

УДК 574.34:630*182.21(571.512)593.11

СОПРЯЖЕННАЯ ДИНАМИКА ВОССТАНОВЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ НА ГАРЯХ В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ¹

© 2021 г. О. М. Шабалина^а, *, А. В. Гренадерова^а, И. Н. Безкоровайная^а,
А. А. Красильникова^а, А. В. Кошкарлова^а

^аСибирский федеральный университет, просп. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

*E-mail: oshabalina@sfu-kras.ru

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 13.02.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

В статье рассматриваются основные этапы восстановления растительного покрова и сообществ раковинных амёб на лиственничных горях разного возраста в условиях северной тайги Центральной Эвенкии. Показано, что после сильных устойчивых низовых пожаров, полностью уничтоживших древостой и напочвенный покров, наблюдается сопряженная динамика растительности и сообществ раковинных амёб, сопровождающаяся сменой видов-эксплерентов видами с преимущественно патиентной и виолентной стратегиями. Развитие растительного покрова и подстилки на горях, сопровождающееся улучшением гидротермического режима, в ценозах раковинных амёб вызывает расширение спектра морфо-экологических групп и появление более влаголюбивых форм. Естественное возобновление лиственницы на “черных горях” начинается уже на следующий год после пожара, однако, максимума достигает на второй-третий год. В дальнейшем процесс существенно замедляется, но не прекращается вплоть до седьмого-восьмого года, а в отдельных случаях может длиться до 20 и более лет.

Ключевые слова: горя, Центральная Эвенкия, сукцессии, напочвенный покров, раковинные амёбы, лиственница Гмелина, естественное возобновление.

DOI: 10.31857/S0024114821030116

Лесные пожары являются одним из основных периодических повторяющихся экзогенных факторов, изменяющих экологические функции экосистем. Совместно с климатом пирогенный фактор контролирует возрастную структуру и мозаичность растительного покрова, потоки вещества и энергии (Абаимов et al., 2000; Auclair, Carter, 1993; Schultze et al., 2012; Fultz et al., 2016).

В лесах Центральной Эвенкии основной лесообразующей породой является лиственница *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., формирующая в этих условиях монодоминантные древостои. Ее ареал почти полностью совпадает с зоной сплошного распространения многолетней мерзлоты в Средней и Восточной Сибири, где она занимает 81.3% лесо-

покрытой площади (Абаимов и др., 1997; Прокушкин, Абаимов, 2008).

Тренд повышения активности пожаров и горимости лесов Сибири подтверждается данными разных лет (Kharuk et al., 2005; Loupian et al., 2006; Пономарев, Харук, 2016). Северотаежные лиственничные леса отличаются повышенной горимостью, которая обусловлена слабой пожарной расчлененностью территории, своеобразным температурным и гидрологическим режимом мерзлотных почв, разреженностью древесного полога и замедленными процессами разложения органического вещества (Софронов, Волокитина, 1996; Зурыанова et al., 2010). Повторяемость пожаров в лиственничниках Центральной Эвенкии составляет 60–100 лет, и большая часть современных лесных ландшафтов исследуемой территории представляет собой разные стадии послепожарных сукцессий (Абаимов и др., 1997).

Устойчивые низовые пожары, характерные для данной территории (Харук, Пономарев, 2017), способны полностью уничтожить растительный

¹ Работа проводилась при финансовой поддержке РФФИ (16-04-00796А “Отклик почвенной биоты лесных экосистем Средней Сибири на суммарное воздействие климата и пирогенного фактора в условиях многолетней мерзлоты”), а также частично в рамках проекта “SUNRAISE”, финансируемого по программе Erasmus+(586335-EPP-1-2017-1-DE-EPPKA2-SBHE-JP).

покров и верхние горизонты почвы, после чего образуются так называемые “черные гари”, для которых характерен весьма неблагоприятный термический режим (Абаимов и др., 2001; Прокушкин и др., 2000). И это существенно затрудняет восстановление растительного покрова на первых этапах постпирогенной сукцессии.

Изучению процессов восстановительной динамики растительности на гаях в Центральной Эвенкии посвящена обширная литература (Цветков, 1990; Цветков и др., 2001; Цветков, Цветкова, 1995; Зырянова и др., 2008; Zyryanova et al., 2010; Прокушкин и др., 2010), однако подробное описание первых этапов развития всех компонентов растительного покрова до настоящего времени не проводилось.

Обязательными участниками детритных пищевых цепей наземных экосистем являются раковинные амебы – представители нанофауны, имеющие раковинки размером от 10 до 300 мкм. Виды раковинных амеб имеют различные экологические предпочтения по условиям увлажнения и характеризуются чуткой реакцией на их изменение, а благодаря наличию устойчивой к разложению раковинки, используются в качестве биоиндикаторов (Количественные ..., 1987; Гельцер и др., 1995).

В данной работе сделана попытка проследить динамику восстановления растительности и сообществ раковинных амеб на листовенничных гаях разного возраста в условиях северной тайги Центральной Эвенкии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследований относится к Нижне-Тунгусскому округу Ангаро-Тунгусской лесорастительной провинции Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области (Коротков, 1994). Исследования проводили на базе Эвенкийского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН в окрестностях пос. Тура Эвенкийского муниципального района Красноярского края в период 2016–2018 гг.

Объектами исследования служили листовенничные гари различного возраста, образовавшиеся в результате воздействия сильных устойчивых низовых пожаров, уничтоживших древостой и живой напочвенный покров полностью (Г15, Г13, Г09) или почти полностью (Г93). Характеристика объектов исследования приведена в таблице 1, в названии гарей использованы даты последнего пожара. К 2018-у году гарь Г15 была трехлетней, Г13 – пятилетней, Г09 – девятилетней, Г93 – 25-летней. К моменту начала наблюдений (2016 г.). Гари Г15 и Г13 представляли собой “черные гари”, микрорельеф которых сформировался в результате делювиального смыва и пред-

ставляет собой чередование бугров-микрорельефов и эрозионных борозд-микрорельефов глубиной 15–20 см. 9-летняя гарь (Г09) отличается своеобразным микрорельефом, поскольку сформировалась на крупнообломочных продуктах выветривания туфогенных пород с размерами отдельных глыб до 2 м. Поверхность глыб обнажена в местах временных водотоков, а в остальных местах перекрыта слоем формирующейся почвы. 25-летняя гарь (Г93) в отличие от рассмотренных выше, пройдена, по-видимому, более слабым низовым пожаром (Абаимов и др., 1996) и характеризуется наличием допозарной генерации древостоя, представленной единичными довольно крупными плодоносящими листовенницами диаметром до 15–18 см. Микрорельеф выражен слабо, почвы более легкого гранулометрического состава.

Основной почвенный фон исследуемой территории составляют подбуры, они занимают не только склоновые позиции, но и междуречья, перекрытые трапповой формацией. Характеризуются хорошим дренажом и оттаиванием мерзлоты в конце вегетационного периода на всю глубину почвенного профиля (Безкоровайная и др., 2017).

На каждой гари закладывались пробные площади размером 400 м², на которых проводилось полное геоботаническое описание растительного покрова (Методы ..., 2002). Характеристика подраста, подлеска и живого напочвенного покрова проводилась на двух учетных профилях 2 × 20 м, заложенных в пределах пробной площади. Учетные профили разбивались на площадки 2 × 2 м, на каждой проводился сплошной перебор подроста, к которому относили растения высотой менее 2 м. Возраст подроста листовенницы определялся по муткам. Латинские названия сосудистых растений приведены согласно работе (Флора Сибири, 1988–1997), мхов – по (Игнатов, Игнатова, 2003).

В составе естественного возобновления выделяли всходы (проростки) – растения первого года жизни, характеризующиеся наличием зародышевых структур, имеющие главный корень, гипокотиль, семядоли и верхушечную почку, и собственно подрост – молодые растения, находящиеся в ювенильном и прематурном состоянии (простота организации, несформированность признаков, присущих взрослому растению, или наличие переходных признаков) (Восточноевропейские ..., 2004).

Непосредственные наблюдения за послепожарным восстановлением растительности проводились на гаях Г15 и Г13 в период с 2016 по 2018 гг. Для реконструкции динамики естественного возобновления листовенницы на гаях Г09 и Г93 ис-

Таблица 1. Общая характеристика объектов исследования

Гарь	Координаты	Экспозиция склона	Крутизна, °	Абсолютная высота, м	Микрорельеф	Ассоциация
Г15	64°17'14.7" с.ш., 100°18'51.2" в.д.	Юго-западная	4–5	397	Эрозионные борозды глубиной 15–20 см	<i>Chamerion angustifolium</i> (<i>Calamagrostis lapponica</i>) – <i>Ceratodon purpureus</i>
Г13	64°19'31.1" с.ш., 100°15'26.2" в.д.	Западная	4–5	199	Эрозионные борозды глубиной 5–15 см	<i>Chamerion angustifolium</i> (<i>Calamagrostis lapponica</i>) – <i>Ceratodon purpureus</i> – <i>Peltigera aphthosa</i>
Г09	64°14'41.2" с.ш., 100°09'47.7" в.д.	Северо-западная	4–5	205	Курумник	<i>Duscheckia fruticosa</i> (<i>Larix gmelinii</i>) – <i>Ledum palustre</i> (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) – <i>Ceratodon purpureus</i>
Г93	64°19'45.6" с.ш., 100°13'53.4" в.д.	Юго-восточная	3–4	218	Слабовыраженный	<i>Larix gmelinii</i> (<i>Betula pendula</i>) – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (<i>Ledum palustre</i> , <i>V. uliginosum</i>) – <i>Polytrichum piliferum</i> – <i>Cladonia cornuta</i>

пользовали показатели возрастной структуры подроста лиственницы.

Определение типов жизненных стратегий растений живого напочвенного покрова проводилось по классификации Л.Г. Раменского (1938; цит. по Миркин, Наумова, 2012) с уточнениями для мхов по (Сакович, Рыковский, 2012).

Для изучения процесса восстановления сообществ раковинных амёб после пожара на гарях отбиралось по 4–6 проб подстилки с площади 20 × 20 см каждая, по 2–3 на каждом элементе микрорельефа. Для каждой точки отбора проведено измерение температуры подстилки во время отбора проб. Естественная влажность субстрата определена путем взвешивания проб в сыром виде и после высушивания до воздушно-сухого состояния в лаборатории. Подготовка проб к ризоподному анализу проводилась по стандартной методике: 10 г влажного образца помещали в колбу на 100–150 мл, заливали произвольным количеством воды и оставляли на сутки, далее хорошо встряхивали и пропускали через сито с размером ячейки 0.25 мм для отделения крупных растительных остатков. Фильтрат отстаивали сутки, затем надосадочную жидкость сливали, доводили объем осадка до 10 мл (Гельцер и др., 1985). Пробы водной суспензии просматривали под микроскопом “Микромед 2” при увеличении ×200 и ×400. Определение видов раковинных амёб осуществлялось при помощи практических руководств (Гельцер и др., 1985; Мазей, Цыганов, 2006). В каждой пробе было идентифицировано не менее 300 экземпляров раковинок (за исключением свежей гари – Г15, год отбора – 2016, отличающейся наименьшей относительной плотностью раковинных амёб, где было идентифицировано

100 амёб). Полученные величины пересчитаны на 1 г воздушно-сухого вещества (экз г⁻¹ в.с.в.).

Статистическая обработка данных проводилась с помощью стандартного статистического пакета Excel. Для оценки достоверности различий между средними значениями использовался однофакторный дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На лиственничных гарях в Центральной Эвенкии режим увлажнения и температурный режим в микропонижениях более благоприятен для растений, чем на микроповышениях (Пряушкин и др., 2000; Абаимов и др., 2001; Зырянова и др., 2008), поэтому на гари Г15 именно эрозионные борозды послужили инициальными местообитаниями, в которых происходило наиболее активное развитие пионерных видов растений.

На следующий год после пожара растительный покров гари был чрезвычайно разрежен (общее проективное покрытие (ОПП) <1%). В бороздах отмечалось развитие пиропитных пионерных видов-эксплерентов – печеночника маршанции многообразной (*Marchancia polymorpha* L.), слоевища которого местами сплошь покрывали их дно, хохлатки сибирской (*Corydalis sibirica* (L. f.) Pers.), малины сахалинской (*Rubus sachalinensis* Levl.), шиповника (*Rosa acicularis* Lindley). Всходы иван-чая (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub.), а также вейник (*Calamagrostis lapponica* (Wahlb.) Hartm.), отрастающий от сохранившихся после пожара корневых, не имели приуроченности к конкретным элементам нанорельефа, встречаясь как по бороздам, так и вне их. Малина сахалинская, по-видимому, возобновлялась из почвенно-

го банка семян. Действительно, близкий вид малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), известна своей способностью формировать долговременные почвенные банки семян, что обуславливает активное заселение ею гарей в зоне хвойных бореальных лесов (Марков, 2012). Густота всходов малины была в 4 раза больше, чем шиповника, и составляла 4.2 тыс. шт. га⁻¹, однако из-за небольших размеров растений общее проективное покрытие составляло менее 1%.

На второй год после пожара общее проективное покрытие растений достигло 50–55%. Началось зарастание бугров-микроповышений за счет развития плотных куртин пиропитного листоватого мха *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (проективное покрытие (ПП) = 5–10%), а также иван-чая (ПП = 15–20%) и вейника (ПП = 10–15%). К концу третьего года эти виды сохранили доминирующие позиции, общее проективное покрытие растений увеличилось до 60–70%, сформировалась вейниково-кипрейная гарь. К этому моменту сформировалась рыхлая подстилка мощностью до 2 см, состоящая преимущественно из опавших сухих коробочек иван-чая, выполняющая роль мульчи.

Ольховник (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar), который является важнейшим компонентом зрелых листовенников, в первый год единично отращивал от сохранившихся жизнеспособности корневищ, однако, побеги были слабыми и в дальнейшем погибли. Черная смородина (*Ribes nigrum* L.) зафиксирована единично на второй послепожарный год. К третьему году видовой состав подлесочных пород на гари не изменился, но проективное покрытие шиповника и малины увеличилось до 5 и 10% соответственно. Оба вида плодоносили.

Размещение всходов и подростов древесных пород на гари крайне неравномерно, значения коэффициентов вариации достигают 130–150%, поэтому статистически достоверные различия густоты подростов по годам отсутствуют. Всходы *Larix gmelinii* как в первый послепожарный год, так и в дальнейшем обнаруживались исключительно в бороздах-микропонижениях. В первый год были зафиксированы только всходы густотой 1.75 тыс. шт. га⁻¹ (рис. 1). На второй год появилась категория подростов (1.5 тыс. шт. га⁻¹), а количество всходов составило 7 тыс. шт. га⁻¹. На третий год было обнаружено около 6 тыс. шт. га⁻¹ подростов, однако, всходы листовенницы полностью отсутствовали. Таким образом, в третьем послепожарном году на гари 2015 года абсолютно доминировало (92%) поколение листовенничного подростов, появившееся через два года после пожара.

Одновременно с листовенницей наблюдалось и семенное возобновление березы, всходы которой обнаруживались тоже только в бороздах. В первый послепожарный год густота всходов березы

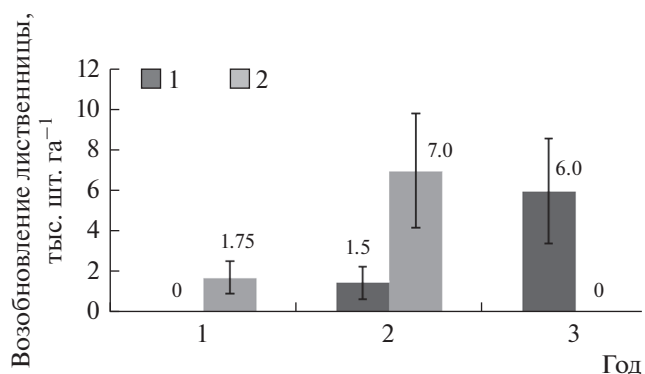


Рис. 1. Динамика естественного возобновления лиственницы на гари Г15 (1–3-й годы после пожара). На рис. 1 – подрост 2 – всходы.

была такой же, как и у лиственницы, и составляла 1.75 тыс. шт. га⁻¹. Однако на второй год практически все однолетние растения погибли, и вновь появились всходы – около 750 шт. га⁻¹. На третий год процесс естественного возобновления березы протекал слабо – количество всходов и подростов было менее 1 тыс. шт. га⁻¹.

Параллельно с восстановлением растительности шел процесс заселения гари раковинными амебами. В первый послепожарный год комплекс раковинных амеб в субстрате из озоленной подстилки включал всего 5 видов, относительная плотность тоже была очень низкой – 50–52 экз г⁻¹ в.с.в. (рис. 2). Численно доминировали эврибионты с мелкими (менее 45 мкм) филозными раковинками (рис. 3): *Trinema lineare* (64%) и *Corythion dubium* (21%), *Corythion orbicularis* (7.5%), единично отмечен мелкий педобионт *Schoenbornia humicola* (1.6%) и один гидрофильный сфагно-бриобионт с крупной раковинкой *Placocista glabra* (5.9%). Присутствие мелких форм в целом типично для горевших биотопов (Turner, Swindles, 2012; Малышева и др., 2014; Курьина, Климова, 2016; Смолянинова, Гренадерова, 2018), так как на “черных гаях” в результате резкого уменьшения альбедо происходит сильное прогревание и иссушение субстрата. Это способствует развитию преимущественно мелких, быстро размножающихся ксерофилов, довольствующихся мельчайшими запасами влаги, раковинки которых легко разносятся ветром и не требуют морфологических адаптаций к условиям среды (Lousier, 1974; Корганова, 1977), что в целом характерно для эксплерентов. Кроме того, известно, что *Trinema lineare* и *Schoenbornia humicola* широко распространены в ландшафтах высоких широт северного полушария (Bobrov, Wetterich, 2012).

Присутствие вида *Placocista glabra* – крупной гидрофильной амебы – может быть связано с пятнами маршанции, слоевища которой удержи-

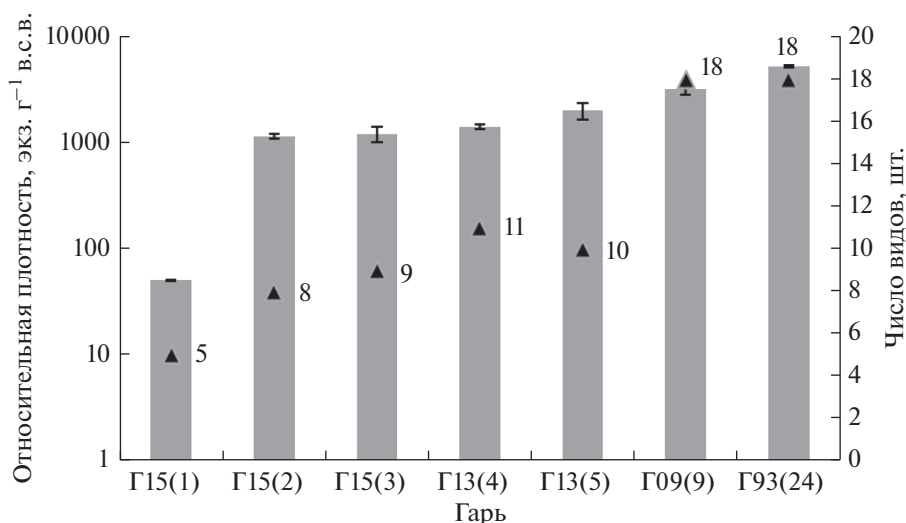


Рис. 2. Относительная плотность и число видов раковинных амб на гарях разного возраста. На рис. 2–3 в скобках указано число лет после пожара.

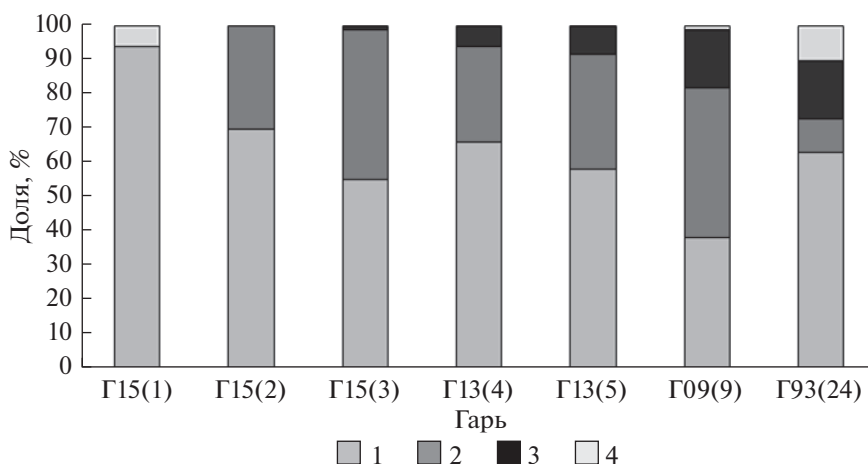


Рис. 3. Соотношение экологических групп раковинных амб на гарях разного возраста. На рис. 1 – филзные, эврибионты, 2 – лобозные, эврибионты, 3 – мезофильные, 4 – гигрофильные.

вают влагу и местами сплошь покрывают дно эрозионных борозд.

На второй год после пожара число видов раковинных амб возросло до 8, а относительная плотность увеличилась более чем в 20 раз и составила в среднем 1160 экз г⁻¹ в.с.в. В этот год также доминировали мелкие виды, их доля составила 70%. Однако резко увеличилось (до 30%) относительное обилие более крупных (лобозных) форм (*Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*), относящихся к эврибионтам, способным переживать периоды иссушения в почве (Гельцер и др., 1985; Мазей, Цыганов, 2006).

На третий год после пожара видовое богатство сообществ раковинных амб увеличилось незна-

чительно и составило 9 видов, однако, существенно изменилась видовая структура. Мелкие эврибионтные формы сохранили доминирующие позиции, но их доля сократилась до 55%, зато участие лобозных форм увеличилось до 45%, в том числе единично встречены ксеро-мезофильные *Padaungiella lageniformis* (бриобионт) и *Cyclopyxis kahli* (брио-педобионт).

Известно, что среди абиотических факторов, влияющих на распределение раковинных амб, ведущее значение принадлежит влажности (Louisier, 1974). Предполагалось, что более высокое видовое разнообразие и плотность будут наблюдаться именно в микропонижениях - эрозионных бороздах, где фиксировалось повышенное значе-

ние естественной влажности субстрата (66% против 45% на буграх). Однако анализ распределения амеб по элементам микрорельефа показал, что максимальная плотность (1340 экз г⁻¹ в.с.в.) была отмечена на поверхности бугра, где наблюдалось и максимальное видовое богатство (8 видов). В эрозионных бороздах плотность составила в среднем 1140 экз г⁻¹ в.с.в. и было обнаружено всего 5–6 видов. Статистически достоверные различия отсутствуют. Ранее (Абаимов и др., 2001) указывалось, что на буграх в подстилке температура на 3–5°C выше, чем в понижениях. Действительно, различия температур в день отбора проб на поверхности бугра и борозды составили 4°C (27°C и 23°C соответственно), а на границе с органо-минеральным слоем – 2.1°C (16.3°C и 14.2°C). Таким образом, несмотря на повышенную влажность, периодический вынос субстрата и более низкие температуры в борозде, возможно, не способствуют созданию благоприятных трофических условий для амеб.

Гарь Г13 в 2016 году была трехлетней и имела типичный для этой стадии вейниково-кипрейный живой напочвенный покров (ОПП = 85–90%) со значительным участием *Ceratodon purpureus* (ПП = 40–45%). В последующие 2 года происходило внедрение новых видов травянистых растений с более патиентной стратегией (*Carex media* R. Br., *Equisetum scirpoides* Michx.), появился первый представитель листоватых лишайников – *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.), проективное покрытие которого было весьма значительным – до 5–10%. Представители рода *Peltigera* наряду с трубчатymi и бокальчатыми лишайниками отмечают в качестве индикаторов начальных стадий постпирогенных сукцессий в лиственничниках лесотундры Западной Сибири (Морозова и др., 2007; Замараева, 2012). При этом *Peltigera* преимущественно осваивает куртинки цератодона, где задерживается влага. Кустарнички (*Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.) – типичные доминанты напочвенного покрова развитых лиственничников – последовательно увеличивали обилие, и к 2018 году их суммарное проективное покрытие составило 10–15%, доминировала брусника.

Видовой состав подлесочных пород на гарь Г13 включает единичные особи ольховника вегетативного происхождения из допожарной генерации, малину, шиповник, а также иву (*Salix phylicifolia* Pall.), проективное покрытие которой к пятому послепожарному году составило 5–7%.

Естественное возобновление лиственницы на гарь Г13 протекало весьма успешно. Густота ее подроста к моменту начала наблюдений составляла около 15 тыс. шт. га⁻¹ (рис. 4). Однако сложные гидротермические условия, характерные для первых стадий зарастания “черных гарей” (Зыря-

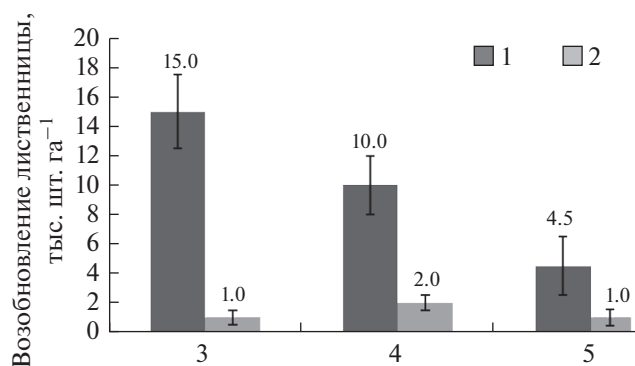


Рис. 4. Динамика естественного возобновления лиственницы на гарь Г13 (3–5-й год после пожара). См. пояснения к рис. 1.

нова и др., 2008), приводят к гибели части молодых растений. Так, густота подроста лиственницы в течение последующих двух лет снижалась на 5–6 тыс. шт. га⁻¹ ежегодно и к пятому послепожарному году составляла всего около 4.5 тыс. шт. га⁻¹ (различия статистически достоверны, $F_{ф} > F_{крит}$). При этом процесс естественного возобновления не прекращался – ежегодно на пробной площади фиксировалось 1–2 тыс. шт. га⁻¹ всходов лиственницы.

Возрастная структура лиственничного подроста отражает динамику его появления на гарь. В составе подроста на пятилетней гарь (Г13) преобладают особи 3-летнего (31%) и 4-летнего (56%) возраста. Это поколения, появившиеся в течение первых двух послепожарных лет. В дальнейшем условия для сохранения подроста на гарь, по-видимому, ухудшились – доля 1–2-летних растений в совокупности составляет лишь 12%. Береза возобновляется слабо, ее подрост единичен.

Процесс послепожарного восстановления растительного покрова сопровождается увеличением мощности (до 2 см) и степени разложения подстилки, которая на этой стадии еще не дифференцирована на подгоризонты, однако улучшает условия влагообеспеченности для нанофауны. Спустя 4–5 лет после пожара на гарь Г13 видовое богатство раковинных амеб увеличилось до 10–11 видов, а относительная плотность превысила 2000 экз. г⁻¹ в.с.в. (рис. 2). На этой стадии отмечается стабильное (6–8%) участие мезофильных видов (например, *Nebela tincta*, *Padaungiella lageniformis*) в составе сообществ (рис. 3).

В живом напочвенном покрове 9-летней гарь (Г09) еще сохранились виды, свидетельствующие о пирогенном происхождении сообществ: довольно обильны *Rubus sachalinensis*, *Ceratodon purpureus*, *Chamerion angustifolium*. Однако доминирующую роль играют кустарнички (особенно *Ledum palustre*), что свидетельствует о начале восстановления характерных для данного региона кустар-

ничково-зеленомошных лиственничников. В составе моховой синузиды доминируют пирофитные *Ceratodon purpureus* и *Polytrichum juniperinum* Hedw., однако в небольшом обилии (ПП = 1–2%) появляются виды, характерные для зрелых сообществ — *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *A. turgidum* (Wahlenb.) Schwägr., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr. При этом типичные для зрелых лиственничников доминанты, например, бриовиолент *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., еще отсутствуют. Лишайники немногочисленны и представлены преимущественно листоватыми и бокальчатыми формами.

Видовой состав подлеска включает те же виды, что и на пятилетней гари, но доминирующая роль переходит к ольховнику (проективное покрытие около 5%).

Послепожарное возобновление лиственницы приурочено к участкам между камнями, микропонижениям. Густота подроста составила 28 тыс. шт. га⁻¹, при этом всходы зафиксированы не были. Анализ возрастной структуры подроста показал, что особи, появившиеся на гари в первый-второй послепожарные годы, единичны и на данный момент уже вышли из категории подроста, сформировав молодой древостой высотой около 3 м. В структуре естественного возобновления на данной гари преобладают 3–4-летние особи, появившиеся на пятый и шестой послепожарные годы, после чего естественное возобновление резко пошло на спад — доля поколений седьмого-восьмого послепожарных лет составляет менее 10%. Береза в составе естественного возобновления занимает незначительное место — около 1 тыс. шт. га⁻¹ при средней высоте 0.7 м.

В ходе пирогенной сукцессии на Г09 в микропонижениях увеличилась мощность подстилки (до 3 см) и стал заметным подгоризонт F. В сообществе раковинных амёб общее число видов достигло 18, среди них *Euglypha rotunda*, *E. strigosa glabra*, *E. tuberculata*, *Alabasta militaris*, *Nebela wailei*, *Trigonopyxis arcuata*, средняя относительная плотность тоже существенно увеличилась и достигла 3228 ± 380 экз. г⁻¹. в.с.в. Значительная доля мезо- и гигрофильных видов (рис. 3) может быть обусловлена не только накоплением органики, но и большей влажностью субстрата, характерной для склонов северных экспозиций.

Растительный покров 25-летней гари (Г93) отличается мозаичностью. В живом напочвенном покрове доминируют типичные для зрелых северо-таежных лиственничников кустарнички, однако восстановления типичного мохово-лишайникового яруса еще не произошло, сообщество находится на стадии пирофитных мхов и шиловидных и бокальчатых лишайников. На сильно прогоревших участках развиты микроассоциации из пирофитных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperi-*

num Hedw.) и лишайников (*Peltigera aphthosa*, *Cladonia cornuta* (L.) Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr.), на сохранившихся лучше — зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* Sw.) с *Empetrum nigrum* L. и кустистыми лишайниками (*Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell). Характерно полное отсутствие типичного для лиственничников подлеска из ольховника.

Большинство авторов (Цветков, Цветкова, 1995; Прокушкин и др., 2000; Зырянова и др., 2008) отмечают, что возобновительный процесс в послепожарных лиственничниках продолжается в первые 7–10 лет и затем затухает, что обуславливается преимущественно восстановлением на гари зеленомошно-кустарничкового растительного покрова. Однако на гари Г93 процесс естественного возобновления продолжался значительно дольше. Густота подростка лиственницы в момент учета составила около 2 тыс. шт. га⁻¹. В составе подростка обнаружены особи от 4-летнего до 11-летнего возраста, представленные приблизительно в равных долях (около 15%). Таким образом, в настоящее время на этой гари в составе естественного возобновления присутствуют поколения лиственницы, появившиеся в период с 14 по 21-й послепожарные годы, причем по площади он распределен крайне неравномерно.

В сообществе раковинных амёб на гари Г93 спустя 24 года после пожара общее число видов составило 18, а средняя относительная плотность достигла 5320 ± 110 экз. г⁻¹. в.с.в. (рис. 2).

Мозаичность растительного покрова обуславливает своеобразие комплекса доминантов сообщества раковинных амёб, включающего наряду с преимущественно ксерофильными *Corythion dubium*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema complanatum*, и ксеро-мезофильные *Nebela tinctoria*, *Assulina seminulum*. В микробиотопах с преобладанием плевроциума, брусники и багульника отмечается участие влаголюбивых видов *Arcella vulgaris*, *A. jurassica*, *Euglypha strigosa glabra*. Тем не менее доминантами (63%) по-прежнему являются ксерофильные виды, что можно объяснить летним иссушением мохово-лишайникового яруса и подстилки северных редколесий (Софронов, Волокитина, 1996).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На начальных этапах заселения “черных гарей” в сообществах растений и раковинных амёб абсолютно доминируют виды-эксплеренты. Это бриоэксплеренты *Marchancia polymorpha*, *Ceratodon purpureus*, травы *Corydalis sibirica*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis lapponica*, кустарник *Rubus sachalinensis*. В сообществах раковинных амёб отмечены мелкие филозные эврибионты: *Trinema lineare*, *Corythion dubium*.

При заселении свежих гарей с выраженным микрорельефом инициальными местообитаниями для большинства видов растений служат эрозионные борозды, тогда как пионерные сообщества раковинных амёб могут интенсивнее заселять бугры-микрорповышения.

Интенсивность и характер естественного возобновления лиственницы Гмелина зависят не только от возраста гари, но и от комплекса складывающихся на ней эдафо-ценотических условий. Наиболее интенсивно возобновительный процесс протекает в первые 2–3 года после пожара. В дальнейшем интенсивность естественного возобновления резко снижается, но оно может продолжаться до 7–8 и даже до 20 лет.

В ходе восстановительной постпирогенной сукцессии в живом напочвенном покрове пионерные растения-эксплеренты постепенно вытесняются видами с патиентной и виолентной стратегиями, способными длительно удерживать свои позиции в сообществах. Через промежуточную стадию брусники, пирогенных долгомошников (*Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*), листоватых (*Peltigera aphthosa*), шиловидных и бокальчатых (*Cladonia cornuta*, *C. fimbriata*) лишайников восстанавливается господство типичных для зрелых северотаежных лиственничников зеленых мхов-бриовиолентов (*Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre* и др.) и кустарничков (*Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*).

Развитие растительного покрова и подстилки на гарях, сопровождающееся улучшением гидро-термического режима, вызывает изменения в структуре сообществ раковинных амёб, выражающееся в появлении более влаголюбивых форм. На старых гарях мозаичность растительного покрова обуславливает существование широкого спектра морфо-экологических групп амёб – от мелких ксерофильных до крупных влаголюбивых форм.

Авторы благодарят доцента кафедры водных и наземных экосистем Сибирского федерального университета (г. Красноярск), канд. биол. наук И.П. Филиппову за помощь в определении мхов и лишайников, научного сотрудника Лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск), канд. биол. наук И.В. Курьину за консультации при выполнении ризоподного анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А. Эколого-фитоценотическая оценка воздействия пожаров на леса криолитозоны Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. 1996. № 1. С. 51–60.

Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., Каверзина Л.Н. Особенности формирования и функционирования лиственничных лесов на мерзлотных почвах // Лесоведение. 1997. № 5. С. 13–23.

Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., Каназава Ю., Такахаши К. Экологическая и лесообразующая роль пожаров в криолитозоне Сибири // Там же. 2001. № 5. С. 50–59.

Безкорвайная И.Н., Борисова И.В., Климченко А.В., Шабалина О.М., Захарченко Л.П., Ильин А.А., Бескровный А.К. Влияние пирогенного фактора на биологическую активность почв в условиях многолетней мерзлоты (Центральная Эвенкия) // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2017. № 9. С. 181–189.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Практическое руководство по идентификации почвенных тестаций. М.: Изд-во МГУ, 1985. 84 с.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Определитель почвообитающих раковинных амёб (практическое руководство). М.: Изд-во МГУ, 1995. 88 с.

Замараева Т.А. Возобновление шиловидных и бокальчатых лишайников после пожаров в лиственничных лесах лесотундры Западной Сибири // Вестник Тюменского государственного университета. 2012. № 6. С. 104–108.

Зырянова О.А., Абаимов А.П., Чихачёва Т.Л. Влияние пожаров на лесообразовательный процесс в лиственничных лесах севера Сибири // Лесоведение. 2008. № 1. С. 3–10.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. Т. 1. С. 1–608; Т. 2. С. 611–960.

Количественные методы в почвенной зоологии / Отв. ред. Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. М.: Наука, 1987. 290 с.

Корганова Г.А. Адаптационные особенности почвообитающих раковинных амёб (Protozoa, Testacida) // Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977. С. 82–102.

Коротков И.А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. Алексеева В.А., Бердси Р.А. – Красноярск: Изд-во Института леса СО РАН, 1994. С. 29–47.

Курьина И.В., Климова Н.В. Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. 2016. Серия Биология. С. 161–181.

Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 300 с.

Мальшева Е.А., Цыганов А.Н., Бабешко К.В., Новенко Е.Ю., Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в болотных экоси-

- стемах Мордовского государственного природного заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск: Пушта, 2014. Вып. 12. С. 330–336.
- Марков М.В. Популяционная биология растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 387 с.
- Методы изучения лесных сообществ / Отв. ред. Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургский государственный университет, 2002. 240 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
- Морозова Л.М., Эктова С.Н., Рябцева Н.Ю. Восстановление растительного покрова на гарях в зоне лесотундры // Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. Салехард. 2007. Вып. 6(50). Ч. 1. С. 17–32.
- Пономарев Е. И., Харук В.И. Горимость лесов Алтае-Саянского региона в условиях наблюдаемых изменений климата // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 38–46.
- Прокушкин С.Г., Абаимов А.П. Толерантность лиственницы Гмелина к гипотермии // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 196–202.
- Прокушкин С.Г., Сорокин Н.Д., Цветков П.А. Экологические последствия пожаров в лиственничниках северной тайги Красноярского края // Лесоведение. 2000. № 4. С. 9–15.
- Прокушкин С.Г., Бугаенко Т.Н., Прокушкин А.С., Шкикунов В.Г. Сукцессионная трансформация растительного и почвенного покрова на солифлюкционных площадях в криолитозоне Центральной Эвенкии // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 1. С. 95–104.
- Сакович А.А., Рыковский Г.Ф. Анализ жизненных стратегий мохообразных в составе бриофлоры фортификаций линии Молотова (Гродненский район) // Актуальные проблемы экологии: Матер. VIII междунар. науч.-практич. конф. (Гродно, 24–26 октября 2012 г.). Гродно: Гродненский гос. университет, 2012. Ч. 1. С. 63–65.
- Смолянинова С.Э., Гренадерова А.В. Сообщества раковинных амеб в подстилке сосняков Юкеевского лесничества после воздействия пожара // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2018. № 5. С. 307–313.
- Софронов М.А., Волокитина А.В. Пожары растительности в зоне северных редколесий // Сибирский экологический журнал. 1996. № 1. С. 43–49.
- Флора Сибири. Новосибирск: Наука. 1988. Т. 1. С. 200; 1990. Т. 2. С. 361; 1990. Т. 3. С. 280; 1987. Т. 4. С. 250; 1992. Т. 5. С. 312; 1993. Т. 6. С. 310; 1994. Т. 7. С. 312; 1988. Т. 8. С. 200; 1994. Т. 9. С. 280; 1996. Т. 10. С. 254; 1997. Т. 11. С. 296; 1996. Т. 12. С. 208; 1997. Т. 13. С. 472; 2003. Т. 14. С. 188.
- Харук В.И., Пономарев Е.И. Пространственно-временная горимость лиственничников Центральной Сибири // Экология. 2017. № 6. С. 413–419.
- Цветков П.А. Возобновление на гарях в лиственничниках Центральной Эвенкии // Лесоведение. 1990. № 1. С. 62–67.
- Цветков П.А., Сорокин Н.Д., Прокушкин С.Г., Каверзина Л.Н., Сорокина О.А., Цветкова Г.М. Эдафические условия и лесовосстановление после пожаров в лиственничниках Эвенкии // Там же. 2001. № 2. С. 16–21.
- Цветков П.А., Цветкова Г.М. Послепожарное возобновление в северотаежных лиственничниках // Лесн. хоз-во. 1995. № 6. С. 44–47.
- Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S.G., Koike T., Matsuura Y. Forest Ecosystems of the cryolithic zone of Siberia; regional features: mechanisms of stability and pyrogenic changes // Eurasian Journal of Biosciences Foundation for Environmental Protection and Research. 2000. № 1. P. 1–10.
- Auclair A.N. D., Carter T.B. Forest wildfires as a recent source of CO₂ at northern latitudes // Canadian Journal of Forest Research. 1993. V. 23. № 8. P. 1528–1536.
- Bobrov A.A., Wetterich S. Testate amoebae of arctic tundra landscapes // Protistology. 2012. V. 7. № 1. P. 51–58.
- Fultz L.M., Moore-Kucera J., Dathe J., Davinic M., Perry G., Wester D. & Rideout-Hanzak S. Forest wildfire and grassland prescribed fire effects on soil biogeochemical processes and microbial communities: Two case studies in the semi-arid Southwest // Applied Soil Ecology. 2016. V. 99. P. 118–128.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J. The spatiotemporal pattern of fires in northern taiga larch forests of Central Siberia // Russian J. Ecology. 2005. V. 36. № 5. P. 302–311.
- Loupian E.A., Mazurov A.A., Flitman E.V., Ershov D.V., Korovin G.N., Novik V.P., Abushenko N.A., Altyntsev D.A., Koshchelev V.V., Tashchilin S.A., Taternikov A.V., Csiszar I., Sukhinin A.I., Ponomarev E.I., Afonin S.V., Belov V.V., Matvienko G.G., Loboda T. Satellite Monitoring of Forest Fires in Russia at Federal and Regional Levels // Mitigation & Adaptation Strategies for Global Change. 2006. V. 11. P. 113–145.
- Lousier J.D. Responce of soil testacea to soil moisture fluctuations // Soil Biology and Biochemistry. 1974. V. 6. № 4. P. 235–239.
- Schulze E.-D., Wirth C., Mollicone D., N. von Lüpke, Ziegler W., Achard F., Mund M., Prokushkin A., Scherbina S. Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers // Biogeosciences, 2012. V. 9. P. 1–17.
- Turner T.E., Swindles G.T. Ecology of testate amoebae in moorland with a complex fire history: implications for ecosystem monitoring and sustainable land management // Protist. 2012. V. 163. P. 844–855.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Bugaenko T.N., Bugaenko N.N. Recovery of Forest Vegetation After Fire Disturbance // Permafrost Ecosystems. Siberian Larch Forests. Springer Dordrecht Heidelberg London New York. Springer Science+Business Media B.V., 2010. P. 83–94.

Conjugated Dynamics of Vegetation and Testate Amoebae Associations Restoration on Burned-Out Areas in Central Evenkia Forests

O. M. Shabalina^{1, *}, A. V. Grenaderova¹, I. N. Bezkorovaynaya¹,
A. A. Krasilnikova¹, and A. V. Koshkarova¹

¹Siberian Federal University, Svobodny ave. 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia

*E-mail: oshabalina@sfu-kras.ru

The article discusses the main stages of the vegetation cover and communities of testate amoebae restoration on differently aged burned-out areas of larch forests in the northern taiga of Central Evenkia. It was shown that after strong persistent ground fires that completely destroyed the forest stand and the ground cover, a conjugated dynamics of vegetation and communities of testate amoebae can be observed, accompanied by a succession of exuberant species with predominantly patient and violent strategy species. The development of a vegetation cover and a litter layer on burnt-out areas, accompanied by an improvement in the hydrothermal regime, causes an expansion of the spectrum of morpho-ecological groups and the emerging of more moisture-loving forms in the cenoses of testate amoebae. The natural larch regeneration on “black burned-out areas” begins as early as the next year after the fire, however, it reaches its maximum in the second or third year. In the future, the process slows down significantly, but does not stop until the seventh or eighth year, and in some cases it can last up to 20 years or more.

Keywords: burned-out areas, Central Evenkia, successions, ground cover, testate amoebae, Dahurian larch, natural regeneration.

Acknowledgements: The work has been carried out within the financial support of RFBR (16-04-00796A “A response of the Central Siberia’s ecosystems’ soil biota on a total impact of climate change and the pyrogenic factor in permafrost conditions”), as well as partially within the framework of the “SUNRAISE” project financed within the Erasmus+ programme (586335-EPP-1-2017-1-DE-EPPKA2-CBHE-JP).

REFERENCES

- Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Ekologo-fitotsenoticheskaya otsenka vozdeistviya pozharov na lesa kriolitozony Srednei Sibiri (Ecological and phytocenotic assessment of the impact of fires on forests in the permafrost zone of Central Siberia), *Sibirskii Ekologicheskii zhurnal*, 1996, No. 1, pp. 51–60.
- Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Kanazava Y., Takakhashi K., Ekologicheskaya i lesobrazuyushchaya rol' pozharov v kriolitozone Sibiri (Ecological and forest-forming role of fires in Siberia permafrost zone), *Lesovedenie*, 2001, No. 5, pp. 50–59.
- Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Kaverzina L.N., Osobennosti formirovaniya i funktsionirovaniya listvennichnykh lesov na merzlotnykh pochvakh (Features of formation and functioning of larch forest in permafrost soils), *Lesovedenie*, 1997, No. 5, pp. 13–23.
- Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S.G., Koike T., Matsuura Y., Forest Ecosystems of the cryolithic zone of Siberia; regional features: mechanisms of stability and pyrogenic changes, *Eurasian Journal of Biosciences Foundation for Environmental Protection and Research*, 2000, No. 1, pp. 1–10.
- Auclair A.N. D., Carter T.B., Forest wildfires as a recent source of CO₂ at northern latitudes, *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, Vol. 23, No. 8, pp. 1528–1536.
- Beskrovnyi A.K., Vliyaniye pirogenogo faktora na biologicheskuyu aktivnost' pochv v usloviyakh mnogoletnei merzloty (Tsentral'naya Evenkiya) (The influence of pyrogenic factor on biological activity of soils under conditions of permafrost (Central Evenkia)), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, No. 9, pp. 181–189.
- Bobrov A.A., Wetterich S., Testate amoebae of arctic tundra landscapes, *Protistology*, 2012, Vol. 7, No. 1, pp. 51–58.
- Flora Sibiri* (Flora of Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1988, Vol. 1, p. 200; 1990, Vol. 2, p. 361; 1990, Vol. 3, p. 280; 1987, Vol. 4, p. 250; 1992, Vol. 5, p. 312; 1993, Vol. 6, p. 310; 1994, Vol. 7, p. 312; 1988, Vol. 8, p. 200; 1994, Vol. 9, p. 280; 1996, Vol. 10, p. 254; 1997, Vol. 11, p. 296; 1996, Vol. 12, p. 208; 1997, Vol. 13, p. 472; 2003, Vol. 14, p. 188.
- Fultz L.M., Moore-Kucera J., Dathe J., Davinic M., Perry G., Wester D. & Rideout-Hanzak S., Forest wildfire and grassland prescribed fire effects on soil biogeochemical processes and microbial communities: Two case studies in the semi-arid Southwest, *Applied Soil Ecology*, 2016, Vol. 99, pp. 118–128.
- Gel'tser Y.G., Korganova G.A., Alekseev D.A., *Opredelitel' pochvoobitayushchikh rakovinnnykh ameb (prakticheskoe rukovodstvo)* (Key to soil-living testate amoebas (practical guide)), Moscow: Izd-vo MGU, 1995, 88 p.
- Gel'tser Y.G., Korganova G.A., Alekseev D.A., *Prakticheskoe rukovodstvo po identifikatsii pochvennykh testatsii* (A practical guide to identifying soil testate amoebae), Moscow: Izd-vo MGU, 1985, 84 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., *Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii* (The mosses flora in Central Russia), Moscow: KMK, 2003, Vol. 1, pp. 1–608, Vol. 2, pp. 611–960.

- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., The spatiotemporal pattern of fires in northern taiga larch forests of Central Siberia, *Russian Journal of Ecology*, 2005, Vol. 36, No. 5, pp. 302–311.
- Kharuk V.I., Ponomarev E.I., Spatiotemporal characteristics of wildfire frequency and relative area burned in larch-dominated forests of Central Siberia, *Russian Journal of Ecology*, 2017, Vol. 48, No. 6, pp. 507–512.
- Kolichestvennyye metody v pochvennoi zoologii* (Quantitative methods in soil zoology), Moscow: Nauka, 1987, 290 p.
- Korganova G.A., Adaptatsionnye osobennosti pochvoobitayushchikh rakovinykh ameb (Protozoa, Testacida) (Adaptive features of soil-living testate amoebas (Protozoa, Testacida)), In: *Adaptatsiya pochvennykh zhivotnykh k usloviyam sredy* (Adaptation of soil animals for environmental conditions), Moscow: Nauka, 1977, pp. 82–102.
- Korotkov I.A., Lesorastitel'noe raionirovanie Rossii i republik 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.
- Kur'ina I.V., Klimova N.V., Soobshchestva rakovinykh ameb (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) v bolotnykh mestoobitaniyakh posle vozdeistviya pozharov (yug Zapadnoi Sibiri) (Testate amoebae assemblages (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) in bog habitats after effects of wild fires (south of Western Siberia)), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2016, No. 3, pp. 161–181.
- Loupian E.A., Mazurov A.A., Flitman E.V., Ershov D.V., Korovin G.N., Novik V.P., Abushenko N.A., Altyntsev D.A., Koshelev V.V., Tashchilin S.A., Tatarnikov A.V., Csiszar I., Sukhinin A.I., Ponomarev E.I., Afonin S.V., Belov V.V., Matvienko G.G., Loboda T., Satellite Monitoring of Forest Fires in Russia at Federal and Regional Levels, *Mitigation & Adaptation Strategies for Global Change*, 2006, Vol. 11, pp. 113–145.
- Lousier J.D., Responce of soil testacea to soil moisture fluctuations, *Soil Biology and Biochemistry*, 1974, Vol. 6, No. 4, pp. 235–239.
- Malysheva E.A., Tsyganov A.N., Babeshko K.V., Novenko E.Y., Mazei Y.A., Vidovoi sostav i struktura soobshchestv sfagnobiontnykh rakovinykh ameb v bolotnykh ekosistemakh Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika (Species composition and structure of communities of sphagnobiont testate amoebas in bog ecosystems of the Mordovia State Nature Reserve), *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. P.G. Smidoviicha.*, 2014, Vol. 12, pp. 330–336.
- Markov M.V., *Populyatsionnaya biologiya rastenii* (Population biology of plants), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 387 p.
- Mazei Y.A., Tsyganov A.N., *Presnovodnye rakovinye ameb* (Freshwater testate amoebas), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006, 300 p.
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti* (The current state of the fundamental concepts of the science of vegetation), Ufa: ANRB, 2012, 488 p.
- Morozova L.M., Ektova S.N., Ryabitseva N.Y., Vosstanovlenie rastitel'nogo pokrova na garyakh v zone lesotundry (Vegetation cover restoration on burnt-out areas in the forest-tundra zone), *Ekosistemy Subarktiki: struktura, dinamika, problemy okhrany*, 2007, Vol. 6 (50), No. 1, pp. 17–32.
- Ponomarev E.I., Kharuk V.I., Wildfire Occurrence in Forests of the Altai–Sayan Region under Current Climate Changes, *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, Vol. 9, No. 1, pp. 29–36.
- Prokushkin S.G., Abaimov A.P., Tolerantnost' listvenitsy Gmelina k gipotermii (*Larix gmelinii* tolerance to hypothermia), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 3–4, pp. 196–202.
- Prokushkin S.G., Bugaenko T.N., Prokushkin A.S., Shikunov V.G., Succession-driven transformation of plant and soil cover on solifluction sites in the permafrost zone of Central Evenkia, *Biology Bulletin*, 2010, Vol. 37, No. 1, pp. 80–88.
- Prokushkin S.G., Sorokin N.D., Tsvetkov P.A., Ekologicheskie posledstviya pozharov v listvennichnikakh severnoi taigi Krasnoyarskogo kraya (Environmental consequences of fires in larch forests of the northern taiga of the Krasnoyarsk Region), *Lesovedenie*, 2000, No. 4, pp. 9–15.
- Sakovich A.A., Rykovskii G.F., Analiz zhiznennykh strategii mokhoobraznykh v sostave brioflory fortifikatsii linii Molotova (Grodnskii raion) (Analysis of life strategies of bryophytes in the bryoflora of fortifications of the Molotov line (Grodno district)), *Actual problems of ecology*, Proc. of VIII International Research-to-Practice Conf., Grodno, October 24–26, 2012, Grodno: Grodnskii gos. universitet, Part 1, pp. 63–65.
- Schulze E.-D., Wirth C., Mollicone D., N. von Lupke, Ziegler W., Achard F., Mund M., Prokushkin A., Scherbina S., Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers, *Biogeosciences*, 2012, Vol. 9, pp. 1–17.
- Smolyaninova S.E., Grenaderova A.V., Soobshchestva rakovinykh ameb v podstilke sosnyakov Yukseevskogo lesnichestva posle vozdeistviya pozhara (Community structure of testate amoebae in the Yukseevo pine forests litter after wild fires (Krasnoyarsk region, Siberia)), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2018, No. 5, pp. 307–313.
- Sofronov M.A., Volokitina A.V., Pozhary rastitel'nosti v zone severnykh redkolesii (Vegetation fires in the northern sparse forests), *Sibirskii Ekologicheskii zhurnal*, 1996, No. 1, pp. 43–49.
- Tsvetkov P.A., Sorokin N.D., Prokushkin S.G., Kaverzina L.N., Sorokina O.A., Tsvetkova G.M., Edaficheskie usloviya i lesovosstanovlenie posle pozharov v listvennichnikakh Evenkii (Edaphic conditions and reforestation after

- fires in larch forests of Evenkia), *Lesovedenie*, 2001, No. 2, pp. 16–21.
- Tsvetkov P.A., Tsvetkova G.M., Poslepozharnoe vozobnovlenie v severotaezhnykh listvennichnikakh (Post-fire renewal in northern taiga larch forests), *Lesn. khoz-vo*, 1995, No. 6, pp. 44–47.
- Tsvetkov P.A., Vozobnovlenie na garyakh v listvennichnikakh Tsentral'noi Evenkii (Renewal on burnt areas in larch forests of Central Evenkia), *Lesovedenie*, 1990, No. 1, pp. 62–67.
- Turner T.E., Swindles G.T., Ecology of testate amoebae in moorland with a complex fire history: implications for ecosystem monitoring and sustainable land management, *Protist*, 2012, Vol. 163, pp. 844–855.
- Vostochnoevropейskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.
- Zamaraeva T.A., Vozobnovlenie shilovidnykh i bokal'chatykh lishainikov posle pozharov v listvennichnykh lesakh lesotundry Zapadnoi Sibiri (Renewal of subulate and cup-shaped lichen after fires in the larch forests of the forest-tundra of Western Siberia), *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2012, No. 6, pp. 104–108.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Bugaenko T.N., Bugaenko N.N., Recovery of Forest Vegetation After Fire Disturbance, In: *Permafrost Ecosystems. Siberian Larch Forests*, Springer Netherlands: Springer Science+Business Media B.V., 2010, pp. 83–94.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Chikhacheva T.L., Vliyaniye pozharov na lesoobrazovatel'nyi protsess v listvennichnykh lesakh severa Sibiri (The influence of fire on soil-formation in larch forests of Northern Siberia), *Lesovedenie*, 2008, No. 1, pp. 3–10.