

===== ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ =====

УДК 630*232+631.46

ПОСТПИРОГЕННОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВЫ ИСКУССТВЕННЫХ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ В АРИДНОЙ ЗОНЕ ШИРИНСКОЙ СТЕПИ РЕСПУБЛИКИ ХАКАСИЯ

© 2024 г. В. А. Сенашова^{а, *} (<http://orcid.org/0000-0002-7083-6757>),
О. А. Сорокина^б, Г. И. Антонов^а, О. Э. Пашкеева^а, И. Д. Гродницкая^а

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

^бКрасноярский государственный аграрный университет, пр-т Мира, 90, Красноярск, 660049 Россия

*e-mail: vera0612@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2024 г.

После доработки 26.06.2024 г.

Принята к публикации 26.06.2024 г.

В прибрежной зоне озера Ши́ра (Республика Хакасия) в сорокалетних чистых культурах лиственницы сибирской, вяза приземистого и сосны обыкновенной, произрастающих на агроземе аккумулятивно-карбонатном темном легко- и среднесуглинистом (Chernozems), оценивали степень деградации почвенных микробоценозов, скорость восстановления их биологической активности после низового пожара 2015 г. Состояние почвы под лесными насаждениями исследовали с помощью физико-химических, микробиологических, энзимологических и респирометрических методов. В 2015 г. (после пожара) поступление продуктов пирогазения в почву исследуемых участков обусловило высокие значения микробной биомассы (3458 мг С/г почвы) и интенсивности микробного дыхания (12.23 мкг С–СО₂/(ч г)). В течение 2017–2019 гг. в почве всех участков, как правило, наблюдалось снижение содержания гумуса и биофильных элементов, а также замедление активности углеводного и фосфорного метаболизма. При этом в 2017 г. в связи с интенсивной минерализацией обгоревших растительных остатков была отмечена самая высокая целлюлозоразлагающая активность. К 2023 г. в почве исследуемых участков отмечали постепенное повышение содержания гумуса, увеличение общей численности микроорганизмов, содержание микробной биомассы, существенное снижение значений микробного метаболического коэффициента, что указывает на тенденцию к восстановлению функциональной активности микробоценозов. Показано, что биологическая активность почвы пожарных быстрее восстанавливалась относительно гарей, при этом порода древостоя влияла на основные почвенные параметры, которые различались между собой, что подтверждается анализом главных компонент.

Ключевые слова: степные пожары, искусственные посадки, почвенные микроорганизмы, химические свойства, микробная биомасса, ферментативная активность

DOI: 10.31857/S0032180X24110101, **EDN:** JONCUJ

ВВЕДЕНИЕ

Наряду с проблемами опустынивания и деградации земель пожары являются одной из ключевых проблем для степных экосистем. Пожары происходят в сообществах с различными типами растительности, но в степях они наиболее распространены и охватывают довольно значительные территории [25]. Степные пожары являются важным экологическим фактором, влияющим на состояние растительности и почвы, срок восстановления которых определяется разными специалистами от

двух месяцев до нескольких десятилетий [11, 22, 33]. Они могут оказывать как отрицательное (повышение риска развития процессов засоления, угнетение почвенного микробиома), так и положительное (обогащение элементами питания, нейтрализация кислотности, увеличение ферментативной активности почвы) влияние на экосистемы [5, 47]. Для предотвращения степных пожаров, а также для борьбы с деградацией земель и опустыниванием на эрозионно-опасных землях степных экосистем создаются устойчивые долголетние защитные

лесные насаждения, выполняющие водоохранную и почвозащитную функции [7].

Создание лесных насаждений в степной зоне Сибири всегда сопряжено с существенным изменением экологических условий в соответствующем месте. Как правило, эти изменения являются оптимизирующими, почвоулучшающими. В то же время в степной зоне при создании искусственных лесных насаждений необходимо учитывать почвенные условия и подбирать для этих целей лесопригодные участки в связи с лимитирующими факторами — дефицитом почвенной влаги, доступных питательных веществ, а также реакцией среды и наличием легкорастворимых солей в профиле почв [17, 26, 28, 29].

В приозерной зоне озера Ши́ра Республики Хакасия в 70-х годах XX в. были созданы искусственные насаждения лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.), вяза приземистого (*Ulmus humilis* Gmel.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в водоохраных и рекреационных целях [30]. Вопрос взаимодействия леса с почвами всегда вызывал интерес у исследователей, позволивший установить, что даже незначительное по продолжительности воздействие лесной растительности на почву приводит к изменению ее свойств, признаков и экологических функций [10, 14]. В связи с этим указанные лесные насаждения, помимо основного назначения зеленой зоны и вышеперечисленных функций, также являлись модельными объектами для многолетних разноплановых комплексных научных исследований [31, 32].

В 2015 г. в Ширинском районе Республики Хакасия был сильный пожар, от которого в той или иной мере пострадали все приозерные посадки лесных культур и почвенный покров в этих насаждениях. Известно, что в послепожарной трансформации почвенного органического вещества главенствующая роль отводится микробным сообществам, которые принимают активное участие в циклах биогенных элементов и процессах продукции-деструкции [2, 7]. Обнаружена высокая вариабельность отклика почвенных микроорганизмов на пожар [54]. Исследователи отмечают как кратковременное увеличение численности и биомассы почвенных микроорганизмов после пожаров (в основном за счет представителей отделов *Firmicutes* и *Actinobacteria*) [6, 8, 44, 60, 39, 50], так и снижение этих показателей [43, 46], при этом указывая, что спустя несколько дней или месяцев микробная биомасса в почвах восстанавливается до исходного уровня или даже превышает его [51]. Почвенный микробиом играет заметную роль в восстановлении послепожарной экосистемы. Например, представители родов *Arthrobacter* и *Streptomyces* активно участвуют в восстановлении баланса азота в постпирогенных почвах [56].

Несмотря на активный интерес исследователей к изучению микробиомов почв, подвергшихся пирогенному воздействию, имеющиеся данные зачастую противоречивы, что, вероятно, связано с различиями не только типов исследуемых почв и географией исследований, но и с разнообразием используемых методов. В основном исследования по влиянию пожаров, в том числе в степных районах, касаются изменений растительного покрова, физико-химических свойств почв, сукцессий микробных сообществ. При этом недостаточно освещена проблема по выявлению факторов, обуславливающих темпы восстановления биологической (продукционной) активности почвы после пирогенного воздействия в искусственных фитоценозах сухостепных регионов.

Логично предположить, что в зависимости от степени повреждения огнем почвенного покрова и древесных насаждений темпы восстановления будут протекать по-разному. Вероятно, на восстановление почвы под искусственными культурами будут влиять как видовой состав древостоя, так и климатические особенности Ширинской степи.

Цель работы — оценка постпирогенного восстановления почвенных микробиомов в искусственных насаждениях лесных культур в прибрежной зоне озера Ши́ра Республики Хакасия.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являлись почвенные микробиомы, ассоциированные с искусственными насаждениями лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), вяза приземистого (*Ulmus humilis*) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) (посадки 1975–1978 гг.). Экспериментальные насаждения древесных пород расположены в западной и юго-западной части прибрежной и водоохраной зоны озера Ши́ра (Республика Хакасия) на едином массиве, представляющем макросклон северо-восточной экспозиции крутизной 1.5°–2°.

Широкое и длительное проявление эрозионных процессов обусловили специфический характер поверхностной рыхлой толщи, являющейся почвообразующим субстратом, на котором сформировались почвы объектов исследования в Ширинской степи. Доминируют элювиальные и делювиальные комплексы выветривания коренных горных пород. Мощность плаща этих пород колеблется от нескольких сантиметров на гривах до 1 м в ложбинах и часто прерывается трудноыветриваемыми известняками, сланцами и другими породами. Почвообразующими породами являются элювиально-делювиальные красноцветные и пестроцветные суглинки и глины. Материнские породы пробных площадей представлены красноцветно-пестроцветными делювиальными глинами.

Мозаичность состава почвообразующих пород, слагающих территорию Ширинской степи, способствует формированию разнообразного почвенного покрова. Преобладающим типом почв здесь являются обыкновенные и южные черноземы, а также каштановые почвы. Почвы других типов и подтипов являются сопутствующими и участвуют в составе почвенных сочетаний и комплексов. Наиболее высоким плодородием и относительно развитым дерновым процессом отличаются обыкновенные черноземы, встречающиеся на повышенных участках Ширинской степи, покрытых лессовидными суглинками.

Южные черноземы являются вторым подтипом, господствующим на этой территории. В подтипе черноземов южных менее развитый дерновый процесс сочетается со степным и более выраженным солонцовым процессом. Поэтому южные черноземы, в отличие от обыкновенных, обладают признаками солонцеватости в верхней части почвенного профиля и — засоленности в нижней.

Из других типов почв в Ширинской степи выделяются солонцы и солончаки. Солонцы наиболее распространены среди южных черноземов. Здесь они входят в комплексный покров, образование которого обусловлено неоднородным характером почвообразующих пород и различной степенью их засоления. Ограниченное распространение имеют лугово-черноземные почвы.

Все типы почв характеризуются незначительной мощностью аккумулятивного горизонта, щебнистостью и карбонатностью профилей.

Несмотря на идентичные геоморфологические и почвенные условия при очень близком расположении пробных площадей, на данном массиве наблюдается микрокомплексность почвенного покрова, влияющая на специфику строения профилей почв и их морфологических признаков. Микрокомплексность выражается выходами коренных почвообразующих пород, формированием пятен слабозрелых малогумусных щебнистых почв, занятых, как правило, ксерофитной и петрофильной растительностью.

На целинных участках (старая залежь), расположенных в непосредственной близости или граничащих с лесными опытными насаждениями, характерны полынно-злаковые ассоциации с участием степного разнотравья (семейства *Fabaceae* (бобовые), *Compositae* (сложноцветные) и т.д.).

Посадку чистых культур хвойных осуществляли на подготовленной почве под меч Колесова в виде четырехрядных полос шириной 12 м, расстояние между которыми составляло 18 м. Расстояние между рядами в полосе — 2 м, в ряду — 1 м. При высадке саженцев вяза использовали механизированную посадку, а ширина междурядий составила 1.5 м, а шаг посадки 1 м [30]. Насаждения лиственницы и

сосны располагались параллельно береговой линии озера, а вяза — перпендикулярно (рис. 1). Расстояние до посадок от берега составило от 500 до 2500 м.

Весной 2015 г. лесные культуры вяза, лиственницы и сосны пострадали от пожара, глубина прогара почвы на отдельных участках достигала 0.8–1.5 см. В августе 2017 г. в зависимости от степени повреждения огнем в насаждениях были выделены участки гари и пожарища, при этом, согласно терминологии Курбатского [18], гари определяли как с полностью сгоревшими растениями, а пожарища — с поврежденными огнем, но продолжавшими вегетировать. Поскольку пожар повредил все лесные культуры, в качестве относительного контроля для участков лиственницы и вяза были взяты образцы почвы на целине (старая залежь), граничащей с этими посадками (верхняя часть макросклона), для участков сосны — на целине (старая залежь), прилегающей к посадкам сосны, менее всего затронутой пожаром (нижняя часть макросклона). Растительность на контрольных участках представлена травянистыми видами. Исследовали следующие варианты: **ГЛР** — гарь лиственница ризосфера, **ГЛМ** — гарь лиственница междурядье; **ГСР** — гарь сосна ризосфера, **КГС** — контроль для участка “гарь сосна ризосфера”, **ПЛМ** — пожарище лиственница междурядье, **ПЛР** — пожарище лиственница ризосфера, **ПВМ** — пожарище вяз междурядье, **ПВР** — пожарище вяз ризосфера, **КЛВ** — контроль для участков с лиственницей и вязом. Схематичное расположение пробных площадей представлено на рис. 1.

Образцы почвы для микробиологических и биохимических анализов отбирали из зоны ризосферы и между внутренними рядами посадок (в междурядьях) с глубины 0–10 см однократно в августе 2017 г. (во время закладки исследуемых участков) и с 2018 по 2023 гг. в начале, середине и конце вегетационного периода, что соотносилось со следующими фенологическими фазами развития растений: набухание/распускание почек, разворачивание листьев/летняя вегетация и осеннее расцветивание листьев [9]. Также через месяц после пожара 2015 г. и в течение вегетационного сезона (июнь, июль, сентябрь) в рамках других исследований были отобраны образцы почвы для микробиологических анализов в двух точках, которые в дальнейшем соответствовали участкам КЛВ и ПЛР.

Почву отбирали с каждого опытного участка в десятикратной повторности для составления представительного смешанного образца на каждом варианте [12].

Во время отбора образцов температуру почвы измеряли портативным термометром Hanna Checktemp1. В лабораторных условиях согласно ГОСТу 28268-89 определяли содержание влаги

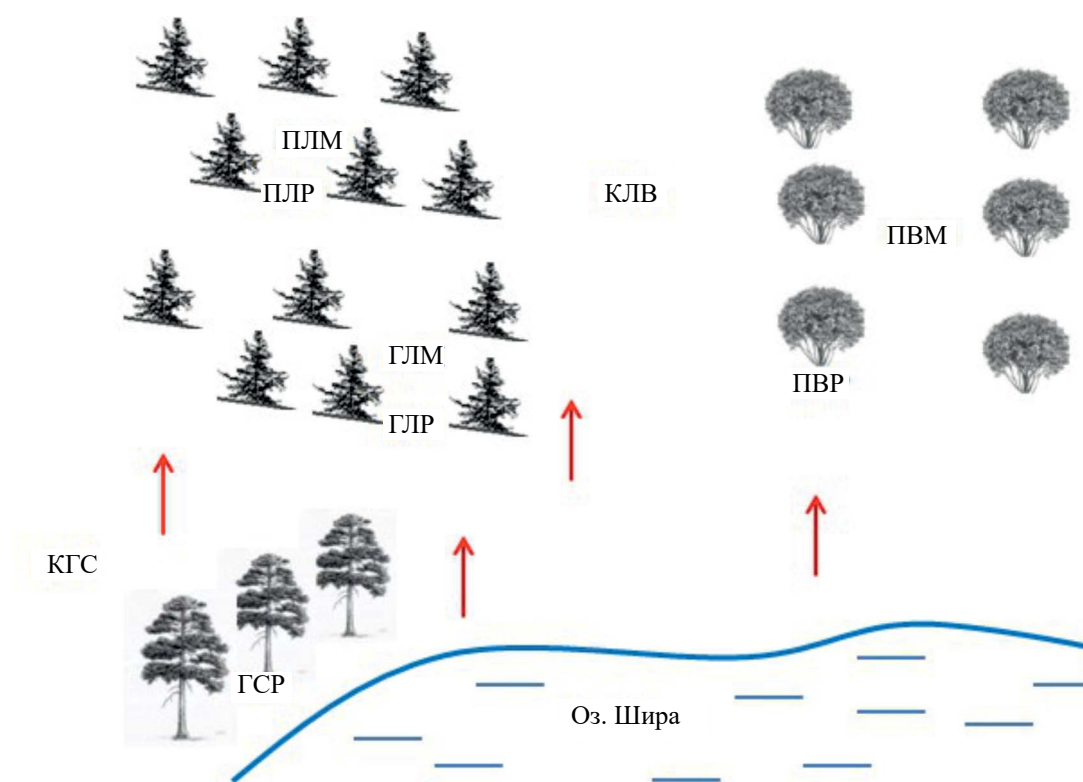


Рис. 1. Схема расположения насаждений древесных видов в прибрежной зоне оз. Шира: расстояние до посадок 500–2500 м, стрелки указывают направление движения огня, коды вариантов смотри выше.

термо-весовым методом и водородный показатель ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$) с помощью портативного потенциометра Аквилон-410 (Россия) (соотношении почва : дистиллированная вода 1 : 10).

Для определения генетической принадлежности почв гарей и пожарищ, включая контрольные участки, закладывали почвенные разрезы.

Содержание углерода органического вещества ($\text{C}_{\text{орг}}$) определяли по методу Тюрина в модификации Никитина в трехкратной повторности, валового азота ($\text{N}_{\text{вал}}$) — методом мокрого озоления в присутствии хлорной кислоты по Кьельдалю [13, 20, 23]. Аммонийную форму азота определяли колориметрическим методом с использованием реактива Несслера при длине волны 440 нм. Подвижный фосфор определяли колориметрически по Чирикову [4, 23]. Целлюлозоразлагающую способность почвы оценивали с помощью аппликационного и весового методов Мишустина и Петровой [19, 20].

Ферментативную активность почвы определяли методами Галстяна и Щербаковой [34]. С использованием фотоэлектроколориметра КФК-3-0-1 определяли активность ферментов: инвертазы, уреазы, фосфатазы с предварительным компостированием от 1 до 24 ч при температуре 30–38°C; активность пероксидазы (ПО) и полифенолоксидазы (ПФО) — с предварительным компостированием

в течение 30 мин в термостате при температуре 30°C. Активность инвертазы выражали в мг глюкозы/г почвы, уреазы — в мг $\text{N}-\text{NH}_4/\text{г}$ почвы, фосфатазы — в мг $\text{P}_2\text{O}_5/\text{г}$ почвы, пероксидазы и полифенолоксидазы — мг 1.4-бензохинона/г почвы. По соотношению ПФО/ПО рассчитывали коэффициент гумификации (K_r), позволяющий судить об интенсивности процесса минерализации гумуса.

Общую численность культивируемых микроорганизмов и соотношение долей эколого-трофических групп изучали чашечным методом Коха: на мясо-пептонном и сусле агаров учитывали гидролитиков, на крахмало-аммиачном агаре — копиотрофов, олиготрофов (в том числе олигонитрофилов) на почвенном агаре и среде Эшби, соответственно. [19, 24]. Помимо указанных групп, выявляли численность целлюлозолитических микроорганизмов на средах Гетченсона согласно ГОСТу 54653-2011 и с натрий карбоксиметилцеллюлозой (Na-КМЦ) [54]. Суть работы со средой Na-КМЦ заключалась в следующем: чашки Петри после инкубации (10–12 сут) заливали раствором красителя (конго красный) с концентрацией 1 мг/мл, выдерживали 1 ч, сливали раствор и промывали 1М раствором NaCl. Проявление целлюлозолитической активности оценивали по наличию зон обесцвечивания (просветления) питательной среды.

Численность целлюлозолитиков рассчитывали как среднее значение количества колоний, выросших на обеих средах.

Таксономическую принадлежность бактерий и грибов, выросших на питательных средах, проводили по культуральным и морфологическим характеристикам [19, 40, 45, 58] с помощью микроскопа Olympus BX43 (Япония).

Дыхательную (респирометрическую) активность микроорганизмов определяли методом субстрат-индуцированного дыхания (**СИД**) с использованием газового хроматографа Agilent 6890 N Network GC (США). СИД почвы оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после добавления в почву глюкозо-минеральной смеси [19]. Во флаконы (250 мл) помещали 2 г почвы (60% полной влагоемкости) и добавляли 0.1 мл глюкозо-минеральной смеси, затем герметично закрывали пробками (фиксируя время) и инкубировали 3 ч при 25°C. После инкубации пробу воздуха из флакона (2 мл) отбирали шприцем и вводили в газовый хроматограф. Базальное (фоновое) дыхание (**БД**) измеряли по скорости выделения CO_2 почвой за 24 ч инкубации при 25°C, вместо внесения раствора глюкозо-минеральной смеси вносили 0.1 мл воды. Скорость СИД и БД выражали в $\text{мкг С}-\text{CO}_2/(\text{г почвы ч})$ [37]. Микробную биомассу ($\text{МБ} = \text{С}_{\text{мик}}$) почвенного образца определяли согласно [57], путем пересчета скорости СИД по формуле:

$$\text{С}_{\text{мик}} = \text{МБ} (\text{мкг С/г}) = 50.4 \text{ СИД} (\text{мкг С}-\text{CO}_2/(\text{г ч})).$$

Микробный метаболический коэффициент ($q\text{CO}_2$) рассчитывали как отношение БД к МБ [1, 38]. $\text{БД/МБ} = q\text{CO}_2 (\text{мкг С}-\text{CO}_2/(\text{мг С ч}))$.

Вклад микробного углерода ($\text{С}_{\text{мик}}, \%$) в общее органическое вещество рассчитывали следующим образом: $\text{С}_{\text{мик}}(\%) 100/\text{С}_{\text{орг}}$.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ Excel 2003, 2013. Для подтверждения различий между химическими, микробиологическими параметрами исследуемых почв использовали метод главных компонент, при обработке полученных данных — программы Statistica 12, Past 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общее строение профиля и морфологические признаки почв пробных площадей. Почвы объектов исследования на всех пробных площадях классифицируются:

- ствол — постпирогенные,
- отдел агрозоны,
- тип — агрозоны темные аккумулятивно-карбонатные

постагрогенные: АUpa (PU)—Bca—Cca, подтип — дисперсно-карбонатные: АUpa (PU)—BCAdc—Cca.

(бывшие черноземы обыкновенные карбонатные среднегумусные маломощные легкосуглинистые).

Общее название почв: агрозоны аккумулятивно-карбонатные темные постагрогенные легкосуглинистые на красноцветно-пестроцветных делювиальных глинах [15]. По международной номенклатуре [59] исследуемые почвы относятся к Chernozems.

В верхней части склона на целинном (контрольном) участке достаточно хорошо сформирован слой дернины мощностью до 5 см, который в нижней части склона не наблюдается. В экспериментальных вариантах самая большая мощность подстилки (до 4 см) обнаружена под хвойными видами (сосной обыкновенной и лиственницей сибирской). Под насаждениями вяза узколистного мощность подстилки существенно меньше, что вполне логично (рис. 2).

Мощность постагрогенного гумусово-аккумулятивного горизонта (АUpa) небольшая: от 7 до 23 см. Наименее развит этот горизонт в варианте КЛВ, а наиболее — в вариантах ПВМ, ПВР и КГС. Почва сухая, самая верхняя ее часть достаточно хорошо прокрашена гумусовыми веществами. С глубиной темная окраска значительно слабеет, оставаясь в пределах постагрогенного слоя за счет припахивания нижележащих слоев в период предыдущего сельскохозяйственного использования (конец 70-х гг. XX в.). Для этого горизонта характерна непрочная комковато-порошистая структура. Присутствие легких фракций, продуктов дефляции и переноса мелкозема придает этому слою признаки опесчаненности. Встречается дресва. Сложение рыхлое, слой сыпучий, опесчаненный легкий или средний суглинок. Не вскипает от HCl. Карбонаты в диффузной форме, как правило, обнаруживаются в подгумусовом горизонте. Верхняя граница вскипания колеблется, в среднем, на глубине от 18 до 23 см.

Иллювиально-карбонатный горизонт (Bca) небольшой мощности и залегает в среднем на глубине от 20 до 44 см. Мощность этого горизонта несколько больше на гари с лиственницей относительно других участков. Чаще всего сухой. Неоднородная окраска с преобладанием бурой, коричнево-охристой и красноватой. Встречаются сизые прослои и пятна. Уплотненный опесчаненный легкий суглинок. Неясно выраженная структура с признаками ореховатости и комковатости. Обильные карбонаты в диффузной форме, бурное вскипание от HCl. Постепенно переходит в горизонт BCsa, имеющий границы от 30 до 54 см. Мощность этого горизонта на пожарищах на 2–3 см меньше, чем в других вариантах.

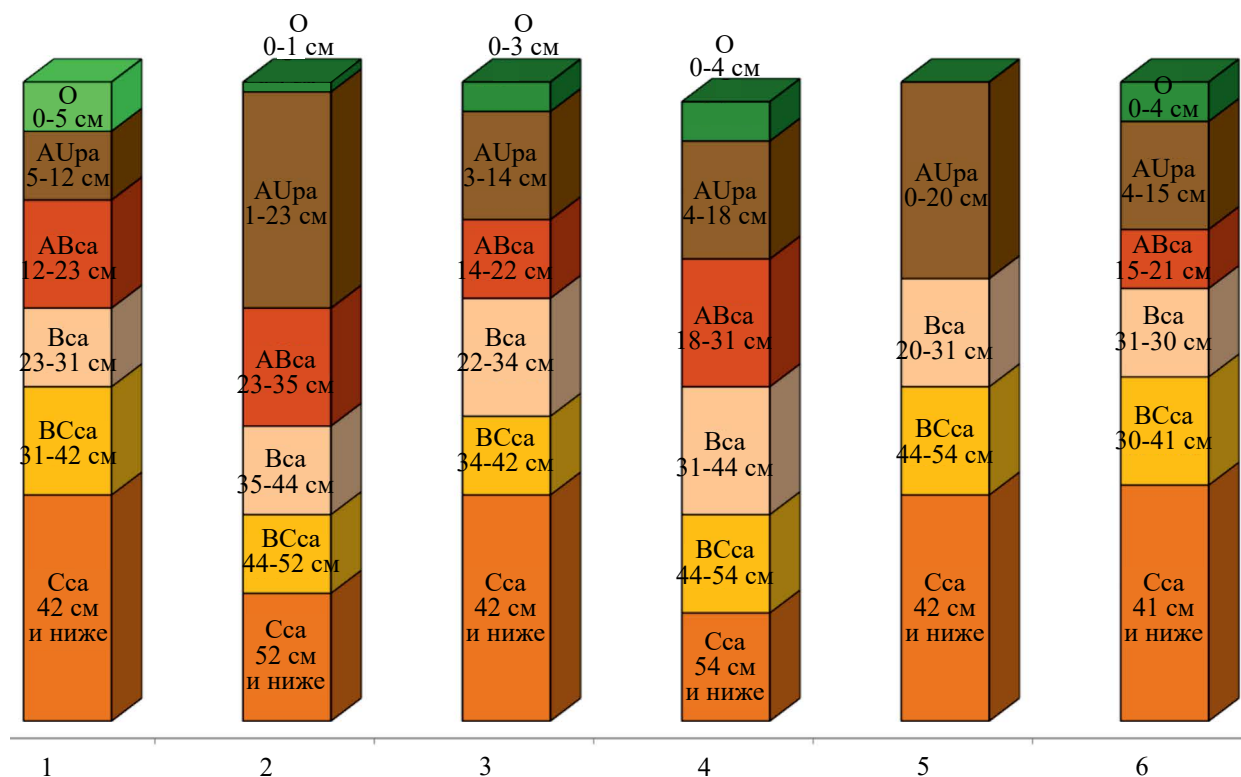


Рис. 2. Строение профилей почв под искусственными насаждениями в прибрежной зоне озера Шира: 1 – контрольный участок для вариантов с лиственницей и вязом, 2 – участок для вариантов ПВР и ПВМ, 3 – участок для вариантов ПЛР и ПЛМ, 4 – участок для вариантов ГЛР и ГЛМ, 5 – контрольный участок для варианта с сосной, 6 – участок для варианта ГСР.

Горизонт Сса (материнская почвообразующая порода) залегает в среднем на глубине 41–54 см. Более свежий или увлажненный по сравнению с вышележащими горизонтами. Окраска очень неоднородная, преимущественно красновато-коричневая с палевым оттенком и наличием желтоватых и ржаво-охристых пятен и прослоек. Плотный. Опесчаненный легкий суглинок с примесью дресвы и щебня. Корни единичные. Карбонаты обильные в диффузной форме.

Почвы объектов исследования формируются в совершенно идентичных геоморфологических условиях. Разрезы, заложенные в разных точках массива склона западной экспозиции, показали абсолютную идентичность почв, которая при полевой диагностике доказывается однотипностью строения почвенных профилей и морфологических признаков генетических горизонтов. Наблюдаемые некоторые различия мощности генетических горизонтов в профилях почв связаны с выраженностью микрорельефа, влияющего на пространственное варьирование признаков и свойств, характерное для почв Хакасии, обусловленное мерзлотными явлениями и процессами дефляции. Установлено, что почва участков пожарищ и гарей не имела принципиальных отличий.

Гидротермические и химические характеристики почвы исследуемых пробных площадей. По литературным данным, реакция среды по величине pH_{H_2O} до пожара на вершине и у подножия склона была близка к нейтральной или слабощелочной (6.8–7.9) [31]. Анализ актуальной кислотности почвенных образцов изучаемых пробных площадей показал сдвиг величины pH_{H_2O} в щелочную сторону: данный показатель колеблется в диапазоне 6.92–8.6 ед. О подщелачивании почвенного раствора после пожара известно из работ [5 39, 41]. Также дополнительным фактором увеличения щелочности почвы исследуемых участков может являться следующее. По составу вода озера Шира слабощелочная, сульфатно-хлоридная, натриево-кальциевая, с повышенным содержанием магния, соленость ее составляет 12–30 г/кг [27]. Поскольку искусственные насаждения непосредственно на береговой линии были уничтожены пожаром и вырублены, произошло увеличение воздушного переноса соледержащих водных частиц с ветром на прилегающие территории (т.е. импัลверизация солей). Полагаем, что за счет грунтовых вод соли не могли в большом количестве поступать в профиль почвы, так как восходящие токи были ослаблены из-за уничтожения

древесной растительности, которая повышала их уровень путем мощного подтягивания корневой системой.

В вегетационные периоды 2022 и 2023 гг. отмечены, соответственно, минимальные и максимальные показатели влажности и температуры почвы. При этом варианты КГС и ГСР характеризовались меньшим содержанием влаги в почвенных образцах, а КЛВ — повышенной температурой относительно других участков.

Термическое воздействие на органогенные горизонты почвы приводит к значительным изменениям в содержании соединений доступного азота и фосфора. Максимальное количество этих питательных элементов отмечается в первые месяцы после пожара [16].

Наблюдаемое уменьшение содержания гумуса, общего азота и подвижного фосфора в почве приозерных насаждений озера Ши́ра отображает постпирогенные сукцессии напочвенного покрова и почвенной биоты (табл. 2). После пожара 2015 г. за счет выгорания органического вещества (как наземных растительных остатков, так и мортмассы корней, а также мезобиоты) содержание гумуса в 2017 г. оставалось низким. Азот и фосфор, являясь биофильными элементами, входящими в состав органического вещества, также подвержены отрицательному воздействию высоких температур при пожарах. Кроме того, при этом резко подавлены процессы минерализации органического вещества за счет снижения активности почвенного микробного сообщества.

В исследованиях на протяжении восьми лет после термического воздействия наблюдается, как правило, снижение содержания аммонийного азота в 2.3–5.2 раза относительно допожарных значений, и лишь в отдельных вариантах отмечен некоторый рост этого показателя. Можно предположить, что это связано с активным потреблением аммонийного азота разросшейся травянистой растительностью на участках с горящими и непосредственно древесными растениями в процессе их восстановления после пожара на участках с пожарными. Также в 2017 г. отмечено уменьшение значений P_2O_5 по сравнению с 2014 г. и лишь в двух вариантах (ГЛР и ПЛР) содержание подвижного фосфора превышало допожарные значения. По-видимому, на данных участках аккумулировалось большее количество золы — источника фосфора. В работе [3] также указывается на уменьшение содержания $N-NH_4$ и P_2O_5 в почвах лесных насаждений после пожара. Некоторое увеличение содержания подвижного фосфора (и даже возвращение к изначальным показателям) может говорить о начале восстановления связи растение–почва–микроорганизмы в нарушенной пожарами экосистеме. Об этом свидетельствует и увеличение содержания гумуса.

К 2023 г. постепенное повышение содержания гумуса и активизация процессов минерализации объясняются не только давностью пожара, но и возобновлением вегетирующих органов всех растений, а также оживлением деятельности мезо- и микробиоты, что положительно отражается на аккумуляции гумуса и элементов биофилов. Следует отметить, что слабый темп восстановления содержания гумуса и биофильных элементов в контрольных вариантах и под посадками сосны, возможно, связан с пролонгированным послепожарным угнетением роста наземной растительности (надземной части и корней), а также мезобиоты, у которой существенно снизилась кормовая база. Это приводит к ограниченному поступлению органических остатков в почву, снижению активности минерализации и гумификации.

Во всех вариантах отношение $C : N$ и содержание общего азота увеличивается с 2017 к 2023 гг. (кроме вариантов КГС и КЛВ соответственно). Можно предположить, что уменьшение валового и подвижного азота в почве КЛВ обусловлено как климатическим фактором, так и тем, что напочвенная растительность данного участка активнее потребляет доступные формы азота.

Биологическая активность агрозема темного аккумулятивно-карбонатного на участках гари и пожарных в приозерных насаждениях оз. Ши́ра. Микробиологическая активность почвы. В первый год (2015 г.) после пожара за счет прогорания почвы и поступивших обгоревших растительных остатков, золы и пепла на всех исследуемых участках, в том числе и в контрольных, были довольно высокие значения микробной биомассы (МБ) и интенсивности микробного дыхания (БД). Значения МБ в разные месяцы вегетационного сезона, как под насаждениями, так и в контроле, доходили до 3458 (ЛПР) и 2737 мкг С/г почвы (КЛВ), а БД — до 12.23 и 10.12 мкг $C-CO_2$ /мг С (ч г) соответственно. Высокие значения МБ связаны с присутствием С углей. Углерод микробной биомассы, безусловно, присутствует, но отделить его от С угля достаточно сложно. Известно, что недавно горевший напочвенный покров первоначально заселяется особыми группами бактерий и грибов — карботрофами, способными солибилизировать свежие угли, превращая их в коллоидные почвенные растворы, осваиваемые затем другими группами почвенных организмов [52].

Спустя два года после пожара (2017 г.) происходит частичное срабатывание/освоение углей почвенной микробиотой и растениями, и значения МБ снижаются в 15 (КЛВ) и 6 раз (ПЛР). Также на протяжении всего периода исследований, по мере минерализации продуктов пиролиза, значения МБ и БД постепенно снижались от таковых 2015 г. и менялись в зависимости, как правило, от влажности почвы ($r = 0.5–0.7$ (МБ) и $r = 0.5$ (БД)),

Таблица 1. Температура (*t*), водородный показатель (pH_{H_2O}) и влажность (*W*) в 0–10 см слое агрозома аккумулятивно-карбонатного участков гари и пожара в приозерных насаждениях озера Шира, усредненные данные по сезонам 2018–2023 гг. (после ± приведена стандартная ошибка среднего арифметического) *n* = 3

Вариант	Год исследования															
	2018		2019		2020			2021			2022			2023		
	W, %	pH	W, %	pH	W, %	pH	t, °C	W, %	pH	t, °C	W, %	pH	t, °C	W, %	pH	t, °C
ПЛМ	21.0 ± 4.3	6.9 ± 0.1	17.7 ± 1.6	8.1 ± 0.4	12 ± 1.9	8.0 ± 0.2	15.5 ± 3.9	13.0 ± 5.6	7.2 ± 0.2	17.0 ± 6.0	12.6 ± 3.4	7.9 ± 0.6	16.7 ± 1.4	20.6 ± 12.5	7.9 ± 0.2	18.1 ± 1.1
ПЛР	20.4 ± 4.1	7.0 ± 0.0	19.9 ± 4.0	7.8 ± 0.2	12.0 ± 1.3	7.9 ± 0.0	17.0 ± 4.2	12.9 ± 4.0	7.2 ± 0.1	17.7 ± 5.5	13.0 ± 2.3	7.5 ± 0.4	15.0 ± 2.1	20.3 ± 11.9	7.7 ± 0.3	18.3 ± 1.4
ГЛМ	22.1 ± 3.9	7.2 ± 0.0	20.1 ± 4.9	7.9 ± 0.7	14.0 ± 2.1	8.4 ± 0.37	17.5 ± 4.6	16.9 ± 2.3	7.3 ± 0.2	16.9 ± 4.7	19.6 ± 4.4	7.7 ± 0.4	13.6 ± 2.4	26.3 ± 9.6	7.3 ± 0.3	17.1 ± 1.5
ГЛР	20.3 ± 2.8	7.1 ± 0.0	19.6 ± 4.6	7.4 ± 0.2	18.0 ± 1.1	7.3 ± 0.1	17.0 ± 4.2	17.3 ± 4.9	6.9 ± 0.2	16.0 ± 4.6	16.1 ± 7.6	7.4 ± 0.5	13.7 ± 2.8	25.8 ± 10.5	7.0 ± 0.5	17.8 ± 1.6
ПВМ	19.7 ± 3.9	7.0 ± 0.0	21.0 ± 2.1	8.4 ± 0.6	19.0 ± 1.1	8.6 ± 0.2	16.0 ± 3.5	17.6 ± 5.1	7.4 ± 0.1	17.3 ± 5.7	14.9 ± 5.7	7.8 ± 0.6	16.1 ± 2.2	23.0 ± 10.4	8.0 ± 0.2	17.1 ± 1.1
ПВР	20.8 ± 3.7	7.0 ± 0.0	21.0 ± 1.5	8.3 ± 0.6	18.0 ± 0.7	8.6 ± 0.2	15.5 ± 3.2	14.7 ± 4.9	7.2 ± 0.2	15.0 ± 5.0	14.6 ± 6.4	7.7 ± 0.5	15.0 ± 2.5	23.2 ± 10.5	7.8 ± 0.3	16.7 ± 1.0
КЛВ	18.8 ± 3.9	7.0 ± 0.0	16.7 ± 2.2	7.6 ± 0.3	14.3 ± 0.1	7.2 ± 0.2	18.0 ± 4.2	15.4 ± 4.9	6.8 ± 0.2	19.0 ± 6.8	15.3 ± 5.4	6.9 ± 0.3	17.2 ± 2.4	20.1 ± 8.7	7.1 ± 0.5	19.4 ± 1.3
ГСР	12.7 ± 5.0	7.1 ± 0.0	8.7 ± 2.8	7.5 ± 0.5	10.7 ± 0.3	8.0 ± 0.2	15.5 ± 3.9	15.7 ± 8.6	6.9 ± 0.2	15.8 ± 4.5	8.7 ± 4.2	7.6 ± 0.3	14.7 ± 2.1	18.5 ± 11.0	7.5 ± 0.3	17.5 ± 1.2
КГС	13.6 ± 1.6	7.1 ± 0.0	10 ± 1.2	7.5 ± 0.5	9.5 ± 1.1	7.6 ± 0.3	15.5 ± 3.9	10.5 ± 5.1	7.1 ± 0.3	16.0 ± 4.4	8.9 ± 2.8	7.3 ± 0.2	14.9 ± 2.5	21.3 ± 10.7	7.4 ± 0.4	16.5 ± 1.9
Среднее	18.8 ± 1.2	7.1 ± 0.0	17.2 ± 1.7	7.9 ± 0.1	14.2 ± 1.2	7.9 ± 0.2	16.4 ± 0.4	14.9 ± 0.8	7.1 ± 0.1	16.74 ± 0.4	13.7 ± 1.2	7.5 ± 0.1	15.2 ± 0.4	22.1 ± 0.9	7.5 ± 0.1	17.6 ± 0.3

Примечание. Коды вариантов описаны в разделе Объекты и методы, температуру почвы определяли с 2020 по 2023 гг.

Таблица 2. Свойства почв участков гари и пожарища в приозерных насаждениях озера, (после $\pm$ приведена стандартная ошибка среднего арифметического), $n = 3$

Вариант	Год отбора	Гумус, %	$C_{орг}$, %	$N_{общ}$, мг/100 г почвы	C : N	$N-NH_4$, мг/100 г почвы	P_2O_5 , мг/кг почвы
КГС	2014	9.1	—	—	—	9.2	104.4
	2017	2.4	1.3 ± 0.0	88.4 ± 2.3	15.8	2.8 ± 0.6	18.0 ± 0.4
	2023	3.9	2.2 ± 0.1	121.4 ± 3.0	11.3	2.1 ± 0.2	22.7 ± 0.6
ГСП	2014	6.6	—	—	—	13.7	53.4
	2017	2.3	1.4 ± 0.0	105.3 ± 2.5	13.0	2.1 ± 0.3	16.1 ± 0.3
	2023	2.4	1.4 ± 0.1	123.8 ± 2.7	18.0	2.3 ± 0.1	25.0 ± 0.3
ГЛМ	2014	4.2	—	—	—	6.3	51.1
	2017	2.3	1.4 ± 0.0	100.3 ± 2.5	13.6	3.9 ± 0.6	44.1 ± 0.7
	2023	2.8	1.6 ± 0.1	114.8 ± 4.1	14.2	2.3 ± 0.1	50.4 ± 1.2
ГЛР	2014	4.2	—	—	—	6.3	51.1
	2017	2.1	1.2 ± 0.0	96.9 ± 2.2	12.8	3.2 ± 0.6	66.9 ± 2.8
	2023	3.1	1.8 ± 0.1	118.9 ± 4.4	15.0	2.5 ± 0.3	52.1 ± 6.7
ПЛМ	2014	4.2	—	—	—	6.3	51.1
	2017	2.3	1.3 ± 0.0	110.7 ± 1.0	12.0	2.2 ± 0.2	31.0 ± 1.9
	2023	3.3	1.9 ± 0.1	117.7 ± 0.9	16.5	2.8 ± 0.7	51.1 ± 4.3
ПЛР	2014	4.2	—	—	—	6.3	35.1
	2017	2.3	1.4 ± 0.0	104.7 ± 2.3	13.0	4.3 ± 0.1	48.3 ± 2.5
	2023	3.5	2.0 ± 0.1	118.3 ± 3.9	17.0	2.3 ± 0.1	48.3 ± 3.0
ПВМ	2014	5.6	—	—	—	8.5	58.7
	2017	2.6	1.5 ± 0.1	93.4 ± 2.1	16.3	2.9 ± 0.4	29.4 ± 0.9
	2023	3.5	2.0 ± 0.1	115.2 ± 3.2	17.7	2.6 ± 0.6	28.5 ± 0.8
ПВР	2014	5.6	—	—	—	8.5	58.7
	2017	2.7	1.6 ± 0.1	116.0 ± 2.7	13.4	2.7 ± 0.4	33.9 ± 2.3
	2023	3.6	2.1 ± 0.1	119.4 ± 3.4	17.5	2.4 ± 0.6	33.0 ± 1.1
КЛВ	2014	7.3	—	—	—	9.4	74.9
	2017	2.4	1.4 ± 0.0	113.5 ± 4.6	12.3	3.0 ± 0.3	32.7 ± 3.7
	2023	2.6	1.5 ± 0.0	68.0 ± 3.7	22.0	1.8 ± 0.2	17.2 ± 0.4

Примечание. Данные за 2014 г. приведены по [32], прочерк — не определяли.

pH ($r = 0.78-0.86$ (МБ)) и вида древостоя (рис. 3а). В 2017–2018 гг. на поверхности почвы участков оставалось еще достаточно много неразложившихся обгорелых растительных остатков, что отражалось на содержании микробной биомассы и интенсивности микробного дыхания. В засушливом 2022 г. отмечали самые низкие значения почвенной влажности, а содержание МБ было уменьшено (в среднем 240 мкг С/г почвы) по сравнению с таковыми в 2021 и 2023 гг. На протяжении

послепожарных лет исследований наибольшие значения микробной биомассы отмечены в 2020 и 2023 гг. (в среднем 840 и 862 мкг С/г почвы). Содержание $C_{орг}$ с 2017 по 2023 гг. увеличилось в среднем в 1.32 раза. Однако доля $C_{мик}$ в $C_{орг}$ не изменилась за этот период и составила в среднем 0.024%.

Интенсивность микробного дыхания изменялась в зависимости от давности пожара от 16–4.4 до 2.3–3.5 мкг С–CO₂/(г ч) под разными вариантами. Значения микробного метаболического

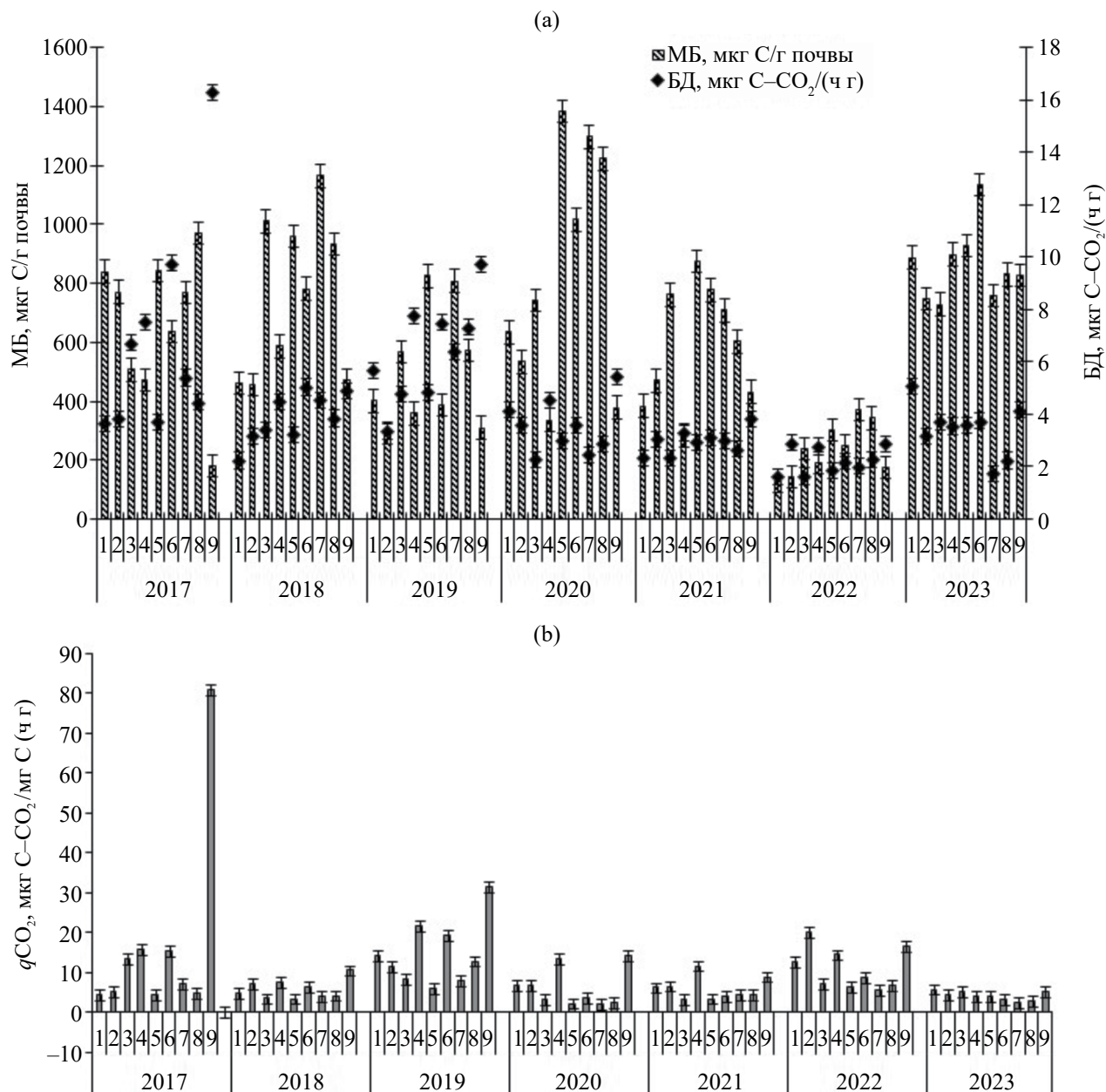


Рис. 3. Содержание микробной биомассы (МБ) и интенсивность базального дыхания (БД) (а) и динамика изменений значений микробного метаболического коэффициента ($q\text{CO}_2$) (б) в почве участков гари и пожарища в прибрежной зоне озера Ши́ра (средние сезонные значения 2018–2023 гг.). По горизонтальной оси обозначены варианты исследования: 1 – КГС, 2 – ГСР, 3 – ГЛМ, 4 – ГЛР, 5 – ПЛМ, 6 – ПЛР, 7 – ПВМ, 8 – ПВР, 9 – КЛВ.

коэффициента оставались высокими в течение периода исследований, например, в варианте КЛВ в 2017 г. значение $q\text{CO}_2$ достигало $80 \text{ мкг С-CO}_2/(\text{г С ч})$. В среднем, в разные годы значения $q\text{CO}_2$ варьировали в широких пределах ($9\text{--}15 \text{ мкг С-CO}_2/(\text{г С ч})$), а в 2023 г. отмечали наименьшие их значения ($2\text{--}5 \text{ мкг С-CO}_2/(\text{г С ч})$) (рис. 3б). Полагаем, что к 2023 г. в функционировании микробных сообществ в почве под лесными насаждениями наметилась тенденция к восстановлению. Судя по резким

колебаниям микробного метаболического коэффициента из сезона в сезон, микробные сообщества еще не восстановились до своей эколого-физиологической нормы.

Развитие и функционирование микробиомов в почве под лесными культурами также зависели от степени прогорания, количества обгоревших растительных остатков и вида древостоя. Максимальные значения общей численности микроорганизмов отмечены в 2021 и 2023 гг., где они колебались

от 28.19 ± 0.43 до 29.14 ± 0.6 млн КОЕ/г почвы (варианты ЛПМ и ЛГМ соответственно). Минимальные значения общей численности микроорганизмов приходятся на 2022 г., как и содержание МБ. Следует отметить, что данный год характеризовался наименьшими значениями температуры и содержания влаги в почве. Как указывалось выше, авторы располагают рядом данных по участкам КЛВ и ПЛР, полученным после пожара 2015 г. Средние значения общей численности микроорганизмов за вегетационный период 2015 г. были в целом сопоставимы с таковыми показателями 2018–2023 гг., и лишь в отдельные годы превышали в 2.4 (КЛВ) и 1.7 (ПЛР) раза. Однако для послепожарного года характерно безусловное доминирование представителей порядка *Actinomycetales* в почвенном микробном сообществе на протяжении всех месяцев вегетации, что подтверждается работами других исследователей [6, 36, 39, 56]. Доля актиномицетов в 2015 г. колебалась от 65.6 до 84 % от общей микробной численности, средние же значения за сезон составили 75.4 и 80% (табл. 3). Их преобладание в почве изучаемых вариантов (кроме КЛВ) отмечено и в 2017–2018 гг. В дальнейшем, как правило, доминировали неспоровые бактерии, доля которых в варианте КГС в 2020 г. достигала 81.8% от общей численности. Доля споровых бактерий находилась в пределах 11.8–41%. Самой малочисленной группой микроорганизмов были грибы 0.5–15.7%, встречавшиеся преимущественно в гифальной форме (дрожжи отмечались крайне редко).

В работе [6] показано, что после верховых пожаров в сосновых лесах в почвенном микробном сообществе резко возрастает доля кокковидных бактерий рода *Micrococcus* Cohn. Согласно ранее полученным данным в почве Ширинской степи в 2015 г. средняя доля указанных кокков в вариантах КЛВ и ПЛР составила 21.1 и 0.4% соответственно от общей численности микроорганизмов. В 2017 г. эти цифры снизились до 0.01 и 0.08% соответственно. В 2023 г. *Micrococcus* sp. не выявлялся.

Некоторые исследователи указывают на рост численности грамположительных бактерий отдела *Firmicutes* в постпирогенных почвах [39, 50]. Проведенные исследования в условиях степи свидетельствуют о противоположном: в первый год после пожара доля таких бактерий на участках КЛВ и ПЛР составляла 4.4–3.4% от общей численности, а к 2017 г. увеличилась в 3.9–4.5 раза соответственно.

В бактериальном комплексе почв споровые бактерии представлены родом *Bacillus* Cohn. (*Bacillus mesentericus* Trevisan, *B. mycoides* Flügge, *B. subtilis* Ehrenberg Cohn.), неспоровые – *Pseudomonas* Migula, *Serratia* Bizio, а кокковидные бактерии – родом *Micrococcus* Cohn. Среди актиномицетов встречались преимущественно представители рода *Streptomyces* Waksman and Henrici. Выявленные микромицеты принадлежали к следующим

родам: *Acremonium* Link., *Aspergillus* P. Micheli ex Haller, *Apiotrichum* Stautz (= *Hyalodendron* Diddens), *Cladosporium* Link, *Doratomyces* Corda, *Fumago* Pers., *Mortierella* Coem, *Mucor* Fresen, *Oidiobolus* Robak., *Paecilomyces* Bainier., *Penicillium* Link., *Phialophora* Melder, *Sarocladium* W. Gams & D. Hawksw (= *Cephalosporium* Corda), *Sphaerostilbella* (Henn.) Sacc. & D. Sacc., *Trichoderma* Pers., *Verticillium* Nees. Зачастую в почвенных образцах к концу вегетации увеличивалась доля грибов родов *Trichoderma* и *Penicillium* – активных деструкторов растительных остатков, увеличение мортмассы которых связано с отмирающим травяным покровом [21, 42, 48].

Изучение целлюлозолитических микроорганизмов показало, что их численность колебалась в пределах 0.2–1.97 млн КОЕ/г почвы. В первые годы после пожара помимо актиномицетов, доля которых достигала 99.96%, другие целлюлозолитические бактерии не обнаружены. Доля грибов в гифальной форме колебалась от 0.04 до 2.9% от общей численности всех целлюлозолитиков. В 2023 г. доля актиномицетов незначительно снизилась (до 93.7%), а других бактерий – увеличилась до 11%. Среди грибов доминировали представители отдела *Zygomycota*, в частности *Mortierella* sp. Также отмечены представители родов *Aspergillus*, *Doratomyces* Corda, *Fumago* Pers., *Penicillium*, *Stachybotrys* Corda, *Trichoderma*.

Анализ эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭТГМ) показал, что на протяжении периода исследований на всех участках доминировали олиготрофные формы (включая олигонитрофилов), доля которых находилась в пределах 55–76%. Содоминантами, как правило, выступали копиотрофы (8–33%), реже – гидролитики (8.2–29.6%) (табл. 4). Наблюдали также изменения в таксономическом составе внутри ЭТГМ. Так, в летние месяцы непосредственно после пожара (2015 г.) преобладающей группой микроорганизмов для всех ЭТГМ являлись актиномицеты, доля которых колебалась от 43% (гидролитики) до 89% (копиотрофы). Подобная ситуация наблюдалась в 2018 г. среди олиготрофных и копиотрофных форм, с последующим доминированием неспоровых и споровых бактерий. Установленные изменения качественного состава почвенного микробоценоза на фоне относительно сопоставимых численных показателей характерны для постпирогенного состояния экосистемы, когда многие ее свойства восстановились, но структура бактериального сообщества может отличаться от первоначальной [49].

Все изменения в постпирогенном микробоценозе, несомненно, обусловлены комплексом факторов, таких как: устойчивость к высоким температурам и способность формировать покоящиеся формы, необходимые для переживания неблагоприятных условий; наличием полифункционального ферментного аппарата, позволяющего быстро

Таблица 3. Представленность основных групп микроорганизмов на участках гари и пожарища в прибрежной зоне озера Шира, усредненные данные за 2018–2023 гг., %

Микроорганизмы	Вариант								
	КЛВ	ПВМ	ПВР	ПЛМ	ПЛР	ГЛМ	ГЛР	КГС	ГСР
2017									
Споровые бактерии	17.3 (4.4)	20.6	20.5	20.1	15.2 (3.4)	21.1	21.5	21.1	13.0
Неспоровые бактерии	33.5 (16.6)	32.9	39.2	39.3	47.4 (14.4)	35.4	36.4	39.1	40.0
Актиномицеты	47.7 (75.4)	45.2	38.9	39.4	35.4 (80)	41.9	38.4	36.6	42.8
Грибы	1.4 (3.6)	1.2	1.4	1.1	1.9 (2.2)	1.5	3.7	3.3	4.2
2018									
Споровые бактерии	19.2	14.1	18.6	11.8	22.4	20.1	18.3	13.9	15.2
Неспоровые бактерии	42.2	37.4	31.2	41.0	24.9	29.6	36.4	36.9	36.2
Актиномицеты	37.2	55.4	49.2	46.0	51.1	48.6	43.6	46.5	43.8
Грибы	1.4	1.1	1.0	1.2	1.6	1.7	1.7	2.7	4.8
2019									
Споровые бактерии	11.9	22.9	21.9	22.4	20.2	29.8	24.1	20.3	27.7
Неспоровые бактерии	60.5	48.2	36.4	34.3	39.4	37.9	46.9	50.7	38.7
Актиномицеты	26.7	28.3	40.5	42.1	38.6	30.7	25.9	27.3	25.7
Грибы	0.9	0.6	1.2	1.2	1.8	1.6	3.1	1.7	7.9
2020									
Споровые бактерии	24.7	18.0	18.6	20.4	37.2	21.9	21.5	15.5	19.3
Неспоровые бактерии	54.4	57.4	56.5	41.5	27.4	59.4	65.3	81.8	72.8
Актиномицеты	20.3	23.8	24.0	36.6	33.6	17.8	10.4	2.2	6.8
Грибы	0.6	0.6	0.9	1.5	1.8	0.9	2.8	0.5	1.1
2021									
Споровые бактерии	13.0	21.9	15.8	27.2	28.4	22.4	19.7	25.6	41.0
Неспоровые бактерии	69.6	49.8	52.2	60.0	33.5	57.7	56.4	70.3	49.5
Актиномицеты	16.8	27.5	31.0	11.9	35.4	18.5	21.9	3.6	5.2
Грибы	0.6	0.8	1.0	0.9	2.7	1.4	2.0	0.5	4.3
2022									
Споровые бактерии	13.0	13.8	12.5	17.8	13.9	15.5	22.1	22.3	17.9
Неспоровые бактерии	38.5	41.6	51.7	32.7	40.4	53.9	34.4	40.7	46.4
Актиномицеты	44.9	43.7	33.1	33.8	42.3	27.4	40.2	36.3	28.8
Грибы	3.6	0.9	2.7	15.7	3.4	3.2	3.3	0.7	6.9
2023									
Споровые бактерии	24.6	24.5	27.8	41.7	16.0	27.8	18.9	21.5	18.5
Неспоровые бактерии	52.6	43.3	40.2	30.5	43.7	58.3	56.5	65.8	67.5
Актиномицеты	21.4	31.3	30.6	26.8	37.5	13.2	22.8	12.1	10.8
Грибы	1.4	0.9	1.4	1.0	2.8	0.7	1.8	0.6	3.2

Примечание. В скобках приведены данные за 2015 г.

Таблица 4. Представленность эколого-трофических групп микроорганизмов на участках гари и пожарища в прибрежной зоне озера Шира, усредненные данные за 2018–2023 гг., %

Эколого-трофические группы микроорганизмов	Вариант								
	КЛВ	ПВМ	ПВР	ПЛМ	ПЛР	ГЛМ	ГЛР	КГС	ГСР
2017									
Гидролитики	10.7 (11.9)	18.6	7.7	8.9	18.1 (19.9)	12.4	23.7	16.9	13.6
Копиотрофы	13.3 (17.9)	14.1	22.0	27.6	12.8 (19.8)	19.1	8.0	18.5	16.3
Олиготрофы	76.0 (70.2)	67.3	70.3	63.4	69.1 (66.3)	68.5	68.3	64.6	70.1
2018									
Гидролитики	18.6	20.7	13.6	17.8	24.0	17.4	19.4	13.4	15.5
Копиотрофы	21.6	24.6	21.8	21.8	21.1	24.6	17.1	26.1	20.9
Олиготрофы	59.8	54.7	64.6	60.4	54.9	58.0	63.5	60.5	63.6
2019									
Гидролитики	8.2	15.0	16.0	15.4	15.4	15.0	19.7	16.6	19.7
Копиотрофы	24.2	28.6	28.5	27.7	29.4	32.6	22.4	21.1	25.8
Олиготрофы	67.6	56.4	55.5	56.9	55.2	52.4	57.9	62.3	54.5
2020									
Гидролитики	9.5	13.9	14.3	15.8	17.2	10.8	18.9	19.8	19.2
Копиотрофы	28.6	19.8	18.8	24.1	27.8	24.7	18.8	25.3	15.7
Олиготрофы	61.9	66.3	66.9	60.1	55.0	64.5	62.3	54.9	65.1
2021									
Гидролитики	18.3	10.0	12.9	20.6	16.5	19.0	20.5	15.9	23.6
Копиотрофы	19.5	27.7	24.4	17.9	26.1	18.4	21.5	31.7	30.3
Олиготрофы	62.2	62.3	62.7	61.5	57.4	62.6	58.0	52.4	46.1
2022									
Гидролитики	17.7	14.1	18.4	22.7	12.5	13.3	10.8	18.6	19.5
Копиотрофы	14.1	15.7	19.5	14.4	13.7	20.9	21.4	18.1	12.8
Олиготрофы	68.2	70.2	62.1	62.9	73.8	65.8	67.8	63.3	67.7
2023									
Гидролитики	15.9	10.3	21.3	28.7	11.6	10.0	12.3	29.6	10.8
Копиотрофы	20.6	27.4	19.9	16.7	20.0	22.3	19.4	22.0	16.7
Олиготрофы	63.5	62.3	58.8	54.6	68.4	67.7	68.3	48.4	72.5

Примечание. В скобках приведены данные за 2015 г.

адаптироваться к изменению концентрации питательных веществ, переходить на другие источники питания и функционировать при снижении их доступности.

Ферментативная активность почвы экспериментальных участков. Активность гидролитических ферментов под разными культурами варьировала в

течение пяти лет. Активность фосфатазы и инвертазы медленно нарастала с 2019 (0.22 и 29.2 мг/г) по 2021 годы (2.73 и 99.6 мг/г соответственно), при этом участки с гаями характеризовались меньшими показателями активности данных ферментов относительно пожарищ (табл. 5). Пик активности фермента углеводного обмена инвертазы, осуществляющего метаболизм сахаров, приходился на

Таблица 5. Активность ферментов почвы участков гари и пожарища в приозерных насаждениях озера Шира, усредненные данные за 2019–2023 гг. (после ± приведена стандартная ошибка среднего арифметического), *n* = 3

Код варианта	Гидролитические			Окислительно-восстановительные		Коэффициент гумификации, Кг
	уреаза, мг N-NH ₄ / г почвы	фосфатаза, мг P ₂ O ₅ / г почвы	инвертаза, мг глюкозы/ г почвы	полифенол-оксидаза	пероксидаза	
				мг 1.4 – бензохинона/г почвы		
2019						
КГС	2.0 ± 0	0.4 ± 0.1	61.2 ± 22	0.8 ± 0	0.8 ± 0.1	0.9
ГСР	2.5 ± 0.4	0.2 ± 0	38.4 ± 4.9	0.5 ± 0.1	1.2 ± 0.4	0.4
ГЛМ	1.9 ± 0.1	0.3 ± 0	29.2 ± 12.7	0.5 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.4
ГЛР	1.4 ± 0.5	0.5 ± 0	51.6 ± 9.4	1.2 ± 1.2	1.2 ± 0.2	1.0
ПЛМ	1.8 ± 0	0.7 ± 0.2	60.3 ± 13.9	0.8 ± 0.1	1.0 ± 0.1	0.8
ПЛР	1.6 ± 0.2	0.8 ± 0.2	66.3 ± 8.6	1.1 ± 0.1	0.9 ± 0	1.3
ПВМ	1.2 ± 0	0.6 ± 0.2	66.3 ± 2.2	1.2 ± 0.1	0.9 ± 0	1.4
ПВР	1.8 ± 0.5	0.7 ± 0	68.8 ± 9.2	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.3
КЛВ	2.1 ± 0.5	0.6 ± 0	60.6 ± 8.1	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0	1.3
2020						
КГС	1.4 ± 0.3	1.1 ± 0.3	73.9 ± 2.7	1.3 ± 0.3	1.0 ± 0.1	1.2
ГСР	1.8 ± 0.8	0.7 ± 0.3	63.7 ± 3.4	1.0 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.8
ГЛМ	1.5 ± 0.6	0.9 ± 0.2	54.4 ± 10.6	1.1 ± 0.3	0.9 ± 0.1	0.9
ГЛР	1.5 ± 0.6	0.6 ± 0.1	52.3 ± 5.8	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.2
ПЛМ	1.5 ± 0.5	1.1 ± 0.5	58.6 ± 3.7	1.4 ± 0.4	1.1 ± 0.1	1.1
ПЛР	1.8 ± 0.6	1.2 ± 0.5	65.9 ± 1.4	1.3 ± 0.4	1.1 ± 0.1	1.3
ПВМ	1.7 ± 0.5	0.8 ± 0.4	65.2 ± 2.0	1.6 ± 0.2	1.3 ± 0.2	1.3
ПВР	1.8 ± 0.6	1.4 ± 0.3	76.1 ± 5.0	1.5 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.3
КЛВ	1.5 ± 0.4	1.2 ± 0.4	74.9 ± 19.7	1.3 ± 0.3	1.2 ± 0.1	1.3
2021						
КГС	2.1 ± 0.2	2.7 ± 0.2	76.3 ± 7.5	2.4 ± 0.7	2.3 ± 0.9	1.1
ГСР	2.0 ± 0.1	1.5 ± 0.3	91.3 ± 4.4	1.8 ± 1.0	1.8 ± 1.0	1.0
ГЛМ	2.6 ± 0.1	2.4 ± 0.3	85.2 ± 6.4	1.8 ± 0.9	1.8 ± 1.0	1.1
ГЛР	2.3 ± 0.3	2.5 ± 0	84.8 ± 6.4	2.4 ± 0.8	2.5 ± 0.8	1.0
ПЛМ	2.6 ± 0.4	1.9 ± 0	99.6 ± 2.0	2.1 ± 0.5	2.0 ± 0.5	1.0
ПЛР	2.6 ± 0	2.4 ± 0.2	87.1 ± 3.9	2.7 ± 0.7	2.8 ± 0.7	1.9
ПВМ	1.9 ± 0.2	1.6 ± 0.1	71.4 ± 10.9	2.8 ± 0.7	2.9 ± 0.8	1.0
ПВР	2.5 ± 0.2	2.5 ± 0.3	76.8 ± 2.0	2.5 ± 0.9	2.5 ± 1.0	1.0
КЛВ	1.7 ± 0.3	2.6 ± 0.3	69.5 ± 1.2	2.5 ± 0.8	2.5 ± 0.8	1.0
2022						
КГС	4.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	49.4 ± 5.2	0.6 ± 0	0.7 ± 0	0.9
ГСР	4.8 ± 0.1	1.5 ± 0.2	54.8 ± 13.4	0.9 ± 0.3	1.1 ± 0.4	0.8
ГЛМ	5.4 ± 0.2	2.0 ± 0.3	55.2 ± 9.6	1.4 ± 0	1.7 ± 0.1	0.8

Окончание табл. 5.

Код варианта	Гидролитические			Окислительно-восстановительные		Коэффициент гумификации, Кг
	уреаза, мг N-NH ₄ / г почвы	фосфатаза, мг P ₂ O ₅ / г почвы	инвертаза, мг глюкозы/ г почвы	полифенол-оксидаза	пероксидаза	
				мг 1.4 – бензохинона/г почвы		
ГЛР	5.4 ± 0.1	2.0 ± 0.2	56.9 ± 8.2	1.4 ± 0.1	1.7 ± 0	0.8
ПЛМ	5.3 ± 0.1	1.7 ± 0.4	52.5 ± 0.1	1.4 ± 0	1.7 ± 0.1	0.8
ПЛР	6.1 ± 0.3	1.7 ± 0.1	53.3 ± 4.4	1.6 ± 0.1	1.9 ± 0.2	0.8
ПВМ	5.8 ± 0	1.8 ± 0.3	65.2 ± 1.4	1.3 ± 0	1.6 ± 0.1	0.8
ПВР	5.7 ± 0.6	1.6 ± 0.4	55.8 ± 15.1	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.4	1.0
КЛВ	4.4 ± 0.3	1.6 ± 0.2	66.1 ± 3.4	1.4 ± 0.3	1.4 ± 0.3	1.0
2023						
КГС	1.1 ± 0.2	2.4 ± 0.7	55.3 ± 18.0	1.0 ± 0.4	1.1 ± 0	0.9
ГСР	1.0 ± 0.2	1.3 ± 0.2	56.0 ± 13.7	1.4 ± 0.5	1.1 ± 0	1.3
ГЛМ	1.1 ± 0.1	2.4 ± 1.0	79.8 ± 1.9	1.1 ± 0.3	1.3 ± 0.1	0.9
ГЛР	0.9 ± 0	2.9 ± 0.5	78.6 ± 4.4	1.1 ± 0.4	1.4 ± 0.1	0.9
ПЛМ	1.0 ± 0	2.2 ± 0.1	78.5 ± 4.2	1.4 ± 0.5	1.6 ± 0	0.1
ПЛР	0.9 ± 0.1	2.3 ± 0.2	67.8 ± 2.9	1.2 ± 0.4	1.3 ± 0	0.9
ПВМ	0.9 ± 0.1	2.1 ± 0.6	83.7 ± 5.6	1.3 ± 0.5	1.2 ± 0.1	1.1
ПВР	1.0 ± 0.1	2.2 ± 0.8	76.3 ± 3.0	1.2 ± 0.4	1.3 ± 0.1	1.0
КЛВ	1.2 ± 0.3	2.2 ± 0.5	48.6 ± 8.9	0.7 ± 0.2	0.9 ± 0	0.8

2021 год и колебался в пределах 71.4–99.5 мг/г (варианты ПВМ и ПЛМ соответственно). Пик активности фермента фосфорного метаболизма – фосфатазы – приходился на 2023 г. с максимальными значениями в варианте ГЛР (почти до 3 мг/г). Обращает внимание, что 2021 и 2023 гг. характеризуются также наибольшими значениями общей численности микроорганизмов, о чем упоминалось выше.

Инвертаза как внеклеточная, так и связанная с микроорганизмами, всегда присутствует в почве как промежуточный продукт разложения органических веществ. В течение трех лет после пирогенного воздействия с помощью реакций поликонденсации и полимеризации происходило активное разложение микроорганизмами как специфических гумусовых веществ, так и неспецифических органических соединений в виде белков, аминокислот и фрагментов целлюлозы, что отражает активность инвертазы в исследуемой почве. К 2022 г. почвенная система начинает восстанавливаться, и активность ферментов верхних прогоревших слоев приходит в изначальное допожарное состояние. Фосфатаза накапливается преимущественно в верхних почвенных горизонтах за счет активизации биохимических процессов мобилизации органического

фосфора. Под действием высоких температур происходило не только сгорание гумуса, но и уменьшение содержания подвижного фосфора с непосредственным разрушением сопутствующих органических веществ. Недостаток фосфорсодержащих органических соединений для роста растений в первые три года после пожара восстанавливающаяся система стремилась восполнить за счет активности почвенных микроорганизмов, что и характеризовалось активностью фосфатазы в период с 2019 по 2021 гг.

Таким образом, после пожара 2015 г. наблюдалось замедление активности углеводного и фосфорного метаболизма почвы в приозерных насаждениях. В то же время активность уреазы, напротив, нарастала до 2022 г., достигая 6 мг/г (вариант ПЛР). Это свидетельствует об интенсификации процессов азотного обмена в постпирогенных почвах и может отражать не только сезонные климатические изменения, но и повышение интенсивности почвенных биологических процессов, связанных с восстановлением лесорастительной способности почвы приозерных насаждений. Ранее в южнотаежных сосняках Средней Сибири исследователи [2] отмечали положительное действие низкоинтенсивных пожаров на биогенность почвы.

То же можно сказать и об окислительно-восстановительном потенциале, диагностируемом по активности оксидоредуктаз. Полифенолпероксидазам отводится важная роль в формировании устойчивых к разложению гумусовых веществ, участвующих в превращениях соединений ароматического ряда. Они катализируют окисление моно-, ди- и трифенолов до хинонов в присутствии кислорода либо перекиси водорода [55]. Сообщается, что высокая активность оксидаз приводит к увеличению интенсивности минерализации органического вещества и уменьшению его содержания в почве [35]. Однако в текущих исследованиях максимум активности как полифенолоксидазы, так и пероксидазы приходится в основном на пожарища лиственницы и вяза в 2021 году (до 2.76 и 2.89 мг/г соответственно). В то же время наибольшее значение коэффициента гумификации (K_r) отмечено в 2019 г. в варианте ПВМ (1.36), что свидетельствует об удовлетворительных условиях для процессов гумусонакопления и гумусообразования. В течение последующих лет исследований данный показатель постепенно снижался, достигая значения 0.1 (вариант ПЛМ).

Анализ целлюлозоразлагающей способности почвы (ЦСП) показал, что в 2017 г. данный процесс протекал интенсивнее по сравнению с 2023 г. в среднем в 12.9 раза (рис. 4). При этом максимальное значение приходилось на вариант ГЛР (31%), а минимальное — на ГСР (0.9%). В 2023 г. именно на этих участках отмечалось наиболее активное целлюлозоразложение, показатели которого находились в диапазоне 10.3–10.8%, что обусловлено наличием мертвых корней лиственницы и сосны после пожара (рис. 5). В 2023 г. минимальными значениями ЦСП характеризовался вариант ПВМ (0.19%). Обнаружена слабая положительная корреляция между целлюлозоразлагающей способностью почвы и численностью грибов-целлюлозолизаторов ($r = 0.4$), а также отрицательная — с бактериями ($r = -0.4$).

Метод главных компонент, проведенный на основе биологических и химических параметров почвы исследуемых участков, показал различия между вариантами. На первую компоненту приходилось 99.8% общей дисперсии, на вторую — 0.1%. В плоскости этих двух первых компонент выделяются два облака, различия между которыми в большей степени определялись содержанием $C_{\text{мик}}$ (МБ) и K_r . В рамках каждого облака варианты различались по значению микробного метаболического коэффициента и активности инвертазы. Вариант ГСР, лежащий в левой полуплоскости первой компоненты, сильно отличался от всех остальных как по содержанию $C_{\text{мик}}$ и по $q\text{CO}_2$, так и активности инвертазы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зоне Ширинской степи (Республика Хакасия) под насаждениями сосны, лиственницы и вяза на агроземах аккумулятивно-карбонатных темных постагрогенных процессы восстановления после пожара 2015 г. протекают интенсивно и зависят от многих факторов: температуры, влажности, агрохимических характеристик и биологической активности почвы.

На пробных площадях, разделенных на участки гари и пожарища, в почве под насаждениями лесных культур наблюдаются удовлетворительные условия для процессов гумусонакопления и гумусообразования. Содержание гумуса и биофильных элементов в почве гарей и пожарищ, резко снизившееся после пожара, на восьмой год после пирогенного воздействия постепенно увеличилось. При этом для контрольных участков и под насаждениями сосны и вяза отмечен слабый темп восстановления, в то время как под лиственницей содержание гумуса и подвижного фосфора стремятся к допожарным значениям и даже превышают их. Установлено, что к 2023 г. значения актуальной кислотности почвы во всех исследуемых вариантах приближаются к допожарным.

Восстановление биологической активности почвы на исследуемых участках происходит неравномерно. На пожарищах восстановительные процессы протекают интенсивнее, чем на гарях, что связано с меньшим их повреждением при прогорании. Структура и функционирование микробиомов в почве под лесными культурами зависели от степени прогорания, количества обгоревших растительных остатков и вида насаждений. В первый год (2015 г.) после пожара за счет поступивших золы и пепла на всех участках (в том числе и в контрольных) были довольно высокие значения общей численности микроорганизмов, МБ и интенсивности БД, которые изменялись в течение послепожарных лет. Несмотря на то, что содержание $C_{\text{орг}}$ с 2017 по 2023 гг. в среднем увеличилось в 1.32 раза, вклад $C_{\text{мик}}$ в $C_{\text{орг}}$ не изменился за этот период и составил в среднем 0.024%.

В деструкции растительных остатков принимали активное участие в основном бактерии (актиномицеты и микрококки), численность которых существенно возросла в первые годы после пожара, особенно на гарях. По истечении нескольких лет после пожара разложение грубых растительных остатков и корневой системы становится доступным для освоения большему разнообразию микробных групп: увеличиваются доли популяций споровых бактерий родов *Bacillus*, *Streptomyces*, а также грибов родов *Mortiriella*, *Penicillium* и *Trichoderma*.

По совокупности ряда параметров (МБ, БД, $q\text{CO}_2$, pH, ферментативная активность, влажность и температура почвы, K_r , численность ЭТГМ) можно заключить, что почва пожарищ имеет сходные характеристики с контролем в верхней части склона

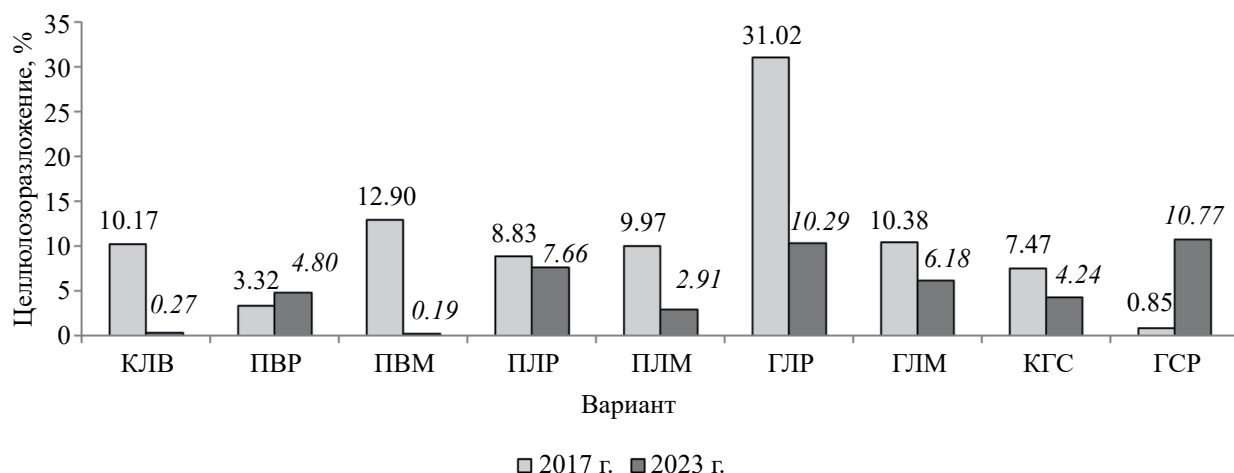


Рис. 4. Изменение целлюлозоразлагающей способности почвы участков гари и пожарища в 2017 и 2023 гг. в прибрежной зоне озера Шира.

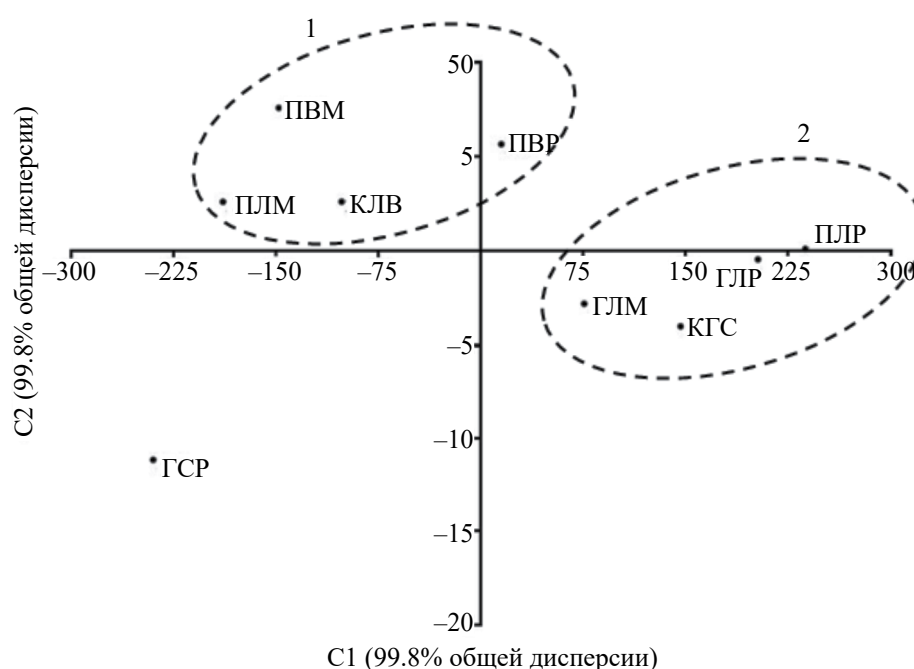


Рис. 5. Распределение параметров агрозема аккумулятивно-карбонатного опытных и контрольных вариантов участков гари и пожарища в плоскости двух главных компонент, полученных по основным химическим и микробиологическим характеристикам. Каждая точка характеризуется следующими почвенными параметрами: МБ, БД, $q\text{CO}_2$, рН, влажность и температура почвы, активность уреазы, протеазы, инвертазы, пероксидазы, полифенолоксидазы, коэффициент гумификации (K_f) и численность эколого-трофических групп микроорганизмов.

(участок КЛВ), и в то же время наблюдаются явные отличия от почвы под насаждениями на гари.

В целом постпирогенное состояние лесных насаждений на восьмой год после пожара характеризуется увеличением интенсивности почвенных биологических процессов после некоторого их спада, о чем свидетельствуют такие показатели как

повышение общей численности микроорганизмов, содержания микробной биомассы и ферментативной активности, значительное снижение микробного метаболического коэффициента, а также улучшение лесорастительной способности почвы, что проявляется в появлении подроста и свидетельствует о восстановлении приозерных насаждений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания FWES -2024-0029.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ананьева Н.Д.* Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
2. *Богородская А.В.* Влияние пожаров на микробные комплексы почв сосновых лесов Средней Сибири. Автореф. дис... канд. биол. наук. Красноярск, 2006. 21 с.
3. *Богородская А.В., Кукавская Е.А., Каленская О.П., Буряк Л.В.* Изменение микробиологических и физико-химических свойств почв после пожаров в сосновых и березовых лесах центральных районов Забайкальского края // Почвоведение. 2023. № 11. С. 1418–1436.
4. *Вальков В.Ф., Елисеева Н.В., Имгрунт И.И., Казеев К.Ш., Колесников С.И.* Справочник по оценке почв. Майкоп: Адыгея, 2004. 236 с.
5. *Габбасова И.М., Гарипов Т.Т., Комиссаров М.А., Сулейманов Р.Р., Суюндуков Я.Т., Хасанова Р.Ф. и др.* Влияние пожаров на свойства степных почв Зауралья // Почвоведение. 2019. № 12. С. 1513–1523. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19120049>
6. *Гладков Г.В., Чебыкина Е.Ю., Евдокимова Е.В., и др.* Восстановление почвенного микробиома в различных почвенных горизонтах после верхового и низового лесных пожаров // Экологическая генетика. 2020. Т. 18. № 3. С. 343–356.
7. *Гродницкая И.Д., Сенашова В.А., Антонов Г.И., Пашкеева О.Э.* Микробиологическая индикация почв лесных посадок в Ширинской степи // Лесоведение. 2022. № 3. С. 270–284.
8. *Гродницкая И.Д., Сенашова В.А., Антонов Г.И., Полякова Г.Г., Пашкеева О.Э., Пашенова Н.В.* Биоиндикация состояния темно-серой почвы в сосняках Красноярской лесостепи при антропогенном воздействии // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1173–1189.
9. *Елагин И.Н., Лобанов А.И.* Атлас-определитель фенологических фаз растений. М.: Наука, 1979. 95 с.
10. *Зонн С. В.* Почва как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 372–495.
11. *Иванов В.В.* Степи западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 288 с.
12. Инструментальные методы исследований почв и растений. Электронный учебно-метод. комплекс. http://www.kgau.ru/distance/2013/a2/011/00b_soderz.html (дата обращения: 24.01.2024).
13. *Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф.* Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 2003. 204 с.
14. *Карпачевский Л. О.* Роль биоценозов в формировании почв // Роль почвы в лесных биогеоценозах: XII. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1995. С. 38–52.
15. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
16. *Краснощекоев Ю.Н., Чередникова Ю.С.* Постпирогенная изменчивость лесных почв в горном Прибайкалье. Новосибирск: СО РАН, 2022. 164 с.
17. *Кулик К.Н.* Опустынивание земель и защитное лесоразведение в Российской Федерации // Опустынивание земель и борьба с ним. Абакан, 2007. С. 25–29.
18. *Курбатский Н. П.* Терминология лесной пирологии/Н. П. Курбатский // Вопросы лесной пирологии. 1972. С. 171–231.
19. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 303 с.
20. Методы оценки структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей. Методическое руководство / Под ред. Покаржевского А.Д. и др. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2003. 100 с.
21. *Мирчинк Т.Г.* Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 219 с.
22. *Опарин М.Л., Опарина О.С.* Влияние палов на динамику степной растительности // Приволжский экологич. журн. 2003. № 2. С. 158–171.
23. Практикум по агрохимии / Под ред. Минеева В.Г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. 689 с.
24. Практикум по микробиологии / Под ред. Нетрусова А.И. М.: Academia, 2005. 603 с.
25. *Родин Л.Е.* Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Ботанический журн. 1981. № 12. С. 1673–1684.
26. *Савин Е.Н.* Выращивание лесных полос в степях Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 102 с.
27. *Савичев О.Г., Гусева Н. В., Абдуллаев Б. Д.* Водный баланс системы озер Шира – Иткуль (Хакасия) // Вестник Томского гос. ун-та. 2015. № 391. С. 214–219. <https://doi.org/10.17223/15617793/391/34>

28. *Савостьянов В.К.* Опустынивание на юге Средней Сибири: современное состояние, борьба с ним, использование опустыненных земель, ближайшие задачи // Опустынивание земель и борьба с ним: матер. Межд. научн. конф. 16–19 мая 2006 г. Абакан, 2007. С. 50–57.
29. *Савостьянов В.К.* О деградации почв в регионах Средней Сибири за последние 30–35 лет // Совершенствование ведения сельскохозяйственного производства на опустыненных землях аридной зоны. РАСХН, Сиб. отд., НИИ аграрных проблем Хакасии, Тувинский НИИСХ, НИИ растениеводства и земледелия Монголии. Абакан, 2010. С. 89–95.
30. *Сорокин Н.Д., Молоков В.А.* Повышение приживаемости культур лиственницы в степных районах Хакасии // Лес. хоз-во. 1985. № 5. С. 55–57.
31. *Сорокина О.А.* Трансформация плодородия почв под лесными насаждениями на сопряженных элементах рельефа в степях Хакасии // Лесоведение. 2017. № 1. С. 60–72.
32. *Сорокин Н.Д., Сорокина О.А., Сенашова В.А.* Биогенность почв как показатель устойчивости искусственных лесных насаждений в сухостепных условиях Хакасии // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2017. № 3. С. 329–336.
33. Степные пожары и управление пожарной ситуацией в степных ООПТ: экологические и природоохранные аспекты. Аналитический обзор. / Под ред. Смелянского И.Э. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2015. 144 с.
34. *Хазиев Ф.Х.* Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.
35. *Якушев А.В., Кузнецова И.Н., Благодатская Е.В., Благодатский С.А.* Зависимость активности полифенолпероксидаз и полифенолоксидаз в современных и погребенных почвах от температуры // Почвоведение. 2014. № 5. С. 590–596.
36. *Abbasian F., Lockington R., Mallavarapu M., Naidu R.A.* Comprehensive review of aliphatic hydrocarbon biodegradation by bacteria // Appl. Biochem. Biotechnol. 2015. V. 176. P. 670–699.
37. *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. P. 314–322.
38. *Anderson T.H., Domsch K.H.* Application of ecophysiological quotients (qCO_2 and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories // Soil Biol. Biochem. 1990. V. 22. P. 251–255.
39. *Aponte H., Meli P., Butler B., Paolini J., Matus F., Merino C., Cornejo P., Kuzyakov Y.* Microbial Community-Level Physiological Profiles and Genetic Prokaryotic Structure of Burned Soils Under Mediterranean Sclerophyll Forests in Central Chile // Front. Microbiol. 2022. V. 13. 824813. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.824813>
40. *Barnet H.L., Hunter B.B.* Illustrated Genera of Imperfect Fungi. Minnesota: American Phytopathological Society, 1999. 218 p.
41. *Blank R.R., Allen F., Young J.A.* Growth and elemental content of several sagebrush-steppe species in unburned and post-wildfire soil and plant effects on soil attributes // Plant and Soil. 1994. V. 164. P. 35–41. <https://doi.org/10.1007/BF00010108>
42. *Chigineva N.I., Aleksandrova A.V., Marhan S., Kandel' E., Tiunov A.V.* The 410 importance of mycelial connection at the soil–litter interface for nutrient translocation, 411 enzyme activity and litter decomposition // Appl. Soil Ecology. 2011. V. 51. P. 35–41.
43. *Fritze H., Pennanen T., Pietikainen J.* Recovery of soil microbial biomass and activity from prescribed burning // Can. J. Forest Res. 1993. V. 23. № 7. P. 1286–1290.
44. *Grasso G.H., Ripabelli G., Sammareo M.L., Mazzoleni S.* Effect of heating on the microbial population of grassland soil // Int. J. Wildland Fire. 1996. V. 6. № 2. P. 67–70.
45. *Gregersen T.* Rapid method for distinction of gram-negative from grampositive bacteria // Eur. J. Appl. Microbiol. Biotechnol. 1978. V. 5. P. 123–127.
46. *Holden S.R., Rogers B.M., Treseder K.K., Randsen J.T.* Fire severity influences the response of soil microbes to a boreal forest fire // Environ. Res. Lett. 2016. V. 11. № 3. P. 035004.
47. *Moya D., Gonzalez-De Vega S., Lozano E. et al.* The burn severity and plant recovery relationship affect the biological and chemical soil properties of *Pinus halepensis* Mill. stands in the short and mid-terms after wildfire // J. Environ. Managem. 2019. V. 235. P. 250–256. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.01.029>
48. *Petrovič M., Briški F., Kaštelan-Macan M.* Biosorption and biodegradation of humic substances by *Trichoderma viride* // Prehrambeno-tehnology biotechnology reviews. 1993. V. 31. P. 145–149.
49. *Pérez-Valera E., Goberna M., Verdú M.* Fire modulates ecosystem functioning through the phylogenetic structure of soil bacterial communities // Soil Biol. Biochem. 2019. V. 129. P. 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.11.007>
50. *Rodríguez J., González-Pérez J.A., Turmero A., Hernández M., Ball A.S., González-Vila F.J., et al.* Physico-chemical and microbial perturbations of Andalusian pine forest soils following a wildfire // Sci. Total Environ. 2018. V. 634. P. 650–660. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.028>
51. *Sadeghifar M., Agha A.B.A., Pourreza M.* (2020). Comparing soil microbial eco-physiological and enzymatic response to fire in the semi-arid Zagros woodlands. Appl. Soil Ecol. 2020. V. 147. P. 103366. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103366>
52. *Ghani M.J., Rajoka M.I., Kalsoon Akhtar.* Investigations in fungal solubilization of coal: mechanisms and significance // Biotechnology and Bioprocess Engineering. 2015. V. 20. P. 634–642. <http://doi.org/10.1007/s12257-015-0162-5>

53. Sharma P., Pajni S., Dhillon N., Vadehra D.V., Dube D.K. Limitation of congo-red staining techniques for the detection of cellulolytic activities // *Biotechnol. Lett.* 1986. V. 8. P. 579–580.
54. Sharma U., Garima, Sharma J.C., Devi M. Effect of Forest fire on soil nitrogen mineralization and microbial biomass: A review // *J. Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2017. V. 6. № 3. P. 682–685
55. Sinsabaugh R.L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. P. 391–404.
56. Song M., Peng W.X., Zeng F.P. et al. Spatial patterns and drivers of microbial taxa in a karst broadleaf forest // *Front Microbiol.* 2018. V. 9. P. 1691. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01691>
57. Sparling G.T. The substrate-induced respiration method // *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. London: Acad. Press, 1995. P. 397–404.
58. Watanabe T. Pictorial atlas of soil and seed fungi: morphologies of cultured fungi and key to species. Boca Raton: CRC Press, Inc., 2002. 506 p.
59. 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
60. Wüthrich C., Schaub D., Weber M., Marxer P., Conedera M. Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland // *Catena*. 2002. V. 48. № 3. P. 201–215.

Post-Pyrogenic Restoration of Soil Biological Activity of Artificial Forest Plantations in the Arid Zone of the Shirinsky Steppe of The Republic of Khakassia

V.A. Senashova^{1,*}, O.A. Sorokina², G.I. Antonov¹,
O.E. Pashkeeva¹, and I.D. Grodnitskaya¹

¹*Sukachev Institute of Forestry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

²*Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, 660049 Russia*

*e-mail: vera0612@mail.ru

In the coastal zone of Lake Shira (Republic of Khakassia), in forty-year-old artificial forest plantations of Siberian larch, elm and Scots pine growing on dark light and medium loamy accumulative-calcareous agrozem (Chernozems), the state of microbial communities in the soil, as well as the degree of their degradation and the production ability after strong ground fire 2015 were assessed. Soil condition was investigated by physicochemical, microbiological, enzymological and respirometric research methods. In 2015 (after the fire), due to the significant supply of pyrogenesis products into the soil studied plots, high values of microbial biomass (MB, 3458 mg C/g soil) and intensity of microbial respiration (BR, 12.23 $\mu\text{g C-CO}_2/(\text{h d})$) were recorded. In the first years after the fire (2017–2019), a decrease in the content of humus and biophilic elements was observed in the soil, as well as a slowdown in the activity of carbohydrate and phosphorus metabolism. At the same time, in 2017 the highest level was recorded for the entire observation period cellulose-decomposing activity due to intensive mineralization of burnt plant residues. By 2023, a gradual increase in humus content and activation of mineralization processes led to an increase of the total number of soil microorganisms, the content of microbial biomass, and a significant decrease in the values of the microbial metabolic coefficient. All these marks indicate a tendency to restore the functional activity of the soil microbocenoses. It was shown that the soil biological activity in the postfire areas were restored faster than in the postconflagration areas, while the stand species influenced the main soil parameters, which differed from each other, as confirmed by principal component analysis.

Keywords: steppe fires, artificial plantings, soil microorganisms, chemical properties, microbial biomass, enzymatic activity