвы // Лесоведение. 2015. № 1. С. 52–62.
- Иванов В.А., Иванова Г.А.* Пожары от гроз в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 2010. 160 с.
- Иванова Г.А., Конард С.Г., Макрае Д.Д., Безкоровайная И.Н., Богородская А.В., Жила С.В., Иванов В.А., Иванов А.В., Ковалева Н.М., Краснощекова Е.Н., Кукавская Е.А., Орешков Д.Н., Первозникова В.Д., Самсонов Ю.Н., Сорокин Н.Д., Тарасов П.А., Цветков П.А., Шишкин А.С.* Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири / Под ред. М.Д. Евдокименко. Новосибирск: Наука, 2014. 232 с.
- Коротков И.А.* Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 1994. С. 29–47.
- Краснощев Ю.Н., Чередникова Ю.С.* Постпирогенная трансформация почв кедровых лесов в южном Прибайкалье // Почвоведение. 2012. № 10. С. 1057–1067.
- Краснощев Ю.Н., Евдокименко М.Д., Чередникова Ю.С.* Лесоэкологические последствия пожаров в кедровниках Южного Прибайкалья // География и природные ресурсы. 2013. № 1. С. 33–42.
- Кукавская Е.А., Буряк Л.В., Каленская О.П., Зарубин Д.С.* Трансформация напочвенного покрова при низовых пожарах и оценка пирогенной эмиссии углерода в темнохвойных лесах Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. 2017. № 1. С. 72–82.
- Курбатский Н.П.* Проблема лесных пожаров // Возникновение лесных пожаров. М.: Наука. 1964. С. 5–60.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева.* М.: Изд-во Моск. университета, 1991. 304 с.
- Мякина Н.Б., Аринушкина Е.В.* Методическое пособие для чтения результатов химических анализов почв. М.: Изд-во МГУ, 1979. 62 с.
- Попова Э.П.* Пирогенная трансформация свойств лесных почв Среднего Приангарья // Сибирский экологический журнал. 1997. № 4. С. 413–418.
- Седых В.Н.* Динамика равнинных кедровых лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. 232 с.
- Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошников А.И., Бабинцева Р.М., Воробьев В.Н., Дашко Н.В., Иванов В.В., Кондаков Ю.П., Коротков И.А., Мурина Т.К., Назимова Д.И., Попов В.Е., Попова Ю.М., Соколов Г.А., Софронов М.А., Смагин В.Н., Спиридонов Б.С., Чебакова Н.М., Чередникова Ю.С.* Кедровые леса Сибири / Под ред. А.С. Исаева. Новосибирск: Наука, 1985. 258 с.
- Сорокин Н.Д.* Влияние лесных пожаров на биологическую активность почв // Лесоведение. 1983. № 4. С. 24–28.
- Софронов М.А., Голдаммер И.Г., Волокитина А.В., Софронова Т.М.* Пожарная опасность в природных условиях. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2005. 330 с.
- Стефин В.В.* Антропогенные воздействия на горнолесные почвы. Новосибирск: Наука, 1981. 169 с.

- Стольников Е.В., Ананьева Н.Д., Чернова О.В. Микробная биомасса, ее активность и структура в почвах старовозрастных лесов Европейской территории России // Почвоведение. 2011. № 4. С. 479–494.
- Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Гавриленко Е.Г., Чернова О.В., Бобровский М.В. Углерод микробной биомассы в профиле лесных почв южной тайги // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1233–1240.
- Фураев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology and Biochemistry. 1978. V. 10. № 3. P. 215–221.
- Anderson T.-H., Domsch K.H. The metabolic quotient for CO₂ (q_{CO_2}) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental condition, such as, pH, on the microbial biomass of forest soil // Soil Biology and Biochemistry. 1993. V. 25. № 3. P. 393–395.
- Bárcenas-Moreno G., García-Orenes F., Mataix-Solera J., Mataix-Beneyto J., Bååth E. Soil microbial recolonisation after a fire in a Mediterranean forest // Biology and Fertility of Soils. 2011. V. 47. № 3. P. 261–272.
- Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review // Oecologia. 2005. V. 143. № 1. P. 1–10.
- Cutler N.A., Arróniz-Crespo M., Street L.E., Jones D.L., Chaput D.L., Deluca T.H. Long-term recovery of microbial communities in the Boreal bryosphere following fire disturbance // Microbial Ecology. 2017. V. 73. № 1. P. 75–90.
- De Marco A., Gentile A.E., Arena C., De Santo A.V. Organic matter, nutrient content and biological activity in burned and unburned soils of a Mediterranean maquis area of southern Italy // International J. Wildland Fire. 2005. V. 14. № 4. P. 365–377.
- Dooley S.R., Treseder K.K. The effect of fire on microbial biomass: a meta-analysis of field studies // Biogeochemistry. 2012. V. 109. № 1. P. 49–61.
- Fritze H., Pennanen T., Pietikainen J. Recovery of soil microbial biomass and activity from prescribed burning // Canadian J. Forest Research. 1993. V. 23. № 7. P. 1286–1290.
- Ginzburg O., Steinberger Y. Effects of forest wildfire on soil microbial-community activity and chemical components on a temporal-seasonal scale // Plant and Soil. 2012. V. 360. № 1. P. 243–257.
- Grasso G.H., Ripabelli G., Sammareo M.L., Mazzoleni S. Effect of heating on the microbial population of grassland soil // The International Journal of Wildland Fire. 1996. V. 6. № 2. P. 67–70.
- Hernandez T., Garcia C., Reinhardt I. Short-term effect of wildfire on the chemical, biochemical and microbiological properties of Mediterranean pine forest soils // Biology and Fertility of Soils. 1997. V. 25. № 2. P. 109–116.
- Heydari M., Rostamy A., Najafi F., Dey D.C. Effect of fire severity on physical and biochemical soil properties in Zagros oak (*Quercus brantii* Lindl.) forests in Iran // Journal of Forestry Research. 2017. V. 28. № 1. P. 95–104.
- Holden S.R., Rogers B.M., Treseder K.K., Randerson J.T. Fire severity influences the response of soil microbes to a boreal forest fire // Environmental Research Letters. 2016. V. 11. № 3. P. 035004.
- Kukavskaya E.A., Buryak L.V., Ivanova G.A., Conard S.G., Kalenskaya O.P., Zhila S.V., McRae D.J. Influence of logging on the effects of wildfire in Siberia // Environmental Research Letters. 2013. V. 8. № 4. P. 045034.
- Masyagina O.V., Tokareva I.V., Prokushkin A.S. Post fire organic matter biodegradation in permafrost soils: Case study after experimental heating of mineral horizons // Science of the Total Environment. 2016. V. 573. P. 1255–1264.
- Nearly D.G., Klopatek C.C., DeBano L.F., Ffolliott P.F. Fire effects on bellowground sustainability: review and synthesis // Forest Ecology and Management. 1999. V. 122. № 1. P. 51–71.
- Pietikainen J., Fritze H. Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification // Soil Biology and Biochemistry. 1995. V. 27. № 1. P. 101–109.
- Pietikainen J., Fritze H. Microbial biomass and activity in the humus layer following burning: short-term effects of two different fires // Canadian Journal of Forest Research. 1993. V. 23. № 7. P. 1275–1285.
- Santín C., Doerr S.H., Merino A., Bryant R., Loader N.J. Forest floor chemical transformations in a boreal forest fire and their correlations with temperature and heating duration // Geoderma. 2016. V. 264. Part A. P. 71–80.
- Sharma U., Garima, Sharma J.C., Devi M. Effect of Forest fire on soil nitrogen mineralization and microbial biomass: A review // J. Pharmacognosy and Phytochemistry. 2017. V. 6. № 3. P. 682–685.
- Thiffault E., Hannam K.D., Quideau S.A., Pare D., Belanger N., Oh S.-W., Munson A.D. Chemical composition of forest floor and consequences for nutrient availability after wildfire and harvesting in the boreal forest // Plant and Soil. 2008. V. 308. № 1–2. P. 37–53.
- Vazquez F.J., Acea M.J., Carhallas T. Soil microbial populations after wildfire // FEMS Microbiology Ecology. 1993. V. 13. № 2. P. 93–103.
- Wardle D.A., Nilsson M.-C., Zackrisson O. Fire-derived charcoal causes loss of forest humus // Science. 2008. V. 320. № 5876. P. 629–629.
- Wüthrich C., Schaub D., Weber M., Marxer P., Conedera M. Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland // Catena. 2002. V. 48. № 3. P. 201–215.
- Yeager C.M., Northup D.E., Grow C.C., Barns S.M., Kuske C.R. Changes in nitrogen-fixing and ammonia-oxidizing bacterial communities in soil of a mixed conifer forest after wildfire // Applied and Environmental Microbiology. 2005. V. 71. № 5. P. 2713–2722.

Microbiological Assessment of Soils in Coniferous Forests of Central Siberia after Fires of Different Density

A. V. Bogorodskaya^{1,*}, E. A. Kukavskaya¹, O. P. Kalenskaya², and L. V. Buryak^{2,3}

¹Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Akademgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036, Russia

²Reshetnev Siberian State University of Science and Technology Mira ave. 82, Krasnoyarsk, 660049 Russia

³Central Siberia Nature Reserve Gribnaya st. 1a, Bor, Turukhansk District, Krasnoyarsk krai, 663246 Russia

*E-mail: anbog@ksc.krasn.ru

Received 12 February 2018

Revised 6 March 2018

Accepted 8 October 2018

Post-fire modifications of physicochemical and microbiological features of soils in middle taiga coniferous forests of Central Siberia are assessed. Ground fires caused increases in functional activity, number of ecotrophic groups of microorganisms, storages of C_{mic} and microbial production of CO_2 in upper mineral horizons of soil in stone pine, larch and secondary mixed forests. The effect was more pronounced after fires of high intensity. qCO_2 value was 2–3 times higher in litters and upper podzolic horizon 0–5 cm thick in soils of stone pine forests 1 month after high-intensity fire. On the other hand, low-intensity fires in the forests have not caused significant changes to resilience of soil microbial coenosis. qCO_2 values decrease with time after fire. Microbial biomass halved, number of ammonifiers decreased and oligotrophy rose in reed grass larch forest 4 years after high-intensity fire. Post-fire changes are directed to lower total microbial CO_2 production of the studied soils. Despite of the intensity of fires in the larch forests, it remains 2 times higher, but does not reach the level of total microbial biomass increase even four years after.

Keywords: pine and larch forests, surface fires, fire intensity, eco-trophic groups of microorganisms, microbial biomass, basal respiration, microbial metabolic quotient qCO_2 , storages of microbial biomass, microbial production of CO_2 .

Acknowledgements: this study was supported by the Russian Academy of Sciences (project no. AAAA-A17-117101940014-9).

REFERENCES

- Anan'eva N.D., *Mikrobiologicheskie aspekty samoochishcheniya i ustoychivosti pochv (Microbial aspects of self-purification and resilience of soils)*, Moscow: Nauka, 2003, 222 p.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H., A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 1978, Vol. 10, No. 3, pp. 215–221.
- Anderson T.-H., Domsch K.H., The metabolic quotient for CO_2 (qCO_2) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental condition, such as, pH, on the microbial biomass of forest soil, *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, Vol. 25, No. 3, pp. 393–395.
- Arinushkina E.V., *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv (Handbook on chemical analysis of soils)*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 487 p.
- Bárcenas-Moreno G., García-Orenes F., Mataix-Solera J., Mataix-Beneyto J., Bååth E., Soil microbial recolonisation after a fire in a Mediterranean forest, *Biology and Fertility of Soils*, 2011, Vol. 47, No. 3, pp. 261–272.
- Bartalev S.A., Stytsenko F.V., Egorov V.A., Loupian E.A., Sputnikovaya otsenka gibeli lesov Rossii ot pozharov (Satellite-based assessment of Russian forest fire mortality), *Lesovedenie*, 2015, No. 2, pp. 83–94.
- Bezkorovainaya I.N., Ivanova G.A., Tarasov P.A., Sorokin N.D., Bogorodskaya A.V., Ivanov V.A., Konard S.G., Mcrae D.J., Pirogennaya transformatsiya pochv sosnyakov srednei taigi Krasnoyarskogo kraja (Pyrogenic transformation of pine stand soil in middle taiga of Krasnoyarsk region), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 12, No. 1, pp. 143–152.
- Bogorodskaya A.V., *Vliyanie pozharov na mikrobnye komplekсы pochv sosnovykh lesov Srednei Sibiri. Avtoref. dis. kand. biol. nauk (Effect of fires on microbial complexes of soils in pine forests of Central Siberia. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis)*, Krasnoyarsk: IL SO RAN, 2006, 24 p.
- Bogorodskaya A.V., Ivanova G.A., Tarasov P.A., Post-fire transformation of the microbial complexes in soils of larch forests in the lower Angara River region, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 1, pp. 49–55.
- Bogorodskaya A.V., Kukavskaya E.A., Sostoyanie mikrobnykh soobshchestv v pochvakh listvennykh i svetlokhvoynykh lesov Srednei Sibiri posle rubok i pozharov (Activity of soil microbial communities in deciduous and light coniferous forests in Central Siberia after cuts and fires), *Lesovedenie*, 2016, No. 5, pp. 383–396.
- Bogorodskaya A.V., Ponomareva T.V., Efimov D.Y., Shishikin A.S., Transformation of ecofunctional parameters of soil microbial cenoses in clearings for power transmission lines in Central Siberia, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 6, pp. 720–731.
- Bogorodskaya A.V., Sorokin N.D., Microbiological diagnostics of the status of pyrogenically changed pine forests in the Lower Angara River basin, *Eurasian Soil Science*, 2006, Vol. 39, No. 10, pp. 1136–1143.

- Certini G., Effects of fire on properties of forest soils: a review, *Oecologia*, 2005, Vol. 143, No. 1, pp. 1–10.
- Cutler N.A., Arróniz-Crespo M., Street L.E., Jones D.L., Chaput D.L., Deluca T.H., Long-Term Recovery of Microbial Communities in the Boreal Bryosphere Following Fire Disturbance, *Microbial Ecology*, 2017, Vol. 73, No. 1, pp. 75–90.
- De Marco A., Gentile A.E., Arena C., De Santo A.V., Organic matter, nutrient content and biological activity in burned and unburned soils of a Mediterranean maquis area of southern Italy, *International Journal of Wildland Fire*, 2005, Vol. 14, No. 4, pp. 365–377.
- Dooley S.R., Treseder K.K., The effect of fire on microbial biomass: a meta-analysis of field studies, *Biogeochemistry*, 2012, Vol. 109, No. 1, pp. 49–61.
- Dymov A.A., Dubrovskii Y.A., Gabov D.N., Zhangurov E.V., Nizovtsev N.A., Vliyanie pozhara v severotaezhnom el'nike na organicheskoe veshchestvo pochvy (Fire impact on soil organic matter in spruce stand in northern taiga), *Lesovedenie*, 2015, No. 1, pp. 52–62.
- Fritze H., Pennanen T., Pietikäinen J., Recovery of soil microbial biomass and activity from prescribed burning, *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, Vol. 23, No. 7, pp. 1286–1290.
- Furyaev V.V., *Rol' pozharov v protsesse lesoobrazovaniya*, Novosibirsk: Nauka, 1996, 253 p.
- Ginzburg O., Steinberger Y., Effects of forest wildfire on soil microbial-community activity and chemical components on a temporal-seasonal scale, *Plant and Soil*, 2012, Vol. 360, No. 1, pp. 243–257.
- Gorshkov S.P., Vandenberg D., Alekseev B.A., Mochalova O.I., Tishkova M.A., *Klimat, merzlota i landshafty Sredneeniseiskogo regiona* (Climate, permafrost and landscapes of the Middle Yenisei region), Moscow: Izd-vo MGU, 2003, 81 p.
- Grasso G.M., Ripabelli G., Sammarco M.L., Mazzoleni S., Effects of Heating on the Microbial Populations of a Grassland Soil, *International Journal of Wildland Fire*, 1996, Vol. 6, No. 2, pp. 67–70.
- Hernández T., García C., Reinhardt I., Short-term effect of wildfire on the chemical, biochemical and microbiological properties of Mediterranean pine forest soils, *Biology and Fertility of Soils*, 1997, Vol. 25, No. 2, pp. 109–116.
- Heydari M., Rostamy A., Najafi F., Dey D.C., Effect of fire severity on physical and biochemical soil properties in Zagros oak (*Quercus brantii* Lindl.) forests in Iran, *Journal of Forestry Research*, 2017, Vol. 28, No. 1, pp. 95–104.
- Holden S.R., Rogers B.M., Treseder K.K., Randerson J.T., Fire severity influences the response of soil microbes to a boreal forest fire, *Environmental Research Letters*, 2016, Vol. 11, No. 3, pp. 035004.
- Ivanov V.A., Ivanova G.A., *Pozhary ot groz v lesakh Sibiri*, Novosibirsk: Nauka, 2010, 160 p.
- Ivanova G.A., Konard S.G., Makrae D.D., Bezkorovainaya I.N., Bogorodskaya A.V., Zhila S.V., Ivanov V.A., Ivanov A.V., Kovaleva N.M., Krasnoshchekova E.N., Kukavskaya E.A., Oreshkov D.N., Perevoznikova V.D., Samsonov Y.N., Sorokin N.D., Tarasov P.A., Tsvetkov P.A., Shishikin A.S., *Vozdeistvie pozharov na komponenty ekosistemy srednetaezhnykh sosnyakov Sibiri* (The effect of fires on ecosystem components in pine forests of the middle taiga in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 2014, 232 p.
- Korotkov I.A., Lesorastitel'noe raionirovanie Rossii i respublik byvshego SSSR (Forest site regionalization of Russia and the former republics of the USSR), In: *Uglerod v ekosistemakh lesov i bolot Rossii (Carbon in ecosystems of forests and peatlands of Russia)*, Krasnoyarsk: Izd-vo IL SO RAN, Northeastern research station USFS, 1994, pp. 29–47 (170 p.).
- Krasnoshchekov Y.N., Cherednikova Y.S., Postpyrogenic transformation of soils under *Pinus sibirica* forests in the southern Lake Baikal basin, *Eurasian soil science*, 2012, Vol. 45, No. 10, pp. 929–938.
- Krasnoshchekov Y.N., Evdokimenko M.D., Cherednikova Y.S., Lesoekologicheskie posledstviya pozharov v kedrovnikakh Yuzhnogo Pribaikal'ya (Forest-ecological consequences of fires in Siberian stone pine forests of Southern Cisbaikalia), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2013, No. 1, pp. 33–42.
- Kukavskaya E.A., Buryak L.V., Ivanova G.A., Conard S.G., Kalenskaya O.P., Zhila S.V., Mcrae D.J., Influence of logging on the effects of wildfire in Siberia, *Environmental research letters*, 2013, Vol. 8, No. 4, pp. 045034.
- Kukavskaya E.A., Buryak L.V., Kalenskaya O.P., Zarubin D.S., Transformation of the ground cover after surface fires and estimation of pyrogenic carbon emissions in the dark-coniferous forests of Central Siberia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, Vol. 10, No. 1, pp. 62–70.
- Kurbatskii N.P., Problema lesnykh pozharov (The challenge of wildfire), In: *Vozniknovenie lesnykh pozharov (Initiation of forest fires)* Moscow: Nauka, 1964, pp. 5–60 (184 p.).
- Masyagina O.V., Tokareva I.V., Prokushkin A.S., Post fire organic matter biodegradation in permafrost soils: Case study after experimental heating of mineral horizons, *Science of The Total Environment*, 2016, Vol. 573, pp. 1255–1264.
- Myakina N.B., *Metodicheskoe posobie dlya chteniya rezul'tatov khimicheskikh analizov pochv*, Moscow: Izd-vo MGU, 1979, 63 p.
- Neary D.G., Klopatek C.C., Debano L.F., Ffolliott P.F., Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis, *Forest Ecology and Management*, 1999, Vol. 122, No. 1, pp. 51–71.
- Pietikäinen J., Fritze H., Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification, *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, Vol. 27, No. 1, pp. 101–109.
- Pietikäinen J., Fritze H., Microbial biomass and activity in the humus layer following burning: short-term effects of two different fires, *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, Vol. 23, No. 7, pp. 1275–1285.
- Popova E.P., Pirogennaya transformatsiya svoistv lesnykh pochv Srednego Priangar'ya (Fire-induced modification of properties of forest soils in Middle Angara Region), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 1997, No. 4, pp. 413–418.
- Santín C., Doerr S.H., Merino A., Bryant R., Loader N.J., Forest floor chemical transformations in a boreal forest fire and their correlations with temperature and heating duration, *Geoderma*, 2016, Vol. 264, Part A, pp. 71–80.
- Sedykh V.N., *Dinamika ravninnykh kedrovnykh lesov Sibiri* (Dynamics of mountain pine forests on plains of Siberia), Novosibirsk: Nauka, 2014, 232 p.

- Semechkin I.V., Polikarpov N.P., Iroshnikov A.I., *Kedrovye lesa Sibiri* (Stone pine forests of Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1985, 257 p.
- Sharma U., Garima, Sharma J.C., Devi M., Effect of forest fire on soil nitrogen mineralization and microbial biomass: A review, *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2017, Vol. 6, No. 3, pp. 682–685.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumen, 2004, 342 p.
- Sofronov M.A., Goldammer I.G., Volokitina A.V., Sofronova T.M., *Pozharnaya opasnost' v prirodnykh usloviyakh* (Wildland fire danger), Krasnoyarsk: Izd-vo IL SO RAN, 2005, 330 p.
- Sorokin N.D., Vliyanie lesnykh pozharov na biologicheskuyu aktivnost' pochv (Effect of forest fires on biological activity of soils), *Lesovedenie*, 1983, No. 4, pp. 24–28.
- Stefin V.V., *Antropogennyye vozdeistviya na gorno-lesnye pochvy* (Human impacts on mountain-forest soils), Novosibirsk: Nauka, 1981, 169 p.
- Stolnikova E.V., Ananyeva N.D., Chernova O.V., The microbial biomass and its activity and structure in the soils of old forests in the European Russia, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 4, pp. 437–452.
- Susyan E.A., Ananyeva N.D., Gavrilenko E.G., Chernova O.V., Bobrovskii M.V., Microbial biomass carbon in the profiles of forest soils of the southern taiga zone, *Eurasian Soil Science*, 2009, Vol. 42, No. 10, pp. 1148–1155.
- Thiffault E., Hannam K.D., Quideau S.A., Pare D., Belanger N., Oh S.-W., Munson A.D., Chemical composition of forest floor and consequences for nutrient availability after wildfire and harvesting in the boreal forest, *Plant and Soil*, 2008, Vol. 308, No. 1–2, pp. 37–53.
- Valendik E.N., Vekshin V.N., Ivanova G.A., Kisilyakhov Y.K., Perevozmkova V.D., Brukhanov A.V., Bychkov V.A., Verkhovets S.V., *Kontroliruemyye vyzhiganiya na vyrubkakh v gornykh lesakh* (Prescribed burning of logged mountain forest sites), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2001, 172 p.
- Vázquez F.J., Acea M.J., Carballas T., Soil microbial populations after wildfire, *FEMS Microbiology Ecology*, 1993, Vol. 13, No. 2, pp. 93–103.
- Wardle D.A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Fire-derived charcoal causes loss of forest humus, *Science*, 2008, Vol. 320, No. 5876, pp. 629–629.
- Wüthrich C., Schaub D., Weber M., Marxer P., Conedera M., Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland, *CATENA*, 2002, Vol. 48, No. 3, pp. 201–215.
- Yeager C.M., Northup D.E., Grow C.C., Barns S.M., Kuske C.R., Changes in Nitrogen-Fixing and Ammonia-Oxidizing Bacterial Communities in Soil of a Mixed Conifer Forest after Wildfire, *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, Vol. 71, No. 5, pp. 2713–2722.
- Zvyagintsev D.G., *Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii* (Methods of soil biology and biochemistry), Moscow: Izd-vo MGU, 1991, 304 p.