

УДК 630:631.4+556

ВЛИЯНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ НА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ТОРФЯНЫХ ОЛИГОТРОФНЫХ ПОЧВ И ТОРФЯНО-ПОДЗОЛОВ ГЛЕЕВЫХ В БОЛОТАХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ СЫМ-ДУБЧЕССКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ (КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ)

© 2022 г. И. Д. Гродницкая^{a, *}, Л. В. Карпенко^a, О. Э. Пашкеева^a, Н. Н. Гончарова^b, В. В. Старцев^b, О. А. Батурина^c, А. А. Дымов^b

^aИнститут леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

^bИнститут биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

^cИнститут химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, Центр коллективного пользования “Геномика” СО РАН, пр-т Акад. Лаврентьева, 8, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: igrod@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 20.09.2021 г.

После доработки 30.11.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

Исследовали два участка (FHS1 и FHS2) торфяных олиготрофных почв (Fibric Histosols) и два участка (PZ1 и PZ2) торфяно-подзолов (Histic Podzols) болот, расположенных в окрестностях базы Среднеисейского стационара Института леса СО РАН. Показано, что пожары оказывали влияние на первоначальное заболачивание исследованных территорий. Отмечено, что пирогенные горизонты торфяных почв в целом были обогащены зольными элементами, но отличались между собой по содержанию С и N. Функциональная активность микробных сообществ исследованных почв низкая, что сказывается на содержании микробной биомассы и интенсивности дыхания. В пирогенных горизонтах из-за недостатка доступных органических веществ восстановление микробной активности происходит медленно. Таксономическая структура сообществ прокариот и грибов различалась между собой по участкам и горизонтам. Развитие бактерий и грибов в пирогенных горизонтах тесно связано с глубиной их залегания и временем прошедших пожаров. Прокариоты *Proteobacteria* и *Archaea* играют ведущую роль в освоении пирогенных горизонтов, количество их операционных таксономических единиц значительно больше, чем в непирогенных горизонтах, где доминируют *Acidobacteria*. Микобиомы участков FHS1 и FHS2 меньше по количеству операционных таксономических единиц и видовому разнообразию по сравнению с PZ1 и PZ2. Грибов больше в непирогенных горизонтах, в то время как в пирогенных их количество и биоразнообразие снижено. В состав микобиомов верхних пирогенных горизонтов входят особые группы карботрофных грибов, способных развиваться на углях.

Ключевые слова: Fibric Histosols, Histic Podzols, микробная биомасса, прокариотные и грибные сообщества

DOI: 10.31857/S0032180X22040098

ВВЕДЕНИЕ

Пожары в бореальных лесах Сибири являются естественным экологическим фактором развития современных лесных экосистем и направленности процессов почвообразования. Как отмечалось многими авторами, в результате пожаров существенно изменяются физико-химические и биологические свойства, водно-воздушный и гидротермический режимы почв, что увеличивает поверхностный сток и часто ведет к заболачиванию территории [1, 5, 11]. Пожары изменяют количество и стабильность органического вещества, что оказывает непосредственное влияние на биологические

свойства почв [17, 18, 20]. Биологическая активность почв обусловлена функционированием в них микробных сообществ и фауны, отвечающих за разложение почти всех (80–90%) органических соединений [18, 24]. Микроорганизмы играют фундаментальную роль в регуляции биогеохимических циклов в наземных экосистемах, отвечают за процессы почвообразования, определяют качество плодородия почв [4, 13, 16, 26]. Пирогенное воздействие на почву вызывает термическую деструкцию всей биоты [16–18]. Это приводит к уменьшению содержания органического вещества и изменению качества почвы, скорости минера-

лизационных процессов, влияет на состояние почвенных микробиомов и содержание микробной биомассы. В то же время есть сведения, что после пожаров низкой интенсивности содержание органического вещества почвы увеличивается из-за накопления частично сгоревшей растительности и способствует восстановлению микробной биомассы до прежнего допозарного уровня [17, 24].

Исследованию пирогенных воздействий на компоненты лесных экосистем, в том числе почв Сибирского региона, посвящено немало работ [1, 2, 5]. Среди них недостаточно исследований по оценке влияния постпирогенных процессов на химические и микробиологические свойства торфяных почв. Особый интерес для изучения влияния пожаров на такие почвы представляют собой болота между реками Сым и Дубчес (крупных левобережных притоков Енисея), которые в отличие от западносибирских аналогов мало изучены. История возникновения этих болот, возраст, растительность и стратиграфия некоторых из них описаны ранее [7]. Исследования, связанные с влиянием пожаров на формирование болот, оценкой возраста торфов, химические свойства, биологическую активность, количественный и качественный состав бактериобиомов и микобиомов в торфяных и пирогенных горизонтах почв среднетаежной подзоны Енисейского левобережья, приводятся впервые.

Цель работы — оценка влияния лесных пожаров на химические и микробиологические свойства торфяных олиготрофных почв и торфяно-подзолов северной части Сым-Дубчесского междуречья. Для этого определяли ботанический состав торфа и степень его разложения, возраст торфов методом радиоуглеродного датирования по ^{14}C , физико-химические свойства почв на исследованных участках болот, микробиологическую активность торфяных горизонтов, качественный состав бактериобиомов и микобиомов отдельных горизонтов торфяных почв.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследований. Территория исследований относится к Сымско-Дубчесскому среднетаежному кедрово-сосновому району и включает в себя Приенисейскую окраину Западно-Сибирской низменности в бассейнах рек Сыма и Дубчеса [3, 7]. Она расположена на второй надпойменной террасе Енисея высотой от 20 до 30 м и шириной от 15 до 20 км. Общая лесистость территории — 73%, наибольшая ее часть занята сосновыми борами зеленомошно-брусничными, зеленомошно-черничными, багульниковыми, которые наиболее сильно подвергаются природным лесным пожарам [1]. Заболоченность территории больше 35%, преобладают грядово-мочажинные

комплексы и сосново-кустарничково-сфагновые фитоценозы (сосновые ямы).

Исследования проводили в 2019 г. на торфяных олиготрофных почвах и торфяно-подзолах болотных участков, расположенных в окрестностях базы Среднеенисейского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (обсерватория ZOTTO, $60^{\circ}43' - 60^{\circ}51' \text{ N}$, $88^{\circ}57' - 89^{\circ}34' \text{ E}$). Объектами исследований были почвы верховых болот различной мощности: торфяные олиготрофные почвы Fibric Histosols: участки 1 (FHS1) и 3 (FHS2), и торфяно-подзолы Histic Podzols: участки 2 (PZ1) и 4 (PZ2) — сосняк кустарничково-сфагновый, пройденный пожаром в 2012 г.

На участках проводили детальные геоботанические описания и закладывали почвенные разрезы. Согласно [6], в состав торфяных почв включали верхний слой торфа, в котором расположена основная масса корней, нижележащую торфяную залежь и верхние горизонты минеральной почвы. Верхний аэрируемый слой торфа представляет собой современную стадию почвообразования, нижележащие слои — предшествующие стадии развития. Генетические горизонты торфяных почв выделяли по ботаническому составу торфа, степени его разложения и кислотности. В почвенных профилях всех участков на различной глубине обнаружены признаки пожаров (пирогенные слои). В настоящей работе приводим краткую характеристику современной растительного покрова непосредственно на участках болот и заболоченного сосняка, краткое морфологическое описание профилей заложенных разрезов.

Методы исследований. Образцы торфа для определения ботанического состава, степени разложения, радиоуглеродного возраста, физико-химических свойств и микробиологических анализов отбирали из разрезов послойно в соответствии с генетическими горизонтами из пяти точек. Интервал отбора образцов определяли визуально, по мере изменения морфологической структуры торфа (цвет, ботанический состав), но не менее чем через 20 см. Одновременно с отбором образцов визуально отмечали нахождение пирогенных прослоек и микро- и макрочастиц углей по глубине торфяной колонки. Затем образцы помещали в морозильную камеру при температуре минус 20°C и хранили до начала анализов.

Определение химических свойств почв. Кислотность торфов определяли с помощью Edge HI2002-02 pH-метра (Hanna Instruments, Румыния) с цифровым электродом ($\pm 0.01 \text{ pH}$) при соотношении почва: раствор (для подстилок — 1 : 25, для минеральных горизонтов — 1 : 2.5). Обменные катионы (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} , Na^{+}) экстрагировали 1 М $\text{CH}_3\text{COONH}_4$ на механическом экстракторе (Sampletek, Mavco Industries Inc., Lawrenceburg, США) согласно методическим рекомендациям [30]. Кон-

центрацию катионов определяли на ICP (ICP Spectro Ciros CCD, Spectro Al, Kleve, Германия). Емкость катионного обмена (cation exchange capacity – СЕС) рассчитывали по [30]. Степень насыщенности основаниями (base saturation – BS) – как отношение суммы обменных катионов к СЕС (%). Содержание органического углерода и азота определяли на элементном анализаторе EA-1110 (Carlo Erba) в ЦКП “Хроматография” Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Ботанический анализ торфа, степень его разложения и классификацию торфов выполняли общепринятыми в болотоведении методами [10, 12, 32]. В анализируемых слоях торфа визуально отмечали нахождение микрочастиц углей.

Возраст торфа по ^{14}C (14 образцов) определяли в аналитическом центре изотопных исследований ИМКЭС СО РАН жидкостно-сцинтилляционным методом с помощью спектрометра радиометра Quantulus (ТомЦКП СО РАН) (Томск). Калибровку радиоуглеродного возраста в календарный возраст торфов проводили с помощью программы CALIB REV-7.10. Основной периодизации голоцена послужили модели [14].

Для удобства исследований почвенных микробиомов торфяную залежь исследованных участков условно разделили на три зоны: аэробную – зону биологической активности (0–60 см), чередующихся окислительно-восстановительных условий (60–130 см) и анаэробнобиоза, где доступ кислорода ограничен (150–240 см) [3].

Дыхательную активность хемоорганотрофного микробного сообщества торфяных почв исследовали методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД), согласно методам [8, 15, 28] определяли биомассу гетеротрофных микроорганизмов (МБ), базальное дыхание (БД), микробный метаболический коэффициент (QR). Скорость продуцирования CO_2 определяли на газовом хроматографе Agilent Technologies 6890 N Network GC (США). Подробно методика определения СИД и БД описана в [3]. Микробную биомассу (МБ = $\text{C}_{\text{мик}}$) почвенного образца определяли согласно [28], путем пересчета скорости СИД по формуле:

$$\begin{aligned} \text{C}_{\text{мик}} &= \text{МБ (мкг С/г почвы)} = \\ &= 50.4 \text{ СИД (мкг С-}\text{CO}_2\text{/(г почвы ч))}. \end{aligned}$$

Микробный метаболический коэффициент (QR) рассчитывали по отношению БД/СИД [15]. Вклад микробного углерода ($\text{C}_{\text{мик}}$, %) в общее органическое вещество рассчитывали как $\text{C}_{\text{мик}}(\%) \times 100/\text{C}_{\text{орг}}$.

Выделение общей геномной ДНК проводили с помощью набора DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen) в соответствии с инструкциями производителя. Качество ДНК оценивали методом электрофореза в 1%-ном агарозном геле, а количество на Qubit

(Life Technologies) и Nanodrop (Thermo Fisher Scientific).

Определение прокариот и грибов. Для идентификации бактерий и архей использовали регион V4 гена 16S рРНК. Ампликоны получали с помощью праймеров 519F (5'-CAGCMGCCGCG-GTAATWC-3') и 806R (5'-GGACTACNVGG-GTWTCTAAT-3'), содержащих адаптерные последовательности (Illumina), линкер и баркод [21, 31]. Для анализа состава грибов использовали регион ITS2, амплификацию которого проводили праймерами ITS3 KYO2 (5'-GATGAAGAACG-YAGYRAA-3') и ITS4 (5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3'). Секвенирование вели на геномном секвенаторе MiSeq (Illumina) с использованием набора реагентов v3 (2 × 300, Illumina) в ЦКП “Геномика” (ИХБФМ СО РАН).

Полученные парные последовательности анализировали с помощью UPARSE скриптов, используя Usearch v11.0.667 [19]. Биоинформатическая обработка включала перекрывание парных ридов, фильтрацию по качеству и длине, учет одинаковых последовательностей, отбрасывание синглетонов, удаление химер и получение операционных таксономических единиц (ОТЕ) с помощью алгоритма кластеризации UPARSE.

Таксономическую принадлежность ОТЕ определяли с помощью SINTAX, используя в качестве референсов базы 16S RDP v16 [31] и ITS UNITE USEARCH/UTAX V.2018.11.18.

Для выявления зависимостей между микробиологической активностью исследуемых участков (FHS1, FHS2, PZ1 и PZ2) и химическими параметрами, ботаническим составом и степенью разложения торфов проводили дисперсионный и корреляционный анализы; коэффициенты корреляции (r) были значимы при $p < 0.05$ ($p < 0.01$). С помощью кластерного анализа определяли различия прокариотного и грибного микробиомов 4 участков торфяных почв по индексам биоразнообразия. Для подтверждения различий между химическими, микробиологическими параметрами исследуемых почв использовали метод главных компонент. При обработке полученных данных использовали программы Microsoft Excel 2003, Statistica 12, Past 3.25.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Характеристика растительности и почвенных профилей на исследованных участках болот. Участок FHS1 расположен на олиготрофной окрайке обводненного грядово-мочажинного аапа болота, залегающего в обширной депрессии на водоразделе рек Дубчеса и Хойбы (60°52'22" N; 89°24'16" E; высота 69 м над ур. м.). Разрез заложен на гряде. Растительность участка комплексная, олиготрофная. На кочках и грядах преобладают полидоми-

нантные кустарничково-сфагновые и кустарничково-морозово-сфагновые фитоценозы. Древесный ярус представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) высотой до 6.0 м. Общая мощность торфяной залежи составляет 430 см. В данной публикации представлены результаты по верхним 200 см. В профиле почвы выделены следующие генетические горизонты: ТО1–ТО10, которые различаются по ботаническому составу и степени разложения торфа. В горизонтах ТО1–ТО7 степень разложения торфа слабая и средняя (3–5 и 15–20%), торф бурого цвета из *Sphagnum fuscum*. На глубине 40–60 см редко встречались угли. Торфяная залежь верхового типа, полностью сложена топяными торфами моховой и травяно-моховой групп. Согласно [9], почва отнесена к торфяной олиготрофной. По международной классификации – Fibric Histosol [32].

Участок FHS2 находится в пределах небольшого по площади (около 0.7 га) верхового сосново-кустарничково-сфагнового болота, расположенного в замкнутой бессточной котловине между лесными гривами (60°48'47.2" N; 89°19'47.3" E; высота 124 м над ур. м.). Микрорельеф представлен кочками и небольшими мочажинами, занимающими около 5–10%. Растительный покров мозаичный, основную площадь занимает сосново-кустарничково-сфагновый фитоценоз. Древесный ярус, образованный болотной формой сосны обыкновенной, сильно разрежен (сомкнутость 0.1). Деревья разновозрастные и разновысотные (от 1 до 8 м). Подрост представлен сосной обыкновенной и сосной кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour). Состав растительности травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов аналогичен участку FHS1. Выделены следующие горизонты: ТО1–ТО2, ТО3–ТО5, ТО6–ТО11 (пушицево-сфагновый верховой торф), Т12руг, G – с глубины 240 см, подстилаемый влажным белесым песком, бесструктурный, с сизыми пятнами закиси железа. В основании залежи обнаружены угли – 10%. В горизонтах ТО1–ТО5 степень разложения торфа низкая и средняя (5–10 и 10–25%), в ТО6–ТО11 высокая (30–35%). Почва торфяная олиготрофная [9], по международной классификации [32] она отнесена к Fibric Histosol.

Участок PZ1 расположен на границе сосняка багульниково-сфагнового и верхового болота (60°44'53.8" N, 89°00'18.5" E, высота 121 м над ур. моря). Это заболоченный сосняк багульниково-сфагновый (200 × 200 м). Встречаются единичные остолопы и подсушины. Микрорельеф образован хорошо выраженными моховыми подушками из *Sphagnum fuscum* и мелкими западинами. Древостой представлен сосной, общая сомкнутость 0.1–0.2, высота 3–5 м, состав 10С. Травяно-кустарничковый ярус образован вересковыми кустарничками и осокой *Carex globularis* L., ОПП составляет 70%. Мхи представлены *Sphagnum fuscum*, *S. capillifolium*

(Ehrh.) Hedw., *S. angustifolium* (С.Е.О. Jensen ex Russow), ОПП – 100%. Разрез заложен в переходной части от болота к лесу. Вода в разрезе отмечается на глубине 20 см. В профиле почвы выделены следующие генетические горизонты: Т1, Т2–Т3, Труг, Eg, ВHg, ВСg. Горизонт Т1 представлен живым очесом, степень разложения слабая – 3–8%. В почве на границе с минеральными горизонтами четко диагностируется пирогенный слой, где анатомическое строение растений-торфообразователей не идентифицируется. Почва отнесена к торфяно-подзолу глеевому иллювиально-гумусовому [9], по международной классификации [32] – к Histic Podzol.

Участок PZ2 расположен в сосняке багульниковом (60°43'10.4" N, 89°17'47.7" E, высота 94 м над ур. моря), который горел в 2012 г. Древостой погиб практически полностью, встречаются единичные живые деревья. Общая сомкнутость древостоя – 0.2–0.3, высота – 20.0 м, состав 10С. Травяно-кустарничковый ярус образован болотными кустарничками и осокой (*Carex globularis*), ОПП – 65%. Мохово-лишайниковый ярус представлен *Sphagnum capillifolium* и *Polytrichum strictum*, ОПП – 50%. Разрез заложен с захватом живой сфагновой подушки и выгоревшего мха. Мощность живого сфагнома на свежем пирогенном горизонте – до 5 см. В профиле почвы выделены следующие генетические горизонты: Т1руг, Т2–Т3, Т4руг, Eg, ВHg, ВF2g, ВСg. Пирогенный горизонт Т1руг (0–1 см) характеризуется обилием обугленных частей напочвенного покрова (угли, сажа и продукты горения). В горизонтах Т2–Т3 разложение торфа низкое (10%), Т4руг – полностью выгорел. Уровень почвенно-грунтовых вод на 45 см. Почва отнесена к торфяно-подзолу глеевому иллювиально-гумусово-железистому (пирогенному) [9], по [32] – Gleyic Histic Podzol.

Возраст торфов. В торфяных разрезах, заложенных на исследованных участках, на различных глубинах отобрано 14 образцов для радиоуглеродного датирования по ¹⁴C. Установлено, что на участке FHS1 (200 см) процесс торфонакопления начался в первой половине бореального периода голоцена – 2405 калиброванных лет назад (кал. л. н.), а на участке FHS2 – в первой половине атлантического периода (~7535 кал. л. н.). Органогенные горизонты торфяно-подзолов более молодые. Их возраст на участке PZ1 составляет около 1810 кал. л. н., а на PZ2 – всего 560 кал. л. н. (табл. 1).

Выявлено, что в атлантическом (АТ) и суббореальном (SB) периодах исследуемые ландшафты имеют схожую историю палеопожаров. В субатлантическом периоде (SA) она различна. Максимальное содержание частиц угля наблюдается на двух глубинах торфяных горизонтов, датированных концом бореального (BO) и АТ периодов (от 6000 до 8370 кал. л. н.), а также в SA периоде

Таблица 1. Результаты радиоуглеродного датирования торфа

Лабораторный номер	Вид торфа	Глубина отбора образца, см	$^{14}\text{C}^*$, возраст, лет	Среднее вероятное значение**
FHS1				
ИМКЭС- ^{14}C 1926	Верховой, фускум	35–40	504 ± 65	1415 AD
ИМКЭС- ^{14}C 1920	Верховой, комплексный	40–60	418 ± 65	1494 AD
ИМКЭС- ^{14}C 1930	Верховой, фускум	100–120	1363 ± 65	665 AD
ИМКЭС- ^{14}C 1923	Переходный, пушицево-сфагновый	140–160	2040 ± 80	–61 BC
ИМКЭС- ^{14}C 1925	Переходный, медиум	180–200	2405 ± 95	–540 BC
FHS2				
ИМКЭС- ^{14}C 1925	Верховой, пушицево-сфагновый	60–70	1430 ± 120	602 AD
ИМКЭС- ^{14}C 1920	Пушицевый, переходный	107–108	2915 ± 115	–1119 BC
ИМКЭС- ^{14}C 1924	Пушицевый, переходный	120–130	4125 ± 95	–2702 BC
ИМКЭС- ^{14}C 1890	Пушицевый, переходный	160–170	4690 ± 130	–3452 BC
ИМКЭС- ^{14}C 181	Пушицевый, переходный	210–220	8050 ± 150	–6984 BC
ИМКЭС- ^{14}C 1897	Древесно-травяной, переходный	239–240	7535 ± 120	–6388 BC
PZ1				
ИМКЭС- ^{14}C 1918	Верховой, фускум	40–55	214 ± 70	1748 AD
ИМКЭС- ^{14}C 1923	Пирогенный слой	55–65	1810 ± 65	210 AD
PZ2				
ИМКЭС- ^{14}C 1894	Переходный торф	21–22	560 ± 110	1377 AD

* Калиброванный возраст; ** AD – нашей эры, BC – до нашей эры.

(от 2500 кал. л. н. до настоящего времени) [2]. Показано, что суббореал (SB) характеризуется существенно меньшим числом лесных пожаров по сравнению с атлантиком (AT), в котором среднегодовая температура воздуха была выше современной на 2–3°C. В торфяных почвах всех исследованных участков болот отмечено высокое содержание макроскопических частиц угля в нижних горизонтах. Полагаем, что пожары оказывали существенное влияние на процесс заболачивания территорий в их инициальной стадии.

Физико-химические свойства торфов. В почвах всех исследованных участков наибольшую кислотность отмечали в верхних слоях (0–60 см), которая снижалась по профилю. Торфяные олиготрофные почвы (FHS1 и FHS2) характеризуются сильнокислой и кислой реакцией среды ($\text{pH}_{\text{водн}}$ 3.3–5.0). В органогенных горизонтах торфяно-подзолов глеевых (PZ1 и PZ2) кислотность близка к олиготрофным почвам – ($\text{pH}_{\text{водн}}$ 3.8–4.0), минеральные горизонты менее кислые – от 4.8–5.9 (табл. 2). Для органогенных горизонтов всех разрезов характерна низкая зольность (массовая доля золы 1.2–5.9% на сухое вещество). Зольность минеральных горизонтов почв варьирует от 66.2

до 98.3%. Содержание $\text{C}_{\text{орг}}$ между разрезами различается слабо, а его величина по горизонтам колеблется от 47 до 54.5%, содержание азота (N) варьирует сильнее – от 0.56 до 3.10%. При этом в олиготрофной почве FHS2 в средней и нижней частях профиля более высокое содержание азота по сравнению с FHS1.

Содержание углерода в подзолистом горизонте E участков PZ1 и PZ2 снижается до минимума (0.35 и 0.2%) по сравнению с торфяными горизонтами. В иллювиальных горизонтах (BHF и BF) содержание $\text{C}_{\text{орг}}$ существенно увеличивается (до 13.8–19.0%) по сравнению с горизонтом E. В подстилающих горизонтах BCg количество углерода уменьшается по сравнению с вышележащими горизонтами. Такая же закономерность наблюдается с содержанием азота. Состав почвенного поглощающего комплекса исследуемых почв достаточно стабильный. В торфяных олиготрофных почвах участков FHS1 и FHS2 преобладает Ca^{2+} , его концентрация изменяется от 2.9 до 6.4 смоль (экв)/кг в разрезе FHS1 и 1.2–4.6 смоль (экв)/кг в разрезе FHS2. Содержание обменного магния составляет 2.2–3.2 (FHS1) и 0.5–1.8 (FHS2) смоль (экв)/кг. Содержание обменных K^+ и Na^+ в орга-

Таблица 2. Физико-химические свойства исследуемых почв

Гори- зонт	Глубина, см	pH _{водн}	С, %	N, %	Содержание обменных оснований, смоль(экв)/кг					BS*, %	ППП, %	Зольность, %
					Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	сумма			
Торфяная олиготрофная почва (FHS1)												
ТО1	0–20	3.9	47.9	0.67	4.57	2.16	2.35	0.16	9.24	8.20	97.9	2.0
ТО2	20–40	3.3	49.3	0.83	2.90	2.56	0.25	0.17	5.88	5.15	97.4	2.4
ТО3	40–60	3.7	46.0	0.84	5.50	2.72	0.17	0.15	8.54	7.15	98.2	1.6
ТО4	60–80	3.7	45.3	0.67	5.82	3.16	0.05	0.14	9.17	7.27	98.1	1.8
ТО5	80–100	3.9	47.7	0.83	5.48	2.85	0.05	0.13	8.51	7.14	98.3	1.6
ТО6	100–120	4.1	50.0	0.98	5.11	2.47	0.04	0.10	7.72	7.01	98.3	1.6
ТО7	120–140	4.0	45.6	0.56	6.39	2.95	0.05	0.12	9.51	8.17	98.7	1.2
ТО8	140–160	4.1	47.2	0.78	5.80	2.55	0.07	0.12	8.54	8.72	98.7	1.2
ТО9	160–180	4.1	46.3	0.72	5.87	2.55	0.05	0.11	8.58	8.05	98.4	1.4
ТО10	180–200	4.2	48.0	0.80	5.83	2.33	0.06	0.11	8.33	7.77	98.6	1.3
Торфяная олиготрофная почва (FHS2)												
ТО1	0–20	3.7	47.8	0.71	4.57	1.77	1.18	0.11	7.63	6.87	97.7	2.2
ТО2	20–40	4.1	49.8	1.55	4.18	1.40	0.31	0.14	6.03	6.82	97.9	1.9
ТО3	40–60	4.1	50.7	1.44	3.06	1.03	0.15	0.12	4.36	5.11	97.8	2.0
ТО4	60–80	4.3	51.9	1.41	2.75	0.93	0.15	0.12	3.95	4.66	97.8	2.0
ТО5	80–100	4.2	51.8	1.72	2.23	0.76	0.11	0.10	3.22	3.61	97.9	2.0
ТО6	100–120	4.6	52.5	2.06	1.61	0.57	0.12	0.11	2.41	3.09	98.5	1.4
ТО7	120–140	4.8	52.8	2.66	1.30	0.48	0.11	0.13	2.02	2.67	97.3	2.5
ТО8	140–160	4.7	52.8	2.80	1.17	0.46	0.09	0.11	1.83	2.77	97.8	2.1
ТО9	160–180	4.9	52.3	3.10	1.42	0.57	0.10	0.12	2.21	3.71	98.0	1.9
ТО10	180–200	5.0	51.5	2.70	2.54	0.99	0.13	0.17	3.83	5.55	95.8	3.9
ТО11	200–230	5.1	53.5	2.70	2.33	0.73	0.09	0.16	3.31	5.77	97.6	2.2
ТО12	230–235	5.2	53.3	2.10	2.85	1.12	0.09	0.13	4.19	6.10	93.6	5.9
Труг	235–240	4.9	25.8	0.88	2.10	0.96	0.21	0.06	3.33	8.15	31.3	66.2
G	240–260	4.8	2.7	0.13	1.57	1.14	0.24	0.04	2.99	25.82	5.3	92.9
Торфяно-подзол глеевый иллювиально-гумусовый (PZ1)												
T1	0–10	4.0	48.0	1.07	9.41	2.08	2.27	0.26	14.02	16.04	97.1	2.7
	10–30	4.1	46.0	0.96	9.09	2.42	1.35	0.40	13.26	14.05	95.8	3.8
T2	30–40	3.8	47.1	1.00	5.86	2.35	0.97	0.44	9.62	10.29	97.5	2.2
T3	40–55	3.9	46.9	1.10	5.00	2.16	0.98	0.32	8.46	9.48	96.8	2.9
Труг	55–65	4.6	36.9	0.71	0.72	0.16	0.15	0.02	1.05	2.27	26.0	71.4
Eg	65–75	5.5	0.35	0.02	0.02	0	0.02	0.01	0.05	7.20	0.3	99.7
BHg	75–90	5.0	13.8	0.47	0.13	0.02	0.06	0.04	0.25	1.64	6.8	91.7
BCg	90–↓	5.6	1.0	0.04	0.12	0	0.04	0.02	0.18	6.89	1.5	98.0
Торфяно-подзол глеевый иллювиально-гумусовый (PZ2)												
T1руг	0–1	4.6	53.2	1.74	6.78	1.33	1.29	0.06	9.46	10.53	95.0	4.1
T2	1–10	3.9	47.5	1.03	5.51	3.08	1.61	0.25	10.45	9.56	97.8	2.0
T3	10–22	4.0	49.2	1.21	1.91	1.62	1.06	0.24	4.83	5.45	95.6	4.0
T4руг	22–25	4.3	47.3	1.00	0.86	0.59	0.39	0.17	2.01	2.57	65.4	32.5
E	25–47	5.9	0.2	<0.01	0.02	0.01	0	0	0.03	19.05	0.1	99.9
BF1	47–60	5.2	19.0	0.45	0.12	0.03	0.02	0.01	0.18	1.14	7.2	90.5
BF2	60–75	5.3	2.5	0.05	0.06	0.04	0.01	0.01	0.12	3.15	2.0	97.3
BC	75–100	5.1	0.5	0.04	0.08	0.04	0.05	0.02	0.19	10.93	1.2	98.3

Примечание. BS – степень насыщенности основаниями, %; ППП – потери при прокаливании.

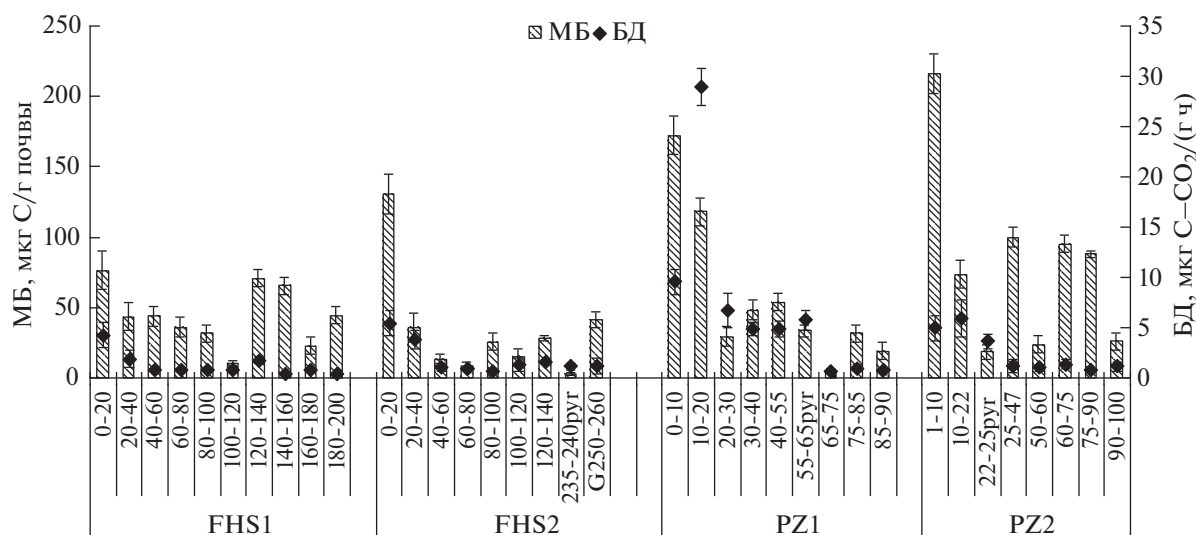


Рис. 1. Распределение микробной биомассы (МБ) и базального дыхания (БД) по профилю почв участков FHS1, FHS2, PZ1 и PZ2 Сым-Дубчесского междуречья (п. Зотино) (приведены средние значения, $n = 3$).

ногенных горизонтах (за исключением горизонтов Т0) не превышает 0.3 смоль (экв)/кг.

Органогенные горизонты торфяно-подзолов (PZ1 и PZ2) характеризуются более высокими концентрациями обменного Са: в PZ1 – 5.0–9.4, в PZ2 – 1.9–6.8 смоль (экв)/кг. Концентрации Mg^{2+} , K^+ и Na^+ в целом повторяют профильные закономерности распределения обменных катионов Са. Минеральные горизонты этих почв существенно отличаются от органогенных по концентрациям обменных катионов. Горизонты с пирогенными признаками имеют более высокое содержание обменных катионов, что в целом совпадает с ранее опубликованными данными [20, 23, 29], вероятно, это связано с поступлением оснований из золы, образующейся после пожаров. В целом пирогенные горизонты несколько отличаются по морфологическим и химическим свойствам. В органогенных горизонтах участков FHS1, PZ1, PZ2, граничащих с минеральными, наблюдается уменьшение содержания углерода, азота и обменных катионов при возрастании зольности по сравнению с FHS2. В горизонте Труг участка FHS2, на глубине 235–240 см содержание углерода и азота в 2 раза меньше по сравнению с вышележащим горизонтом при возрастании зольности с 5.9 до 66.2%. “Молодой” (верхний) пирогенный горизонт участка PZ2 отличается большим содержанием углерода, азота и кальция по сравнению с нижележащим горизонтом. Образование пирогенного горизонта связано с пожаром семилетней давности и, вероятно, с неполным сгоранием подстилки и древесных остатков. При этом для него характерна низкая зольность, что, вероятно, связано с вымыванием зольных элементов в нижележащие горизонты.

Микробиологические характеристики торфяных почв. Ранее показано, что торфяные почвы болот среднетаежной части Приенисейской Сибири характеризуются низким содержанием микробной биомассы, которая неравномерно распределена по почвенному профилю [3]. Содержание МБ в почвах исследуемых участков не уменьшалось с глубиной, а зависело от состава торфа, степени его разложения и pH. Наибольшие значения МБ приурочены к аэробным горизонтам почвы.

Торфяные олиготрофные почвы участков FHS1 и FHS2 отличались сильнокислой реакцией среды и наименьшими значениями МБ (рис. 1). Максимальные значения МБ отмечены на глубинах 0–20 (77 и 131 мкг С/г почвы) и 120–140 см (71 и 28 мкг С/г почвы), минимальные – на глубине 100–120 см и в пирогенном горизонте участка FHS2. Доля содержания $S_{мик}$ в содержании $S_{орг}$ составляла в среднем по профилю торфяных почв 0.005 (FHS1) и 0.009% (FHS2), наибольший вклад $S_{мик}$ в $S_{орг}$ отмечен в аэробной зоне FHS1 – 0.006% и в анаэробной зоне FHS2 – 0.025%. Значения QR варьировали по профилю участков, наибольшие отмечены в аэробной зоне (рис. 2).

В торфяно-подзолах участков PZ1 и PZ2 органогенные горизонты характеризовались меньшей мощностью по сравнению с участками FHS. Реакция среды в верхних горизонтах среднекислая, в них не выделяется строго анаэробной зоны. Вниз по профилю кислотность снижается до слабобокислой. Содержание МБ больше, чем в FHS1 и FHS2, максимальные значения МБ также приурочены к аэробной зоне. На участке PZ1 интенсивное микробное дыхание (БД) верхних горизонтов с глубиной уменьшается до 0.73 мкг С–CO₂/г ч). В горизонте Е, после Еруг, значения

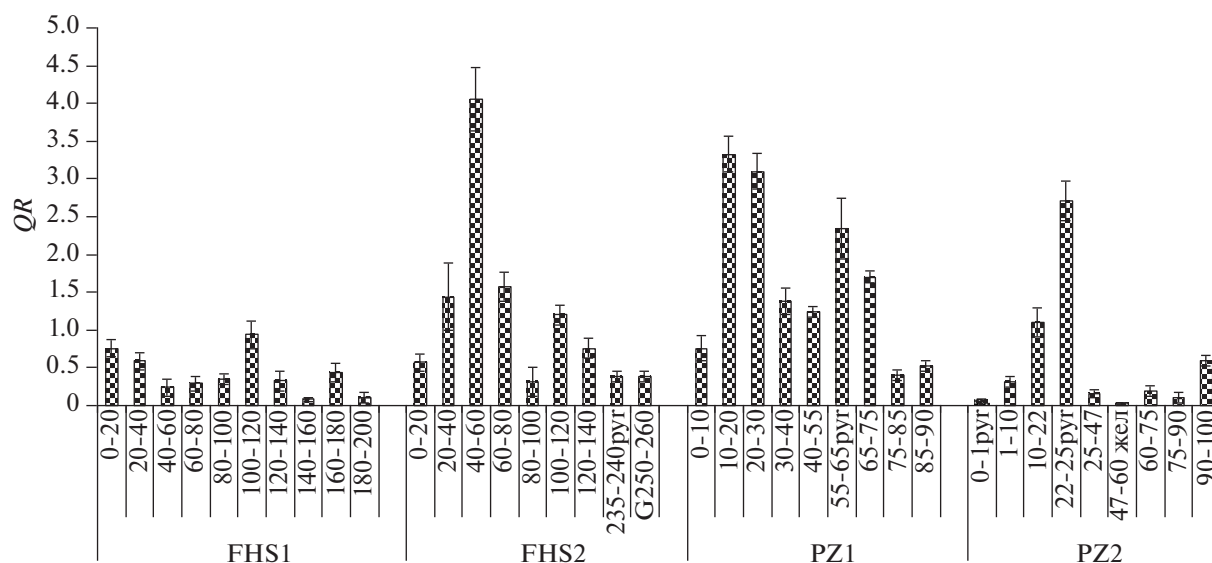


Рис. 2. Распределение микробного метаболического коэффициента (QR) по профилю почв участков FHS1, FHS2, PZ1 и PZ2 Сым-Дубчесского междуречья (п. Зотино) (приведены средние значения, $n = 3$).

МБ и БД резко уменьшаются из-за недостатка органических веществ, что согласуется и коррелирует с химическими показателями: МБ и БД с $C_{орг}$ ($r = 0.82, 0.95$) и N ($r = 0.96, 0.8$). Доля содержания $C_{мик}$ в $C_{орг}$ составляла в среднем по профилю болота 0.08%. Значения QR больше в верхних слоях торфяника, чем в нижней минеральной части, где после пирогенного горизонта количество органического вещества меньше.

В торфяно-подзолах заболоченного сосняка PZ2 деструкционные процессы протекали более интенсивно, о чем свидетельствуют значения МБ и БД. В целом содержание МБ в почве участка PZ2 больше, чем в PZ1 в 1.5 раза. Максимальными значениями МБ характеризуются слои 0–10 и 47–60 см (с железом). Известно, что недавно горевший напочвенный покров первоначально заселяется особыми группами бактерий и грибов — карботрофами, способными солиubilизировать свежие угли, превращая их в коллоидные почвенные растворы, осваиваемые затем другими группами почвенных организмов [22]. В другом пирогенном горизонте (22–25 руг см) зарегистрировано наименьшее значение МБ (18 мкг С/г почвы) и высокие БД и QR , что говорит о стрессовом состоянии микробиоценоза. Оставшееся органическое вещество после пожара, видимо, не способно поддерживать высокую численность различных популяций микроорганизмов, что может быть причиной сокращения их биомассы [26, 27]. Еще одним высоким значением МБ (605 мкг С/г почвы) на участке PZ2 выделяется горизонт ВНФ (47–60 см), в котором выявлены сцементированные железистые конкреции железа разной величины. Здесь отмечено высокое для минеральных

горизонтов содержание С (19%). Полагаем, что в этом горизонте углерод прочно связан с соединениями железа и доступен не всем микробным группам, а только хемолитотрофным и хемоорганогетеротрофным железоредуцирующим бактериям, способным окислять и откладывать вне клетки окислы железа и марганца, доступные затем другим группам микроорганизмов. В этом горизонте также низкое содержание доступного для микробов органического вещества, о чем свидетельствуют небольшие значения QR (0.03). В целом по профилю значения QR низкие, кроме отдельных горизонтов, что связано либо со стрессом (22–25 руг) микробиоценоза, либо с интенсивными деструкционными процессами в них (10–22 см). Доля содержания $C_{мик}$ в $C_{орг}$ высокая, в среднем по профилю составляет 0.54%.

Методом главных компонент показано, что торфяные олиготрофные почвы и торфяно-подзолы исследуемых участков, расположенных в одном болотном массиве, существенно различались между собой по химическим свойствам и микробиологической активности (рис. 3). На первую компоненту приходится 91% общей дисперсии, на вторую — 6%. На плоскости главных компонент участок FHS2 находится выше других точек, FHS1 — ниже, то есть имеют большую и меньшую координаты по второй компоненте, и отличаются от почв остальных участков по второму признаку (где больший вклад несет BS), в свою очередь почвы участков PZ1/PZ2 и FHS1/FHS2 различаются между собой по первому признаку — содержанию МБ.

Таксономический состав бактерио- и микобиомов в торфяных почвах. В высокообводненных исследуемых участках создаются условия для развития

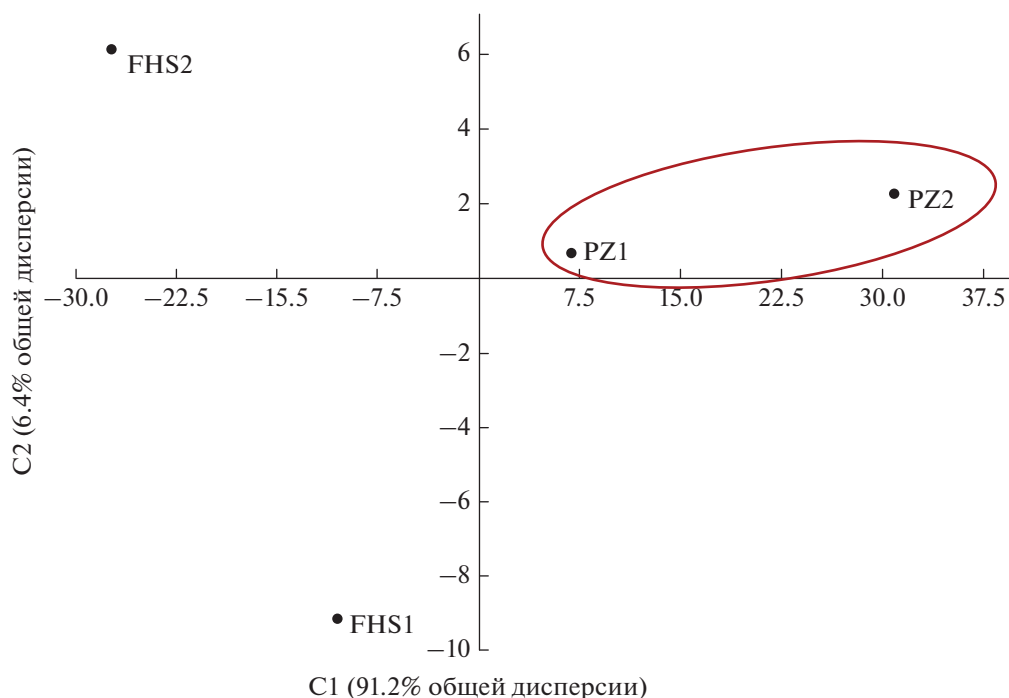


Рис. 3. Положение участков FHS1, FHS2, PZ1 и PZ2 торфяных почв в плоскости двух главных компонент, полученных по основным химическим и микробиологическим характеристикам (усредненные данные по горизонтам). Каждая точка характеризуется следующими почвенными параметрами: МБ, БД, QR, pH, $C_{орг}$, степень разложения торфа, N, Ca, Mg, K, Na и BS.

аэробных (гетеротрофов), факультативно-анаэробных и анаэробных микроорганизмов, поскольку микробная активность регистрировалась в нижних (анаэробных) слоях торфяников. В этой связи важно установить качественный состав и количественное соотношение основных представителей микробных сообществ (прокариот), а также выяснить роль грибов в деструкционных процессах.

Оценка бактериального и грибного разнообразия торфяных почв. Для всех проанализированных образцов исследуемых почв были рассчитаны индексы α -разнообразия для прокариотных и грибных сообществ каждого участка. Оценка и сравнение биоразнообразия прокариот проведены на уровне типов (фил), по отдельным классам и родам. Отмечено, что микробиомы имеют большое видовое разнообразие, о чем свидетельствуют индексы таксономической структуры и относительного обилия грибных и бактериальных сообществ (Шеннона, Маргалёфа, Фишера, Чао, Бергера–Паркера, Симпсона) (табл. 3).

Индекс Чао1, оценивающий предположительное реальное количество ОТЕ в сообществе, менялся для бактерий/архей в диапазоне от 1273 до 1638, в то время как для грибов значения индексов были на порядок меньше (от 38 до 95). Только в случае грибов наблюдалось достоверное различие ($p < 0.1$) по индексу Чао1 и близкому к нему индексу видового богатства (Richness) меж-

ду участками PZ2 и FHS2 ($PZ2 > FHS2$) примерно в 2 раза. Индексы таксономического обилия (Шеннона) и структуры прокариот (Бергера–Паркера, Симпсона), характеризующие разнообразие и выравненность сообщества, были в случае прокариот >4 , а для грибов <3 (Шеннона), что согласуется со значениями индексов Симпсона и Бергера–Паркера, которые больше для микробиомов по сравнению с бактериобиомами. Индексы Менхиника, Маргалёфа, Фишера имеют большие значения в торфяно-подзолах. В торфяных олиготрофных почвах меньшее количество видов и сильное доминирование одних видов над другими (высокий показатель доминирования). В целом разнообразие и видовое богатство бактериобиомов исследованных участков с разной мощностью торфа высокие и достоверно не различались между собой. Существенные различия между участками проявились в распределении грибов. Микробиомы участков FHS1 и FHS2 достоверно меньше по численности и видовому разнообразию по сравнению с PZ1 и PZ2.

Кластерный анализ на основе индексов биоразнообразия грибного и бактериального сообществ (по горизонтам) показал следующее: на четвертом шаге в один кластер объединились участки FHS2(235–240)*–FHS2(162)–FHS1(20–40) и PZ2(22–25)–FHS2(глей)–PZ1(54–55), последним к ним присоединяется PZ2(47–75), который

Таблица 3. Индексы α -разнообразия бактерий и грибов для 4 участков торфяных почв (средний индекс по группе \pm стандартное отклонение)

Индекс биоразнообразия	Участок			
	FHS1	FHS2	PZ1	PZ2
Bacteria				
Chao1	1638.6 \pm 304.5	1273 \pm 165.7	1439.6 \pm 233.7	1555.1 \pm 434.6
Richness	1130.5 \pm 88.4	874 \pm 137.5	1061.5 \pm 252.4	1145 \pm 445.6
Шеннон	4.35 \pm 0.31	3.91 \pm 0.48	4.62 \pm 0.11	4.62 \pm 0.46
Бергер–Паркер	0.14 \pm 0.04	0.21 \pm 0.09	0.11 \pm 0.03	0.13 \pm 0.05
Симпсон	0.04 \pm 0.01	0.08 \pm 0.04	0.03 \pm 0	0.04 \pm 0.02
Менхиник	4.54 \pm 0.2	3.7 \pm 0.2	5.45 \pm 0.3	5.6 \pm 0.3
Маргалев	74.2 \pm 0.8	52.7 \pm 3.6	73.7 \pm 8.5	77.9 \pm 24
Фишер	144.3 \pm 7.2	98.6 \pm 7.2	151.4 \pm 8.9	161.6 \pm 49.4
Fungi				
Chao1	38 \pm 38.2	53 \pm 11.5*	43.6 \pm 20.6	90.5 \pm 26.9*
Richness	38 \pm 38.2	53 \pm 11.5*	42.5 \pm 20.5	88.3 \pm 24.8*
Шеннон	2.03 \pm 1.2	2.98 \pm 0.43	1.43 \pm 0.91	2.99 \pm 0.73
Бергер–Паркер	0.38 \pm 0.27	0.26 \pm 0.12	0.6 \pm 0.34	0.2 \pm 0.11
Симпсон	0.25 \pm 0.21	0.11 \pm 0.05	0.45 \pm 0.37	0.1 \pm 0.07
Менхиник	0.06 \pm 0.02	0.09 \pm 0.01	0.07 \pm 0.02	0.10 \pm 0.02
Маргалев	0.92 \pm 0.62	1.56 \pm 0.19	1.31 \pm 0.46	1.72 \pm 0.34
Фишер	1.05 \pm 0.68	1.26 \pm 0.23	1.46 \pm 0.53	1.95 \pm 0.41

* Достоверные отличия ($p < 0.1$) между группами FHS2 и PZ2.

имеет наименьшее сходство с остальными. В отдельный кластер на втором шаге отделяются три пирогенных горизонта – FHS1(40–60), PZ1(55–65) и PZ2(0–1) (рис. 4), что свидетельствует о сильном влиянии пирогенного фактора на α -разнообразии бактерий и грибов.

Таксономический анализ пирогенных и непирогенных горизонтов торфяных почв четырех участков показал, что среди бактерий преобладали представители двух типов (*Acidobactria* и *Proteobacteria*), на долю которых приходится 60–80% общего количества. Представители домена Archaea в среднем составляли в торфяных олиготрофных почвах 3.5 и 29.5%, а в торфяно-подзолах – 3 и 8.6%. Анаэробных архей (в том числе метаногенов) обнаружено от 0.02 до 4.5%, что свидетельствует о наличии зон строгого анаэробнозиса в некоторых горизонтах (табл. 4).

Развитие бактериобиомов и микобиомов в пирогенных горизонтах тесно связано со временем прошедших пожаров и глубиной их залегания. В пирогенных горизонтах исследуемых почв количество выделенных ОТЕ прокариот в целом превышало выше- и нижележащие горизонты: в почвах FHS1 и FHS2 в 1.2–1.9 раз, в PZ1 и PZ2 – в 3.6 и 1.2 раза. Ранее показано, что в некоторых выжженных почвах бактериальная биомасса может увеличиться до 80% от общей микробной биомас-

сы, так как пожар увеличивает количество легкоминерализованных соединений, которые могут быстро использоваться бактериями с большими метаболическими способностями [26, 27]. В пирогенно деструктурированных горизонтах увеличивается содержание аммония и доступного фосфора, что усиливает восстановление многих гетеротрофных бактерий [25]. В этих горизонтах обнаружены в основном бактерии филумов *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Planctomycetes*, *Verrucomicrobia*, *Bacteroidetes*. Доля *Acidobacteria* снижена в 1.8–2.8 (FHS1 и FHS2) и в 1.2 и 2.1 раза (PZ1 и PZ2) по сравнению с непирогенными горизонтами. Кроме того, существенный вклад в освоение пирогенных горизонтов вносили представители домена Archaea (*Thaumarchaeota*, *Crenarchaeota* и *Euryarchaeota*), содержание которых колебалось от 4.4 до 35.7% в зависимости от участка.

В непирогенных горизонтах доминировали ацидофильные (*Acidobacteria*) и споровые бактерии (*Firmicutes*), последних было в 2.5–3.2 раза больше, чем в пирогенных горизонтах. Доля архей колебалась от 1.3 до 41.4%. Среди них преобладали представители филы *Thaumarchaeota* (род *Nitrososphaera*), участвующие в аэробном окислении аммиака до нитрита. Отмечалось, что *Nitrososphaera* обладает ферментом монооксигеназой ам-

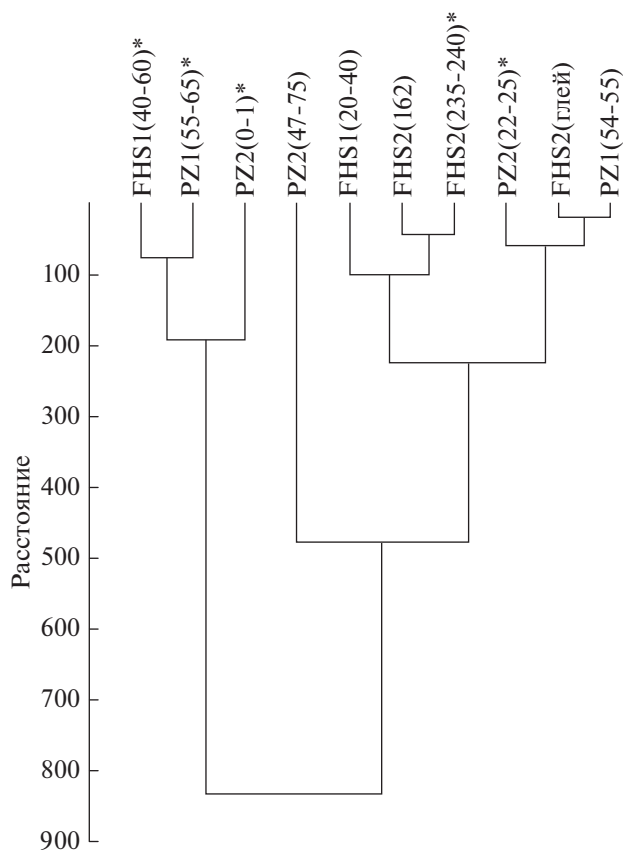


Рис. 4. Вертикальная древовидная диаграмма кластерного анализа горизонтов почв исследованных участков на основе индексов биоразнообразия грибных и бактериальных сообществ; звездочкой отмечены пирогенные горизонты.

миака, обеспечивающим способность окислять аммиак или мочевины и, возможно, цианат [25].

Присутствие грибов (микро- и макромицетов) отмечено по всему профилю торфяных почв, даже на глубине 240–260 см (в глее). Среди грибов преобладали представители типов *Ascomycota* и *Basidiomycota* (табл. 5).

Структура грибных сообществ пирогенных горизонтов отличалась от таковой выше- и нижележащих не пирогенных. Количество ОТЕ грибов в них снижено в среднем в 1.2–1.5 раза, что согласуется с данными других авторов, утверждающих, что грибы более восприимчивы к пожарам, чем бактерии [26, 27]. В пирогенных горизонтах увеличивается доля представителей *Ascomycota* и *Mucoromycota*, существенно снижается *Basidiomycota*. Участки торфяных олиготрофных почв отличались между собой по качественному составу грибов и по числу выявленных родов. На участке FHS1 в горизонте 40–60руг доминировали мукоровые грибы (*Mucoromycota*), содержание которых достигало 57% (unc *Mortierella* и *Mucor*), а также грибы порядков *Ascomycota* и GS22 (до 39%). На

участке FHS2 в горизонте 235–240руг доминировали дрожжи (*Lipomyces*, 43%, *Metschnikowia*, 31%, *Barnettozyma*, 7%) и рода *Piloderma* (15%). В почве PZ1 доминировали базидиомицеты родов *Lactarius* (39%) и *Curvibasidium* (15%), аскомицеты *Chromelosporium* (31%). В PZ2 (0–1руг и 22–25руг) доминировали дрожжи родов *Sporobolomyces* (69%), *Cryptococcus* (2–3%) и мукоровые грибы родов *Umbelopsis* (7–69%) и *Mortierella* (16%). Кроме того, в пирогенном горизонте (0–1 см) участка PZ2 отмечено большое количество карботрофов, среди которых выявлены аскомицеты-карботрофы из классов *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Sordariomycetes*. Субстрат, на котором развиваются эти грибы, представляет собой смесь минеральных частиц почвы и угля, образовавшегося после сгорания древесины, содержит чистый углерод с примесью полимерных углеводов, что делает его богатой питательной средой для развития карботрофов, занимающих экологическую нишу недоступную большинству других грибов и растений. Уголь как сорбент может поглощать питательные органические и минеральные вещества из почвы [22].

В непирогенных горизонтах разнообразие грибов различалось по участкам. На FHS1 и FHS2 выявлено в среднем около 11 родов (*Jaapia*, *Inocube*, *Cryptococcus*, *Debaryomyces*, *Rhodotorula*, *Metschnikowia*, *Malassezia*, *Suillus* и др.). Особенно интересен глеевый (G) горизонт на участке FHS2, где на глубине 240–250 см было выделено большее количество ОТЕ грибов (12 родов), чем в вышележащих горизонтах.

В непирогенных горизонтах участка PZ1 доминировали базидиомицеты родов *Jaapia* (14%), *Clavaria* (62%), *Cortinarius* (2%), *Boletus* (1.7%) и мукоровые родов *Mortierella* (12%) и *Umbelopsis* (1.4%). Представителей родов *Cryptococcus* (1.4%), *Metschnikowia* (1%), *Malassezia* (1%) было значительно меньше, чем в пирогенных горизонтах. На участке PZ2 в горизонте 47–75 см качественный состав грибов представлен большим числом родов (18), из них доминировали *Metschnikowia* (29%), *Jaapia* (23%), *Rhodotorula* (14%), *Cryptococcus* (9%), *Inocube* (6%), *Debaryomyces* (4%) и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования торфяных олиготрофных почв и торфяно-подзолов показали, что пожары оказали существенное влияние на их развитие. Отмечено, что пирогенные горизонты торфяных почв отличаются от вмещающей их торфяной залежи, проявляющиеся в ряде химических свойств. Данные горизонты отличаются по содержанию углерода и азота, обогащены солями активными элементами. Это сказывается на развитии и активности микробных сообществ. Содержание микробной биомассы и интенсивность дыхания в торфяных почвах исследуемых участков низкие, особенно в пирогенных

Таблица 4. Относительное содержание прокариот на уровне типов в образцах торфов исследуемых участков, усредненные данные по горизонтам, %

Таксономическая принадлежность, Phylum	Доля ОТЕ от общего числа полученных последовательностей									
	FHS1		FHS2		PZ1			PZ2		
	20–40	40–60 (угли)	162	235–240гуг	G 240–245	53–55	55–65гуг	0–1гуг	22–25гуг	47–75
Всего ридов	20696	39807	26973	29826	16036	9183	33334	28283	7713	24965
Количество ридов	20471	37511	15780	19161	15646	9035	31852	28028	7381	19792
<i>Acidobacteria</i>	59.14	31.73	25	8.66	5.93	51.68	43.16	17.6	44.06	38.41
<i>Proteobacteria</i>	19.32	40.57	13.54	18.44	57.54	19.87	24.91	22.88	16.52	22.46
<i>Actinobacteria</i>	5.22	4.07	2.44	0.92	8.84	7.45	4.44	30.34	11.36	2.72
<i>Verrucomicrobia</i>	3.61	4.04	4.05	4.72	1.01	3.68	2.7	4.33	1.80	2.70
<i>Planctomycetes</i>	1.09	2.82	0.81	0.40	0.36	3.93	2.92	6.58	5.71	1.34
<i>Bacteroidetes</i>	0.77	0.28	1.08	3.47	7.76	0.88	0.99	1.93	0.35	0.91
<i>Firmicutes</i>	0.35	0.17	0.6	0.34	12.58	0.11	0.16	0.23	0.30	0.74
<i>Chloroflexi</i>	0.19	0.01	0.76	4.52	0.39	0	0.01	0.06	0.03	0.46
<i>Chlamydiae</i>	0.42	0.13	0.007	0.02	0	0.54	0.13	0.31	0.06	0.01
Candidate division WPS-1	1.46	0.76	0.15	0.03	0.16	1.89	1.08	0.77	1.80	0.09
Candidate division WPS-2	0.98	0.24	0.04	0.02	0.25	0.33	0.26	2.34	1.04	0.05
<i>Cyanobacteria/Chloroplast</i>	0.12	0.02	0.06	0.15	0.44	0.1	0.009	1.81	0	0.03
<i>Armatimonadetes</i>	0.07	0.1	0.04	0.07	0	0.22	0.1	0.68	0	0.02
Candidatus <i>Saccharibacteria</i>	0.09	0.005	0	0.003	0	0.04	0.02	0.30	0.01	0.004
<i>Deinococcus-Thermus</i>	0.01	0.005	0.007	0	0.34	0.01	0.01	0.01	0	0.008
Неклассифицированные бактерии	5.83	9.26	9.84	22.48	1.94	7.63	14.62	8.90	12.6	8.96
Количество ридов	268	2296	11165	10661	357	148	1482	255	332	5173
<i>Euryarchaeota</i>	0.5	4.56	2.38	1.43	0.09	0.12	0.2	0.09	0.01	0.02
<i>Thaumarchaeota</i>	0.52	0.37	33.13	10.42	1.32	1.32	3.89	0.3	3.98	9.1
<i>Crenarchaeota</i>	0.01	0.1	2.63	21.64	0.53	0.01	0.13	0.08	0.13	0.009
<i>Rosearchaeota</i>	0	0	0.36	0.99	0.006	0	0.07	0	0	0.18
Неклассифицированные археи	0.17	0.72	2.90	1.25	0.28	0.16	0.15	0.42	0.18	0.35

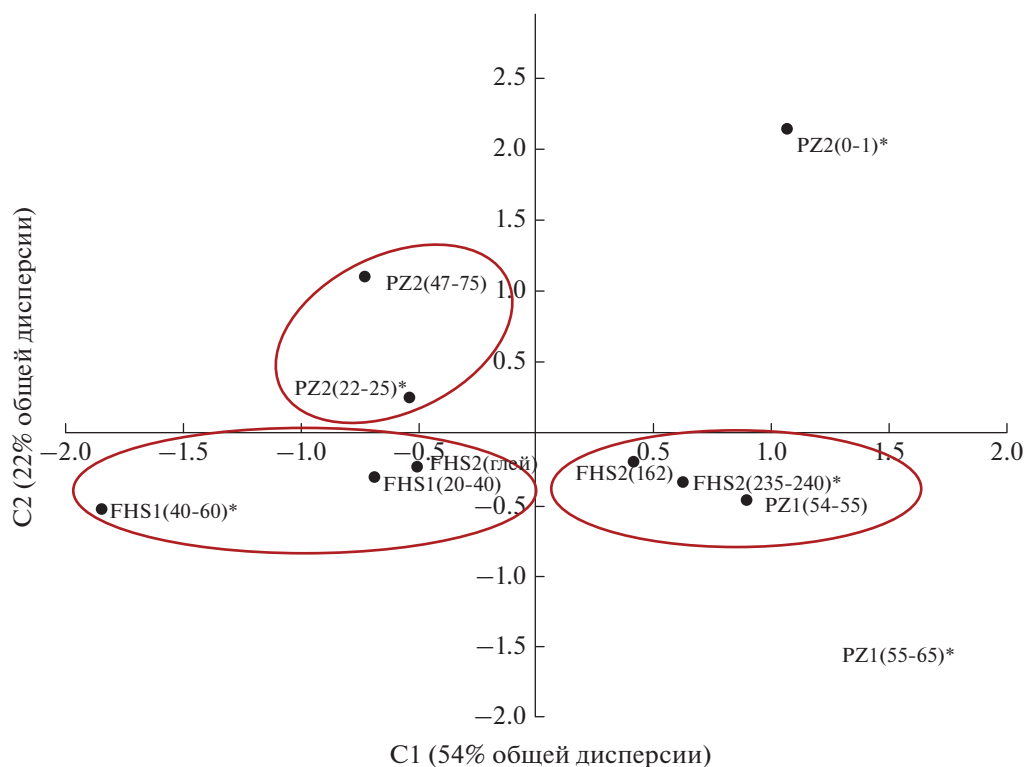


Рис. 5. Положение разных горизонтов исследованных почв в плоскости двух главных компонент, полученных на основе данных: МБ и фил бактерий и грибов.

горизонтах; из-за недостатка органического вещества восстановление микробной активности происходит медленно.

Качественный и количественный составы бактериобиомов и микобиомов торфяных почв различались между собой как по участкам, так и по горизонтам (пирогенным и непирогенным). Разнообразию и видовое богатство прокариот торфяно-подзолов и торфяных олиготрофных почв достаточно высоки, что нельзя сказать о разнообра-

зии грибов. В целом в торфяных олиготрофных почвах отмечено меньшее обилие видов и высокий показатель доминирования одних видов над другими по сравнению с торфяно-подзолами. Микобиомы участков FHS1 и FHS2 достоверно меньше по численности и видовому разнообразию по сравнению с PZ1 и PZ2. Развитие бактерий и грибов в пирогенных горизонтах тесно связано со временем прошедших пожаров и глубиной их залегания. Таксономическая структура сообществ бактерий в пи-

Таблица 5. Относительное содержание грибов (FUNGI) на уровне типов в образцах торфов исследуемых участков, усредненные данные по горизонтам, %

Таксономическая принадлежность, Phylum	Доля ОТЕ от общего числа полученных последовательностей									
	FHS1		FHS2			PZ1		PZ2		
	глубина, см									
	20–40	40–60 (угли)	162	235–240руг	G 240–245	53–55	55–65руг	0–1руг	22–25руг	47–75
Количество ридов	33206	27433	49329	49002	3511	46121	44345	50186	23617	31702
<i>Ascomycota</i>	54.22	3.23	75.91	80.34	57.99	92.63	95.97	94.34	76.76	49.79
<i>Basidiomycota</i>	29.9	1.33	16.04	8.21	32.42	2.62	1.28	4.8	3.18	22.88
<i>Mucoromycota</i>	2.23	56.96	0	0.28	1.16	2.53	0.14	0.7	15.21	1.46
Неклассифицированные грибы	13.66	38.48	8.04	11.17	8.44	2.22	3.02	0.16	4.85	25.88

рогенных горизонтах отличается от таковой непирогенных. Существенный вклад в освоение пирогенных горизонтов торфяных олиготрофных почв вносят представители *Proteobacteria*, *Euryarchaeota* и *Thaumarchaeota*, торфяно-подзолов — *Proteobacteria*, *Microgenomates*, *Actinobacteria* и *Thaumarchaeota*. Грибы развиваются лучше в непирогенных горизонтах, в то время как в пирогенных их количество и биоразнообразие снижено. В состав микобиомов верхнего пирогенного слоя PZ2 входят особые группы карботрофных грибов, способные развиваться на углях, солибилизировать их для освоения других групп организмов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарят к. б. н. А. С. Прокушкина за помощь в организации и к. с.-х. н. Е. В. Жангурова за помощь в проведении полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работы выполнены в рамках проекта РФФИ № 19-29-05111мк и в рамках базового проекта ФИЦ КНЦ РАН ИЛ СО РАН № 0287-2021-0011.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние, 2014. 232 с.
2. Горбач Н.М., Старцев В.В., Прокушкин А.С., Дымов А.А. Динамика пожаров в средней тайге Красноярского края в голоцене // Мат-лы молодежной конф. "Актуальные проблемы экологии и биологии". Сыктывкар, 2021. С. 72–74.
3. Гродницкая И.Д., Карпенко Л.В., Сырцов С.Н., Прокушкин А.С. Микробиологические особенности и стратиграфия торфов двух типов болот северной части Сым-Дубчесского междуречья (Красноярский край) // Известия РАН. Сер. биологическая. 2018. № 2. С. 179–190.
4. Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г., Чернов И.Ю., Головченко А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Марфенина О.Е., Полянская Л.М., Степанов А.Л., Умаров М.М. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1096.
5. Ефремова Т.Т., Пименов А.В., Ефремов С.П., Аврора А.Ф. Влияние лесоторфяных пожаров на почвы и потери углерода в фитогенных микроповышениях горных болот юга Средней Сибири // Сибирский экологический журн. 2021. № 3. С. 351–363.
6. Инишева Л.И. Торфяные почвы: их генезис и классификация // Почвоведение. 2006. № 7. С. 781–786.
7. Карпенко Л.В., Прокушкин А.С. Реконструкция пожаров в девственных лесах средней тайги Приенисейской Сибири в голоцене // Сибирский лесной журн. 2019. № 5. С. 61–69.
8. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 303 с.
9. Полевой определитель почв России. М., 2008. 182 с.
10. Пьявченко Н.И. Степень разложения торфа и методы ее определения. Красноярск, 1963. 55 с.
11. Сирин А.А., Макаров Д.А., Гуммерт И., Маслов А.А., Гульбе Я.И. Глубина прогорания торфа и потери углерода при лесном подземном пожаре // Лесоведение. 2019. № 5. С. 410–422.
12. Хотинский Н.А. Дискуссионные проблемы реконструкции и корреляции палеоклиматов голоцена // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 12–17.
13. Чернов Т.И., Семенов М.В. Управление почвенными микробными сообществами: возможности и перспективы (обзор) // Почвоведение. 2021. № 12. С. 1506–1522. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21120029>
14. Чичагова О.А. Радиоуглеродное датирование гумуса почв. Метод и его применение в почвоведении и палеогеографии. М.: Наука, 1985. 158 с.
15. Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. № 3. P. 314–322.
16. Barreiro A., Díaz-Raviña M. Fire impacts on soil microorganisms: Mass, activity, and diversity // Current Opinion in Environmental Science & Health. 2021. V. 22. P. 100264. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2021.100264>
17. Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review // Oecologia. 2005. V. 143. P. 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-188-8>
18. Certini G., Moya D., Lucas-Borja M.E., Mastrolonardo G. The impact of fire on soil-dwelling biota: A review // Forest Ecology and Management. 2021. V. 488. P. 118989. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118989>
19. Edgar R.C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads // Nat Methods. 2013. № 10. P. 996–998. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2604>
20. Dymov A.A., Startsev V.V., Milanovsky E.Yu., Valdes-Korovkin I.A., Farkhodov Yu.R., Yudina A.V., Donnerhack O., Guggenberger G. Soils and soil organic matter transformations during the two years after a low-intensity surface fire (Subpolar Ural, Russia) // Geoderma. 2021. V. 404. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115278>
21. Fadrosch D.W., Ma B., Gajer P., Sengamalay N., Ott S., Brotman R.M., Ravel J. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform // Microbiome. 2014. V. 2. P. 6. <https://doi.org/10.1186/2049-2618-2-6>
22. Ghani M.J., Rajoka M.I., Kalsoon Akhtar. Investigations in fungal solubilization of coal: mechanisms and significance // Biotchnology and Bioprocess Engineering. 2015. V. 20. P. 634–642. <https://doi.org/10.1007/s12257-015-0162-5>

23. Klopatek J.M., Klopatek C.C., DeBano L.F. Fire effects on nutrient pools of woodland floor materials and soils in a pinyon-juniper ecosystem // *Fire and Environ.* 1991. V. 69. P. 154–160.
24. Knicker H. How does fire affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? A review // *Biogeochemistry*. 2007. V. 85 P. 91–118.
<https://doi.org/10.1007/s10533-007-9104-4>
25. Könneke M., Schubert D.M., Brown P.C., Hügler M., Standfest S. et al. Ammonia-oxidizing archaea use the most energy-efficient aerobic pathway for CO₂ fixation // *Proc Natl Acad Sci (USA) early edition*, 2014.
<https://doi.org/10.1186/s12915-016-0274-1>
26. Mataix-Solera J., Guerrero C., García-Orenes F., Bárcenas G.M., Torres M.P. Forest fire effects on soil microbiology // *Fire Effects on Soils and Restoration Strategies*. Cerdà Science Publishers: Enfield, 2009. P. 133–175.
27. Pietikäinen J., Hiukka R., Fritze H. Does short-term heating of forest humus change its properties as a substrate for microbes? // *Soil Biol. Biochem.* 2000. V. 32. P. 277–288.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00164-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00164-9)
28. Sparling G.T. The substrate-induced respiration method // *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. London: Acad. Press, 1995. P. 397–404.
29. Ulery A.L., Graham R.C., Goforth B.R., Hubbert K.R. Fire effects on cation exchange capacity of California forest and woodland soils // *Geoderma*. 2016. V. 286. P. 125–130.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.10.028>
30. Van Reeuwijk L.P. (Ed.) Procedures for soil analysis. Technical Paper 9. ISRIC, Wageningen, 2002.
31. Wang Q., Garrity G.M., Tiedje J.M., Cole J.R. Naïve Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA Sequences into the New Bacterial Taxonomy // *Appl. Environ. Microbiol.* 2007. V. 73(16). P. 5261–5267.
<https://doi.org/10.1128/AEM.00062-0>
32. World Reference Base for Soil Resources 2014, International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps, World Soil Res. Rep. no. 106, update 2015. FAO, Rome. www.fao.org

The Forest Fires Effect on the Microbiological Properties of Oligotrophic Peat Soils and Gley Peat-Podzols in Bogs of the Northern Part of Sym-Dubsky Interfluve (Krasnoyarsky Krai)

I. D. Grodnitskaya^{1, *}, L. V. Karpenko¹, O. E. Pashkeeva¹, N. N. Goncharova², V. V. Startsev², O. A. Baturina³, and A. A. Dymov²

¹ Sukachev Forest Institute, Krasnoyarsk, 660036 Russia

² Institute of Biology of the Komi Scientific Research Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982 Russia

³ Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

*e-mail: igrod@ksc.krasn.ru

The sites of hydromorphic and semi-hydromorphic peat soils of raised bogs located in the vicinity of the base of the Middle Yenisei station of the FI SB RAS were studied. Hydromorphic soils are classified as Fibric Histosols (FHS1 and FHS2), semi-hydromorphic soils – as Histic Podzols (PZ1 and PZ2). It is shown that the fires had a significant impact on the initial waterlogging of the studied territories. It was noted that the pyrogenic horizons of peat soils are generally enriched in ash elements but differed from each other in the content of carbon and nitrogen. The functional activity of microbial communities in the soils of the studied sites is low, which affects the content of microbial biomass and respiration rate. In the restoration of microbial activity is slow in pyrogenic horizons due to a lack of organic matter. The qualitative and quantitative compositions of bacteriomes and mycobiomes of peat soils differed among themselves in sites and horizons. The number and species diversity of prokaryotes in all areas is quite high. Representatives of *Proteobacteria* and Archaea play a leading role in the development of pyrogenic horizons; their abundance (OTU) is significantly higher than in non-pyrogenic ones, where *Acidobacteria* dominate. The mycobiomes of the FHS1 and FHS2 sites are significantly less abundant and species diversity compared to PZ1 and PZ2. The number of fungi is higher in the non-pyrogenic horizons, while in the pyrogenic ones, their number and biodiversity are reduced. The mycobiomes of the upper pyrogenic horizons include groups of carbotrophic fungi that can develop on coals.

Keywords: Fibric Histosols, Histic Podzols, microbial biomass, prokaryotic and fungal communities