

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

УДК 630;221.01;630*114.68

ДИНАМИКА МИКРОБНОЙ БИОМАССЫ, ЕЕ СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ПОЧВАХ ПРИ ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИИ НА ВЫРУБКАХ ПИХТАРНИКОВ ЕНИСЕЙСКОГО КРЯЖА

© 2020 г. А. В. Богородская^а, *, А. С. Шишкин^а

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

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

Поступила в редакцию 19.04.2019 г.

После доработки 28.05.2019 г.

Принята к публикации 20.06.2019 г.

Изучена динамика микробной биомассы, ее структура и функциональная активность в почвах вырубок пихтарников южной тайги Енисейского края (Красноярский край), находящихся на разных стадиях естественных восстановительных сукцессий растительности. В верхних органо-минеральных горизонтах дерново-подзолистой почвы (Albic Glossic Retisol (Loamic, Cutanic, Ochric)) сукцессионной серии вырубок, восстанавливающихся через смену пихтарников на производные березняки, выявлен рост содержания углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) и интенсивности базального дыхания от свежей вырубки к стадии листовенного жердняка, в профиле которого наиболее высокие общие запасы $C_{\text{мик}}$ (170 г С/м^3) и микробная продукция CO_2 ($528 \text{ мг CO}_2\text{-С/м}^3 \text{ ч}$), превышающие контроль на 80–85%. В гумусово-аккумулятивном горизонте названного ряда вырубок отмечена тенденция снижения как доли грибного субстрат-индуцированного дыхания, так и отношения грибы/бактерии по сравнению с контролем. В средневозрастных листовенных насаждениях с темновойным подростом все рассматриваемые параметры микробных комплексов снижаются, но продолжают превышать контроль. В профиле дерново-подзолистой почвы лесовосстановительной серии без смены пород за 8-летний период отмечен тренд уменьшения $C_{\text{мик}}$ и базального дыхания и уже на стадии пихтового жердняка приближение всех эколого-функциональных параметров микробного комплекса к контрольному мелкотравно-зеленомошному пихтарнику.

Ключевые слова: пихтовые насаждения, вырубки, дерново-подзолистые почвы, базальное дыхание, соотношение грибы/бактерии, запас углерода микробной биомассы, микробное продуцирование CO_2

DOI: 10.31857/S0032180X20010050

ВВЕДЕНИЕ

Лесозаготовительные мероприятия являются одним из главных антропогенных факторов, нарушающих экологическую обстановку и запускающих процесс вторичных сукцессий лесов, направленность которых определяются лесорастительными условиями и технологией лесозаготовки [12, 17, 34].

Влияние сплошной рубки леса на почвы определяется трансформацией режимов света, тепла, влаги, увеличением запасов и изменением химического состава растительного опада, а также влиянием лесозаготовительной техники [5–7, 12–15, 18, 21–23, 33]. Отмечено, что эволюция почвенных свойств зависит от степени повреждения почвы, направленности и скорости восстановительных сукцессий растительности [13, 23, 32].

Вторичные послерубочные сукцессии почв по глубине воздействия предложено разделить на поверхностные и турбогенные [33]. К первому подтипу относят динамику почв в ходе естественного возобновления растительности на пашке, где нет прямого физического воздействия лесозаготовительной техники; к турбогенным – изменения при возобновлении растительности на трелевочных волоках, погрузочных площадках и других элементах лесозаготовительной инфраструктуры, трансформирующих верхние горизонты почв и приводящие к переуплотнению и перемешиванию подстилок, порубочных остатков и минеральных горизонтов почв [12]. На примере сильноминерализованных участков свежих вырубок пихтарников южной тайги Енисейского края (Красноярский край) показаны последствия механизированных лесозаготовок: в первые годы ухудшаются

водно-физические свойства почв, снижаются запасы гумуса и доступных форм питательных элементов, происходит резкое изменение активности функционирования микробных комплексов почв и направленности процессов трансформации органического вещества: численность гетеротрофных микроорганизмов почвы снижена в 10–15 раз, а активность почвенных ферментов – в 4–10 раз [5, 26]. Морфологические и физико-химические изменения свойств почв на механически нарушенных участках лесосек могут сохраняться до 100 и более лет [13, 18, 33].

Вырубки и вывоз древесины в зимний период приводят к меньшим нарушениям не только наземного растительного покрова, но и верхних органогенных и органо-минеральных горизонтов почвы [35].

Лесовосстановление пихтовых вырубок южной тайги Енисейского края чаще идет через смену пород (береза), под пологом которой примерно к 20-ти годам формируется подрост темнохвойных пород [6]. В первые годы после рубки роль основного эдификатора ценоза переходит к растениям напочвенного покрова [12]. Увеличивается поступление азота, кальция, магния и других элементов в составе быстро минерализуемых компонентов травянистого и листового опада и скорости его вовлечения в биогеохимический цикл. До смыкания крон древостоев лидирующая роль в поступлении растительного опада остается за растениями напочвенного покрова, состав и проективное покрытие которых изменяются в зависимости от микроклиматических условий и типа вырубок [14, 32].

Для ранней диагностики состояния почв при антропогенном или техногенном нарушении и определения критических пределов ее сбалансированного функционирования в настоящее время применяют биологические параметры [26]. Содержание микробной биомассы в почве, ее структуры (соотношение грибов и бактерий) и функциональной активности (базальное дыхание) являются основными параметрами в экологических исследованиях, в том числе и при различных сценариях лесопользования [1, 10, 25, 29, 40].

Цель исследований заключалась в изучении динамики микробной биомассы, соотношения в ней эукариотного и прокариотного компонентов и ее минерализационной активности в почвах вырубок пихтарников южной тайги Енисейского края, находящихся на разных стадиях естественных восстановительных сукцессий растительности.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования разновозрастных сплошнолесосечных вырубок проводили в Приенисейской провинции Приангарского понижения Енисей-

ского края [20]. По лесорастительному районированию территория находится в северной части Южно-Приенисейского округа южно-таежных сосновых и темнохвойных лесов [16]. Округ расположен в самой южной части Приенисейской провинции на правобережье р. Енисей, где преобладают полидоминантные спелые и перестойные темнохвойные леса, в основном представленные пихтовыми насаждениями с фрагментами перестойных кедровников. В последние 50 лет леса округа интенсивно эксплуатируются.

Среднегодовая температура воздуха на исследуемой территории изменяется в пределах от минус 2.6 до плюс 0.9°C, средняя температура января – от минус 23.0 до минус 17.0°C, июля – от 16.1 до 19.9°C [28]. Среднегодовое количество осадков достигает 640 мм, около 70% из них выпадает в жидком виде [27]. Мощный снежный покров (90–180 см) предохраняет почвы от глубокого промерзания [9].

Микробиологические исследования почв на вырубках проводили в 2008–2016 гг. на постоянных пробных площадях (ПП) (58°27' N, 93°16' E) в процессе выполнения комплексных (гидрологических, почвенных, геоботанических, лесоводственных, зоологических) исследований.

Вырубки подбирали для двух сукцессионных серий: с сохранением темнохвойного подроста и без сохранения – с листовым возобновлением и последующей подпологовой сменой на темнохвойные породы. Возрастной ряд вырубок включал свежие лесосеки, листовые несомкнувшиеся и сомкнувшиеся молодняки, листовый и темнохвойный жердняки (35 лет), а также средневозрастные темнохвойные и листовые насаждения. Для сравнения сукцессионных процессов на вырубках с фоновым состоянием насаждений подобран пихтарник мелкотравно-зеленомошный (табл. 1). Рубку проводили по одной технологии: агрегатными машинами, сплошная, пасека-ми, зимняя с площадью лесосек 150–200 га.

Исследуемые насаждения формируются на дерново-подзолистых тяжелосуглинистых почвах (Albic Glossic Retisol (Loamic, Cutanic, Ochric)) [19, 34]. Профиль почв четко дифференцирован по генетическим горизонтам: O–AY–EL–BEL–BT–C.

Для микробиологических анализов в конце августа–начале сентября из почвенных прикопок отбирали образцы послойно до 50 см из органогенного горизонта (O), гумусово-аккумулятивного (AY) и минеральных горизонтов (EL(AEL), BEL и BT). Прикопки располагали на пасеках, где влияние лесозаготовительной техники было минимальным.

Отбор почвенных образцов сопровождали определением влажности почвы на момент взятия образцов (термовесовым методом), температуры почвенных слоев (портативным термомет-

Таблица 1. Основные характеристики пробных площадей

№ ПП	Год проведения рубки	Тип сообщества	Состав древостоя*	Мощность подстилки**, см
1	2008	Разнотравно-вейниковый лесной луг с листовным возобновлением	10Б + ПЕ	6/2.5
2	2003	Березняк кипрейно-вейниково-малинниковый (молодняк)	10Б + ПЕ	5/4
3	1998	Березняк кипрейно-вейниковый (молодняк)	10Б + ОсЕП _с **	7/6
4	1978	Березняк вейниково-разнотравный с микрогруппировками зеленых мхов (жердняк)	6БЗП1П _с	3/3
5	1950	Осинник с пихтой во втором ярусе разнотравный	10Ос + Б, П8ПЕК	–/2
6	1978	Пихтарник с березой разнотравно-зеленомошный (жердняк)	7ПЗБ + П _с	2.5/2
7	1950	Пихтово-еловый разнотравно-вейниковый	8П2Е + К	–/1.6
Контроль	Более 150	Пихтарник мелкотравно-зеленомошный	10П + КОсБ	1.5/2

* Б – береза; П – пихта; Е – ель; Ос – осина; К – кедр; П_с – сохранный подрост пихты.

** Данные за 2008/2016 гг. Прочерк – нет данных.

ром Checktemp) и плотности (буром Качинского). Для анализов использовали свежие образцы, хранившиеся при +5°C не более 2–3 недель.

Определяли содержание микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) методом субстрат-индуцированного дыхания [1, 36]. В стеклянные флаконы (250 мл) помещали 2 г почвы без корней или 1 г подстилки без крупных растительных остатков, добавляли 0.2 мл глюкозо-минеральной смеси (ГМС, мг/мл: глюкоза – 200; K_2HPO_4 – 20; $(NH_4)_2SO_4$ – 20), герметично закрывали резиновыми пробками и инкубировали при 22°C в течение 3–4 ч, что соответствует лаг-периоду роста микробной популяции [1]. $C_{\text{мик}}$ определяли путем пересчета скорости субстрат-индуцированного дыхания (СИД) по формуле [36]:

$$C_{\text{мик}} (\text{мкг С/г почвы}) = \\ = (\text{мкл } CO_2 / (\text{г почвы ч})) 40.04 + 0.37.$$

Базальное дыхание (БД) почвы измеряли по скорости выделения CO_2 почвой за 24 ч инкубации при 25°C [1]. Определение CO_2 проводили хроматографически, как описано для определения СИД, только вместо раствора ГМС вносили воду. Интенсивность базального дыхания выражали в мкг CO_2 –С/(г ч).

БД и СИД определяли по разности концентраций CO_2 в начале и конце инкубации при помощи газового хроматографа Agilent Technologies 6890N, снабженного пламенно-ионизационным детектором и метанатором (Hewlett-Packard, США). Во время анализа использовали колонку Supelco 10182004 из нержавеющей стали с внутренним диаметром 3.175 мм, длиной 1828.8 мм. Адсор-

бент – 80/100 Porapak Q. Рабочие параметры хроматографа Agilent 6890N: температура термостата колонки – 80°C, поток газа-носителя (гелия) – 20 мл/мин. Режим работы пламенно-ионизационного детектора: температура детектора – 300°C, температура заднего порта – 375°C, поток водорода – 30 мл/мин, поток воздуха – 400 мл/мин. Объем вводимой газовой пробы 5 мл.

Для разделения вклада грибов и бактерий в микробную биомассу применяли метод селективного ингибирования [3, 30], основанный на угнетении СИД грибов или бактерий под действием селективных антибиотиков [39]. Оценку грибного и бактериального СИД проводили в образцах почв, отобранных на вырубках в 2016 г. и прошедших предварительную инкубацию в течение 5 суток [3, 29]. Стрептомицин сульфат (водный раствор) и циклогексимид (порошок с тальком в соотношении 1 : 2) вносили в почву по отдельности и вместе, добавляли ГМС и измеряли СИД. Циклогексимид (фунгицид) в различных концентрациях добавляли в почву за 4 ч до внесения глюкозы, а стрептомицин (бактерицид) – за 0.5 ч. При совместном внесении антибиотиков циклогексимид инкубировали с почвой 4 ч, затем добавляли стрептомицин и через 0.5 ч вносили глюкозу. Образец почвы, в который была внесена только глюкоза с тальком, служил контролем [30].

Коэффициент перекрытия активности антибиотиков (ПАА) или дополнительного ингибирования рассчитывали по уравнению:

$$ПАА = [(A - B) + (A - C)] / (A - D),$$

где А – дыхание (выделение CO_2) почвы с глюкозой, В – дыхание почвы с глюкозой и фунгици-

дом, С – дыхание почвы с глюкозой и бактерицидом, D – дыхание почвы с глюкозой, бактерицидом и фунгицидом [30, 39]. Если ПАА = 1 ± 0.08 , то это указывает на отсутствие антибиотического действия на нецелевые микроорганизмы и антагонистического влияния одного антибиотика на другой. Если ПАА > 1, то индуцируется перекрывающееся антибиотическое действие, что указывает на низкую достоверность определения соотношения грибов и бактерий; ПАА < 1 – свидетельствует о наличии антагонистического эффекта.

Соотношение грибного и бактериального вкладов в СИД определяли по формулам:

$$\Gamma = (A - B)/(A - D) \times 100\%,$$

$$B = (A - C)/(A - D) \times 100\%$$

при условии, что $A - [(A - B) + (A - C)] = D \pm 5-8\%$ [24, 30].

Рассчитывали запас углерода микробной биомассы $C_{\text{мик}}$ (г С/м³) и микробное продуцирование CO_2 (мг CO_2 –С/(м³ ч)) в исследуемых горизонтах почвы как произведение содержания $C_{\text{мик}}$ (г/г почвы) или интенсивности БД (мг/г почвы), плотности почвы (ρ , г/см³) и объема почвы в данном слое (V , м³). Суммарные запасы $C_{\text{мик}}$ и общее микробное продуцирование CO_2 в профиле почв получали суммированием полученных данных для каждого исследуемого горизонта (до 50 см) [29, 31].

Все определения выполняли в трех повторностях и рассчитывали стандартное отклонение от среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание углерода микробной биомассы и интенсивность базального дыхания в почвах разновозрастных вырубок

Морфологическое строение и основные свойства дерново-подзолистой почвы изучаемого мелкотравно-зеленомошного пихтарника типичны для дерново-глубокоподзолистых почв, господствующих в Приангарском районе Енисейского края [11]. Почвы кислые (рН 4.7–4.4), содержание гумуса в горизонте АУ достигает 6.7%, постепенно снижаясь до 5% в гор. АУel и 2% в горизонте ЕL на глубине 30 см. Аналогично гумусу по профилю распределяется валовой азот, наибольшее его содержание (545 мг/100 г) обнаружено в подстилке, при переходе к горизонту АУ – сокращается в 2 раза. Гумус слабо обогащен азотом, отношение С/Ν для горизонта АУ не меньше 15, в горизонте ЕL – 16–20 [34]. В почвенном профиле контрольного пихтарника отмечена низкая годовая вариабельность динамики содержания углерода микробной биомассы: в подстилке $C_{\text{мик}}$ достигало 2960–3180 мкг С/г, в горизонте АУ –

1100–1260 мкг С/г и снижалось в горизонте АУel до 280–320 мкг С/г (рис. 1).

Наибольшая динамичность содержания $C_{\text{мик}}$ за 8-летний период обнаружена в подстилке и минеральных горизонтах почвы свежей вырубке и хвойного жердняка. В первый год после вырубке пихтарников снижается содержание $C_{\text{мик}}$ в подстилке на 55% и гумусово-аккумулятивном горизонте дерново-подзолистой почвы на 10%, при этом интенсивность базального дыхания не изменяется. На травянистой стадии за 8-летний период лесовосстановления содержание $C_{\text{мик}}$ увеличилось в 2.3 раза и достигло контроля к стадии молодняка, тогда как в горизонте АУ за 8 лет увеличилось на 30% и составило 1340 мкг С/г, что на 13% выше контроля.

В несомкнувшемся молодняке (ПП 2) за 8-летний период развития фитоценозов и подростка березы к стадии сомкнутых молодняков отмечено незначительное снижение $C_{\text{мик}}$ в разных почвенных горизонтах. В процессе смыкания крон березового молодняка (ПП 3) за 8-летний период отмечено снижение $C_{\text{мик}}$ с 5600 до 3550 мкг С/г в подстилке и возрастание $C_{\text{мик}}$ до 1320 мкг С/г в гумусово-аккумулятивном горизонте. При смыкании древесных крон снижается количество поступающего растительного опада, изменяются гидротермические условия почв. Биотрансформация подстилки и рыхлой дернины обуславливает аккумуляцию гумуса в верхней части минерального профиля, мощность горизонта АУ достигает 6 см, содержание гумуса повышается до 9% [34]. В пихтовом жердняке (ПП 6) за 8 лет сукцессии растительности уровень микробной биомассы сократился на 20% в подстилке и в 2 раза в гумусово-аккумулятивном горизонте АУ и сравним с контролем. В этом же горизонте почвы листовенного жердняка (ПП 4) $C_{\text{мик}}$ уменьшается на 15% за 8 лет сукцессии, тогда как в других горизонтах почвы возрастает на 10%. В целом в почве листовенного жердняка отмечено наибольшее содержание $C_{\text{мик}}$ – 6800 и 2000 мкг С/г в подстилке и горизонте АУ соответственно, что в 2 и более раз выше контроля.

Таким образом, уровень микробной биомассы в подстилке и в гумусово-аккумулятивном горизонте дерново-подзолистой почвы листовенной сукцессионной серии превышает контроль на травянистой вырубке (ПП 1), сомкнувшемся молодняке (ПП 3), жердняке (ПП 4), а также в средневозрастном листовенном насаждении с темнохвойным подростом (ПП 5).

Интенсивность базального дыхания в почве разновозрастных вырубок за 8-летний период варьировала больше, чем $C_{\text{мик}}$. Максимальный рост интенсивности БД за 8-летний период обнаружен на травянистой стадии вырубке (ПП 1), где вели-

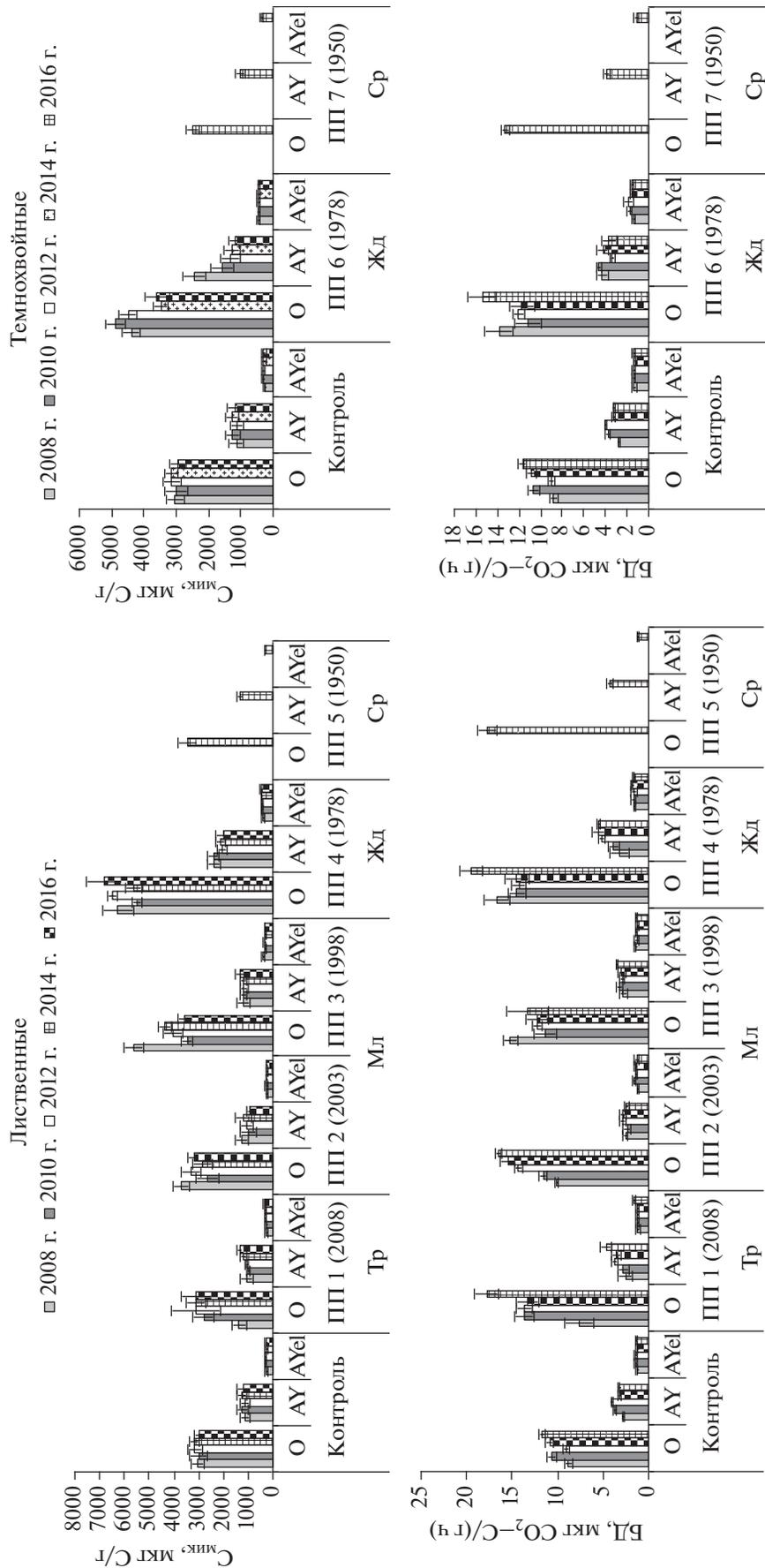


Рис. 1. Динамика содержания углерода микробной биомассы и интенсивности базального дыхания в дерново-подзолистой почве вырубок со сменной хвойной породы на лиственные и без смены – темнохвойные. Здесь и далее по оси X указан ПП (год проведения рубки). Стадии сукцессии: Тр – травянистая; Мл – молодняки; Жд – жердняки; Ср – средневозрастные.

чина БД в подстилке и в горизонте АУ возрастала более, чем в 2 раза и достигла 17.8 и 4.7 мкг $\text{CO}_2\text{—C}/(\text{г ч})$ соответственно. Это связано с интенсивной минерализацией травянистого и листовного опада, что также отмечено для почв молодых вырубок [34, 42, 44, 45]. В подстилке несомкнувшегося молодняка (ПП 2) интенсивность БД за 8-летний сукцессии к стадии сомкнутого молодняка возросла на 60% и осталась без изменения в нижележащих горизонтах почвы. В подстилке сомкнувшегося молодняка (ПП 3) величина БД несколько снижается, тогда как в горизонте АУ незначительно увеличивается. В листовном жердняке (ПП 4) интенсивность БД также повышается к 2016 г., особенно заметно в горизонте АУ — на 70%, достигая максимальной величины 5.5 мкг $\text{CO}_2\text{—C}/(\text{г ч})$, что в 1.7 раз выше контроля.

Таким образом, наибольшая скорость БД в 2016 г. отмечена в подстилке 8-летней вырубки (ПП 1), листовного жердняка (ПП 4) и средневозрастного осинника с темнохвойным подростом (ПП 5). При прямом возобновлении темнохвойных пород (ПП 6, 7), БД ниже и сравнимо с контролем.

Величины $S_{\text{мик}}$ и БД тесно коррелировали с влажностью почв вырубок ($R = 0.79\text{—}0.84$), имели слабую корреляцию с температурой почв ($R = 0.34\text{—}0.49$).

Рост уровня микробной биомассы и интенсивности БД в подстилках сукцессионной серии вырубок, восстанавливающихся через смену породы на производные березняки, имел логарифмический тренд от свежей вырубки к стадии жердняка и экспоненциальный — в гумусово-аккумулятивном горизонте дерново-подзолистой почвы для $S_{\text{мик}}$, где интенсивность БД возрастала линейно (рис. 2). В нижележащем почвенном горизонте тенденция увеличения рассматриваемых параметров выражена не отчетливо. В средневозрастных листовных насаждениях с темнохвойным подростом названные параметры имели тенденцию к снижению.

В целом по уровню содержания $S_{\text{мик}}$ и интенсивности БД почвы пихтового жердняка и средневозрастного елово-пихтового леса наиболее приближены к контрольному мелкотравно-зеленомошному пихтарнику. На вырубках, восстановительная сукцессия которых идет со сменой на производные березняки, преобладают дерновые процессы, отмечается значительное повышение содержания $S_{\text{мик}}$ и скорости БД, поскольку увеличивается напряженность минерализационных процессов при изменении гидротермических условий почвы вырубок и смене хвойного на листовный опады [4, 7, 12, 22, 26, 38]. Известно, что опад листовных пород и травянистых растений гораздо богаче зольными элементами и азотом, чем хвоя, что способствует быстрой минера-

лизации и вовлечению в биотический круговорот [7, 45]. Изменение качества и количества растительного опада на вырубках, восстанавливающихся листовными породами, приводит к снижению кислотности (рН 5.2–6), увеличению содержания гумуса на 50% в горизонте АУ почвы на стадии жердняка, где оно достигало 10.2%. Также на стадии жердняка в 3 раза повышается содержание валового азота, при этом доля легкоминерализуемой фракции азота снижается, что является результатом интенсивной минерализации его компонентов [34].

Соотношение эукариотных и прокариотных микроорганизмов в общем $S_{\text{мик}}$ в почвах вырубок

Для определения доли грибов и бактерий в составе активной микробной биомассы почвы применяли метод селективного ингибирования антибиотиками [39]. Ранее отмечено, что в почвах экосистем с высоким содержанием микробной биомассы необходимо применение высоких доз антибиотиков [3, 24, 30], поэтому в предварительных экспериментах по подбору оптимальных доз антибиотиков использовали концентрации циклогексимида от 30 до 60 мг/г, а стрептомицина — от 10 до 20 мг/г. Оптимальные концентрации антибиотиков, при которых достигалось максимальное снижение СИД и ПАА = $1 \pm 8\%$, составляли для циклогексимида 40 мг/г (49–68% подавления общего СИД) и стрептомицина — 20 мг/г (13–29% подавления общего СИД). При совместном внесении использовали концентрацию циклогексимида 30 мг/г и стрептомицина 20 мг/г.

В гумусово-аккумулятивном горизонте почв исследованного сукцессионного ряда вырубок пихтарников обнаружен доминантный вклад грибов (73–83%) в общее СИД, тогда как на долю бактериального СИД приходилось 19–35% (табл. 2). Уменьшение величины СИД почв при последовательном внесении двух антибиотиков достигало 66–85% от контроля, что укладывается в диапазон ранее установленных величин [2, 24, 29, 30, 39].

Вклад грибов в общее СИД лесных почв европейской территории России разных растительных подзон для верхнего минерального горизонта составил 52–99% [29]. Было показано, что доля грибов в гумусовом горизонте (0–10 см) естественных экосистем составила 60, 81, 70 и 95%, для дерново-подзолистой (лес), серой лесной (лес), чернозема (целина) и каштановой (залежь) почв соответственно [2, 25, 30]. Другими авторами показано, что на долю грибного дыхания в пахотных, луговых и лесных почвах приходится в среднем 61–65% [43].

Обнаружена тенденция снижения доли грибного СИД в ряду лесовосстановления вырубок через смену на производные березняки: в почве

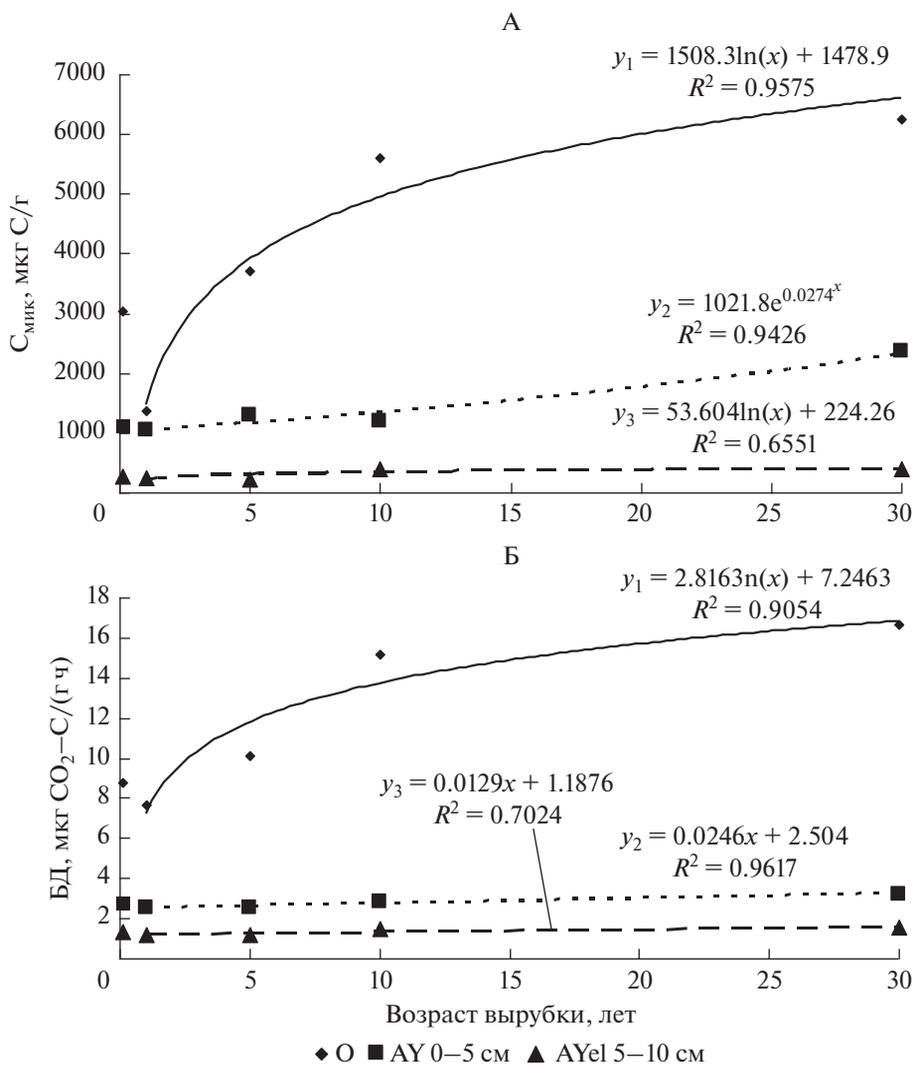


Рис. 2. Рост содержания $C_{\text{мик}}$ (А) и интенсивности БД (Б) в почве разновозрастных вырубok, восстанавливающихся через смену пихты на производные березняки. На оси Y указаны контрольные значения.

8-летней вырубki на травянистой стадии с подростом березы доля грибов снижалась до 76% против 81% на контроле и составляла 73% на стадии жердняка, тогда как в средневозрастном лиственном насаждении с темнохвойным подростом достигала почти 78%. В почве темнохвойных вырубok на стадии жердняка и средневозрастного насаждения составляла 80–83%.

На основании полученного долевого вклада грибов и бактерий в общее СИД рассчитано соответственно грибное и бактериальное $C_{\text{мик}}$ (рис. 3А). Содержание грибного $C_{\text{мик}}$ в гумусово-аккумулятивном горизонте дерново-подзолистой почвы контрольного пихтарника составляло 960 мкг С/г и увеличивалось до 1020–1450 мкг С/г на вырубках всех сукцессионных стадий лиственного возобновления, достигая максимума в лиственном жердняке. В темнохвой-

ном жердняке и средневозрастном насаждении этот показатель сравним с контролем. Содержание бактериального $C_{\text{мик}}$ варьировало больше (195–650 мкг С/г) и составляло 250 мкг С/г в горизонте АУ контрольного пихтарника, увеличиваясь в 1.5–3 раза на разных стадиях лиственного возобновления и приближена к контролю – в темнохвойной серии.

В горизонте АУ дерново-подзолистой почвы вырубok на травянистой стадии, молодняках и лиственных жердняках происходит снижение отношения биомассы $C_{\text{грибы}}/C_{\text{бактерии}}$ до 2.2–2.6 против 3.9 в почве контрольного пихтарника. В средневозрастном темнохвойном насаждении (ПП 7) отношение $C_{\text{грибы}}/C_{\text{бактерии}}$ превышает контроль и достигает 4.4. Доминирование грибной микрофлоры и увеличение соотношения грибы : бактерии в почве хвойных лесов отмечено ранее и свя-

Таблица 2. Вклад грибов и бактерий в субстрат-индуцированное дыхание гумусово-аккумулятивного горизонта дерново-подзолистой почвы вырубок разных сукцессионных стадий

№ ПП	Стадия сукцессии*	Грибы, %	Бактерии, %	Ц + С**, %	ПАА***	$\frac{C_{\text{грибов}}}{C_{\text{бактерий}}}$
Контроль		81 ± 1.5	21 ± 1	73 ± 2	1.02	3.9
1	Тр	76 ± 4	30 ± 2	66 ± 3	1.07	2.6
3	Мл	77 ± 4	35 ± 3	75 ± 3	1.12	2.3
4	Жд	73 ± 5	36 ± 3	80 ± 4	1.09	2.2
6		80 ± 3	31 ± 1	85 ± 3	1.11	2.6
5	Ср	78 ± 3	27 ± 2	68 ± 2	1.05	2.9
7		83 ± 2	19 ± 1	67 ± 1	1.02	4.4

* Обозначения см. рис. 1.

** Циклогексими́д + стрептомицин.

*** Коэффициент перекрывания активности антибиотиков.

зано с преобладанием в опаде бактерицидных веществ и кислых субстратов [29, 37]. На отношение грибы : бактерии влияет кислотность почв [24, 46], а также сочетание кислотности почв и растительного опада [41].

На основе вклада грибного и бактериального в общее СИД было дифференцировано грибное и бактериальное продуцирование CO_2 гумусовым горизонтом дерново-подзолистых почв вырубок (рис. 3Б). Вклад грибов в общее микробное продуцирование CO_2 был наибольшим в почве на травянистой стадии вырубки и листовенного жердняка,

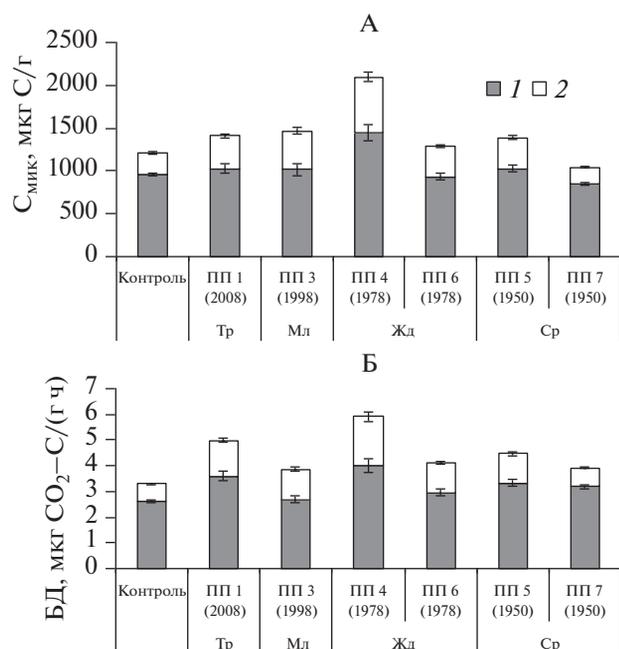
тогда как в темнохвойных жердняке и средневозрастных насаждениях – приближены к контролю.

Запасы углерода микробной биомассы и микробное продуцирование CO_2 в профиле почв вырубок

Запас микробной биомассы примерно одинаков в разных минеральных горизонтах почвенного профиля дерново-подзолистой почвы контрольного пихтарника мелкотравно-зеленомошного ($29.6\text{--}30.8 \text{ г С/м}^3$), тогда как максимум микробного продуцирования CO_2 приходится на наиболее мощный элювиальный горизонт EL-BEL (рис. 4).

Наименьший вклад (не более 2–3%) в профильные запасы $\text{C}_{\text{мик}}$ и микробной продукции CO_2 вносила подстилка контрольного пихтарника, несмотря на максимальное содержание в ней $\text{C}_{\text{мик}}$ и скорости БД, что связано как с низкой плотностью растительных подстилок, так и их маломощностью. Суммарные запасы углерода микробной биомассы и общее продуцирование CO_2 в профиле до 50 см дерново-подзолистой почвы пихтарника составляли 91 г С/м^3 и $300 \text{ мг CO}_2\text{-С/м}^3 \text{ ч}$, что несколько ниже, чем в дерново-подзолистых почвах светлохвойных лесов Средней Сибири [8] и в 2–10 раз ниже, чем в дерново-подзолистых и серых лесных почвах в разных типах южно- и среднетаежных лесов европейской части России [10, 29, 31], что является следствием как меньшей мощности гумусового горизонта, так и влиянием климатических особенностей региона.

Для разных сукцессионных серий восстановления растительности на вырубках характерна определенная трансформация профильного распределения запасов $\text{C}_{\text{мик}}$ и микробной продукции углекислого газа (рис. 4). На 8-летней вырубке на травянистой стадии листовенного возобновления (ПП 1) изменений в профильных запасах $\text{C}_{\text{мик}}$ не

**Рис. 3.** Вклад грибов (1) и бактерий (2) в $\text{C}_{\text{мик}}$ (А) и БД (Б) гумусово-аккумулятивного горизонта дерново-подзолистой почвы разновозрастных вырубок.

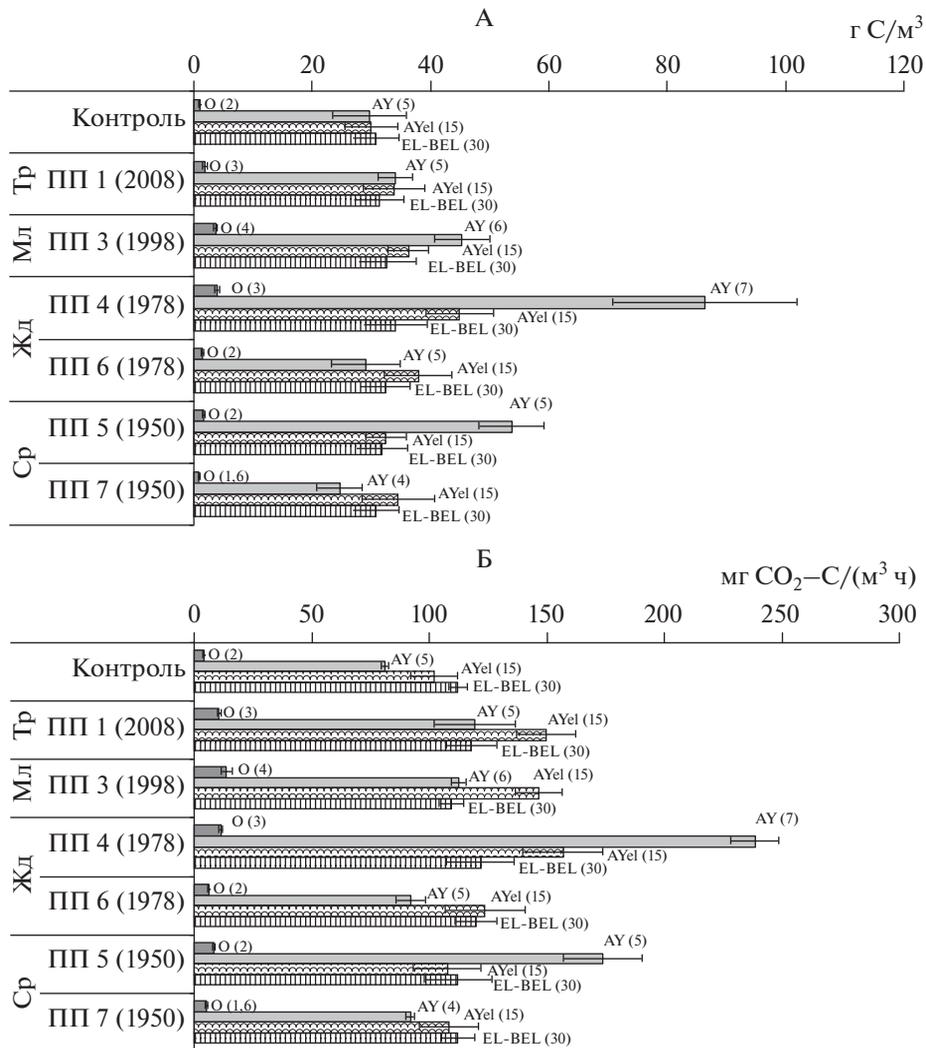


Рис. 4. Запасы углерода микробной биомассы (А) и микробное продуцирование CO_2 (Б) разных горизонтов (мощность, см) дерново-подзолистой почвы вырубков лиственной (ПП 1, 3, 4, 5) и темнохвойной (ПП 6, 7) сукцессионных серий.

выявлено, но микробная продукция CO_2 подстилки возрастала более, чем в 2 раза, а в горизонтах АУ, АУел увеличивалась почти на 50% от контроля и достигала 120–150 $\text{мг CO}_2\text{-C}/(\text{м}^3 \text{ч})$. В подстилке сомкнутого березового молодняка (ПП 3) запас $\text{C}_{\text{мик}}$ больше контроля почти в 4 раза, а его вклад в суммарные запасы почвенного профиля достигает 12%. Микробное продуцирование углекислого газа подстилкой молодняка также выше контроля в 3.5 раза. Запас $\text{C}_{\text{мик}}$ в горизонтах АУ, АУел увеличивается до 36–45 г C/м^3 , что на 20–50% больше контроля, а продуцирование CO_2 выше контроля на 40%. Максимальное увеличение запаса $\text{C}_{\text{мик}}$ и продукции CO_2 (в 2–4 раза от контроля) наблюдается в профиле дерново-подзолистой почвы лиственного жердняка (ПП 4), при этом наибольшее увеличение приходится на гумусово-аккумулятивный горизонт, где названные ве-

личины достигали 86 г C/м^3 и 240 $\text{мг CO}_2\text{-C}/(\text{м}^3 \text{ч})$, что составляло 45–50% от общего запаса $\text{C}_{\text{мик}}$ и продукции CO_2 на весь рассматриваемый профиль почвы. В средневозрастном лиственном насаждении (ПП 5) запас $\text{C}_{\text{мик}}$ выше контроля на 80% в горизонте АУ, тогда как в других почвенных горизонтах увеличен незначительно. В свою очередь микробная продукция CO_2 подстилкой и горизонтом АУ осиново-березового насаждения выше контроля более, чем в 2 раза и достигала 8.5 и 180 $\text{мг CO}_2\text{-C}/(\text{м}^3 \text{ч})$.

В темнохвойных жердняке и средневозрастном насаждении изменений в профильном распределении запаса $\text{C}_{\text{мик}}$ и микробной продукции CO_2 не наблюдалось, отмечено незначительное повышение продукции CO_2 разными горизонтами пихтового жердняка относительно контроля.

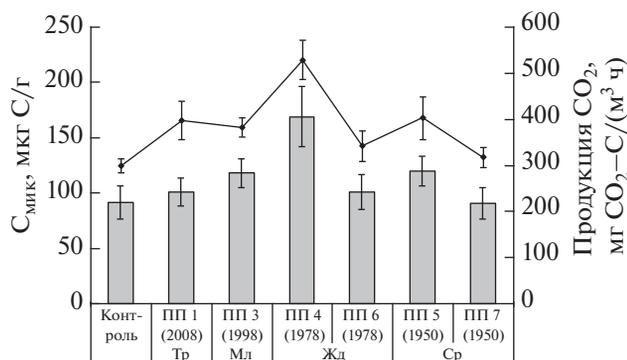


Рис. 5. Суммарные запасы углерода микробной биомассы и общее микробное продуцирование CO_2 в профиле до 50 см дерново-подзолистой почвы вырубков лиственной (ПП 1, 3, 4, 5) и темнохвойной (6, 7) сукцессионных серий.

Суммарные запасы углерода микробной биомассы и общая микробная продукция CO_2 в профиле до 50 см дерново-подзолистой почвы увеличивались при лиственном возобновлении, достигая максимальных величин в березовом жердняке ($170 \text{ г С}/\text{м}^3$ и $530 \text{ мг СО}_2\text{-C}/(\text{м}^3 \text{ч})$), что выше контроля на 80–85% (рис. 5). В профиле почвы среднего возраста лиственного насаждения с темнохвойным подростом общие запасы $C_{\text{мик}}$ и продукции CO_2 снижаются, но остаются выше контроля на 30–35%. При темнохвойном возобновлении суммарные запасы $C_{\text{мик}}$ и микробной продукции CO_2 находятся на уровне контроля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В дерново-подзолистой почве контрольного пихтарника мелкоотравно-зеленомошного содержание $C_{\text{мик}}$ в подстилке достигало 2960–3180, в горизонте АУ – 1100–1260 и АУел – 280–320 мкг С/г; интенсивность БД соответственно варьировала больше 8.8–11.7, 2.8–4.0, 1.2–1.4 мкг $\text{CO}_2\text{-C}/(\text{г ч})$. В первый год после вырубке пихтарников снижается содержание $C_{\text{мик}}$ в подстилке на 55% и гумусово-аккумулятивном горизонте дерново-подзолистой почвы на 10%, при этом интенсивность базального дыхания не изменяется. В верхних органо-минеральных горизонтах дерново-подзолистой почвы сукцессионной серии вырубков, восстанавливающихся через смену пихтарников на производные березняки, отмечен рост содержания $C_{\text{мик}}$ и интенсивности БД от свежей вырубке к стадии жердняка. На травянистой стадии лесовосстановительных послерубочных сукцессий растительности в горизонте АУ увеличивается $C_{\text{мик}}$ до 1336 мкг С/г и БД до 4.7 мкг $\text{CO}_2\text{-C}/(\text{г ч})$, на 30% возрастает общая микробная продукция CO_2 в профиле дерново-подзолистой почвы. На стадии лиственных жердняков значительно уве-

личиваются мощность гумусово-аккумулятивного горизонта, содержание в нем азота и гумуса, что коррелирует с содержанием $C_{\text{мик}}$ и БД, достигающими максимальных величин (2000–2380 мкг С/г и 3.2–5.5 мкг $\text{CO}_2\text{-C}/(\text{г ч})$). В почвенном профиле лиственного жердняка наиболее высокие общие запасы $C_{\text{мик}}$ ($170 \text{ г С}/\text{м}^3$) и микробная продукция CO_2 ($528 \text{ мг СО}_2\text{-C}/(\text{м}^3 \text{ч})$), превышающие контроль на 80–85%. В гумусово-аккумулятивном горизонте почв вырубков пихтарников доминировал вклад грибов (73–83%) в общее СИД. Для производных березняков отмечена тенденция снижения как доли грибного СИД, так и отношения $C_{\text{грибы}}/C_{\text{бактерии}}$ по сравнению с контролем, однако абсолютное содержание грибного $C_{\text{мик}}$ увеличивалось на 10–50%, достигая максимума в почве лиственного жердняка ($1450 \text{ мкг С}/\text{г}$). В горизонте АУ темнохвойных жердняка и среднего возраста насаждения доля грибов и содержание грибного $C_{\text{мик}}$ сравнимы с контролем. В среднего возраста лиственных насаждениях с темнохвойным подростом все рассматриваемые параметры микробных комплексов снижаются, но продолжают превышать контроль. В профиле дерново-подзолистой почвы лесовосстановительной серии без смены пород за 8-летний период отмечен тренд снижения $C_{\text{мик}}$ и БД и уже на стадии пихтового жердняка приближение всех эколого-функциональных параметров микробного комплекса к контрольному мелкоотравно-зеленомошному пихтарнику. Следовательно, лиственное лесовозобновление на вырубках пихтовой формации на 30–40 лет создает благоприятные условия для увеличения почвенного плодородия и создает ландшафтное биоразнообразие.

Выявленные закономерности сукцессий микробного комплекса в процессе лесовозобновления на вырубках темнохвойных насаждений южной тайги Средней Сибири могут использоваться при экспертной оценке лесорастительных условий почв вырубков, при решении вопросов контроля и прогноза состояния лесных экосистем при антропогенном и техногенном воздействии, а также при проведении разного рода лесохозяйственных мероприятий.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают признательность за отбор почвенных образцов к.б.н., с.н.с. Р.Т. Мурзакматову и к.б.н., н.с. С.В. Жила.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках базового проекта (АААА-А17-117101940014-9).

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. *Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Стольникова Е.В., Звягинцев Д.Г.* Соотношение биомассы грибов и бактерий в профиле лесных почв // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 3. С. 308–317.
3. *Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Чернова О.В., Чернов И.Ю., Макарова О.Л.* Соотношение грибов и бактерий в биомассе разных типов почв, определяемое селективным ингибированием // Микробиология. 2006. Т. 75. № 6. С. 807–813.
4. *Аристовская Т.В.* Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.
5. *Бабинцева Р.М., Горбачев В.Н., Сорокин Н.Д.* Экологические аспекты лесовосстановления при современных лесозаготовках // Лесоведение. 1984. № 5. С. 19–25.
6. *Батура И.В., Батура А.В.* Лесовосстановление пихтовых вырубок южной тайги в лесорастительных условиях Енисейского края // Лесная таксация и лесоустройство. 2005. № 2(35). С. 78–81.
7. *Бахмет О.Н., Медведева М.В.* Изменение свойств почв Карелии в процессе искусственного лесовосстановления // Лесоведение. 2013. № 3. С. 38–45.
8. *Богородская А.В., Кукавская Е.А.* Состояние микробных сообществ в почвах лиственных и светлохвойных лесов Средней Сибири после рубок и пожаров // Лесоведение. 2016. № 5. С. 383–396.
9. *Буренина Т.А., Шишикин А.С., Онучин А.А.* Снежный покров на вырубках разных лет в пихтово-кедровых лесах Енисейского края // Лесоведение. 2013. № 6. С. 26–36.
10. *Гавриленко Е.Г., Ананьева Н.Д., Макаров О.А.* Оценка качества почв разных экосистем // Почвоведение. 2013. № 12. С. 1505–1515.
11. *Горбачев В.Н., Попова Э.П.* Почвенный покров южной тайги Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. 223 с.
12. *Дымов А.А.* Влияние сплошных рубок в Бореальных лесах России на почвы // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.
13. *Дымов А.А.* Изменение почв в процессе естественного лесовосстановления (на примере подзолов средней тайги, сформированных на двучленных отложениях). Автореф. дис. ... канд. биол. н. Сыктывкар, 2007. 17 с.
14. *Дымов А.А., Милановский Е.Ю.* Изменение органического вещества таежных почв в процессе естественного возобновления растительности после рубок (средняя тайга Республики Коми) // Почвоведение. 2014. № 1. С. 39–47.
15. *Дымов А.А.* Почвы механически нарушенных участков лесосек средней тайги Республики Коми // Лесоведение. 2018. № 2. С. 130–142.
16. *Жуков А.Б., Коротков И.А., Кутафьев В.П., Назимова Д.И., Реган С.П., Савин Е.Н., Чередникова Ю.С.* Леса Красноярского края // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 248–321.
17. *Иванов В.В.* Экологические последствия механизированных лесозаготовок в южной тайге Красноярского края // Лесоведение. 2005. № 2. С. 3–8.
18. *Исаченкова Л.Б.* Изменение свойств дерново-подзолистых почв в сукцессионных рядах восстановления широколиственно-хвойных лесов (на примере юго-западного Подмосковья). Автореф. дис. ... канд. геогр. н. М., 2007. 24 с.
19. *Классификация и диагностика почв России.* Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
20. *Козловская С.Ф.* Енисейский край // Плоскогорья и низменности Восточной Сибири. М.: Наука, 1971. С. 46–53.
21. *Краснощеков Ю.Н., Сорокин Н.Д.* Почвенно-экологические изменения на вырубках и гарях Восточного Хэнтэя (МНР) // Почвоведение. 1988. № 1. С. 117–127.
22. *Медведева М.В., Кудинова Ю.С.* Изменение биологической активности почв в процессе естественного лесовосстановления соснового древостоя // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2017. № 1(33). С. 17–25.
23. *Орфанитский Ю.А., Орфанитская В.Г.* Почвенные условия таежных вырубок. М.: Наука, 1971. 96 с.
24. *Приходько В.Е., Сиземская М.Л.* Базальное дыхание и состав микробной биомассы целинных, агро- и лесомелиорированных полупустынных почв Северного Прикаспия // Почвоведение. 2015. № 8. С. 974–983.
25. *Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г.* Содержание и структура микробной биомассы как показатели экологического состояния почв // Почвоведение. 2005. № 6. С. 706–714.
26. *Сорокин Н.Д.* Микробиологическая диагностика лесорастительного состояния почв Средней Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 222 с.
27. *Справочник по климату СССР. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров.* Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1969. Вып. 21. Ч. IV. 404 с.
28. *Справочник по климату СССР. Температура воздуха и почвы.* Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1967. Вып. 21. Ч. II. 504 с.
29. *Стольникова Е.В., Ананьева Н.Д., Чернова О.В.* Микробная биомасса, ее активность и структура в почвах старовозрастных лесов Европейской территории России // Почвоведение. 2011. № 4. С. 479–494.
30. *Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Благодатская Е.В.* Разделение грибного и бактериального субстрат-индуцированного дыхания с использованием антибиотиков в почвах разных экосистем // Микробиология. 2005. Т. 74. № 3. С. 394–400.
31. *Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Гавриленко Е.Г., Чернова О.В., Бобровский М.В.* Углерод микробной биомассы в профиле лесных почв южной тайги // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1233–1240.

32. *Тутарев Р.П.* Особенности восстановления почвенных свойств и растительности на сплошных вырубках в подзоне южной тайги (на примере Боровинского лесничества Калужской области). Автореф. дис. ... канд. биол. н. М., 2009. 26 с.
33. *Тощева Г.П.* Изменение почвенного покрова на вырубках ельников южной тайги. Автореф. дис. ... канд. биол. н. М., 1988. 24 с.
34. *Трефилова О.В., Ефимов Д.Ю.* Изменение растительного покрова почв при естественном зарастании вырубок пихтарников Енисейского края // Почвоведение. 2015. № 8. С. 910–920.
35. *Уланова Н.Г.* Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубков в ельниках Южной тайги // Актуальные проблемы геоботаники. Мат-лы III Всерос. школы-конф. 24–28 сентября 2007. Петрозаводск: Изд-во КарНЦРАН, 2007. С. 199–211.
36. *Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. 10. P. 314–322.
37. *Baath E., Anderson T.-H.* Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA based techniques // Soil Biol. Biochem. 2003. 7. P. 955–963.
38. *Baath E., Frostegard A., Pennanen T., Fritze H.* Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils // Soil Biol. Biochem. 1995. 25. P. 229–240.
39. *Bailey V.L., Smith J.L., Bolton H.* Fungal-to-bacterial biomass ratios in soils investigated for enhanced carbon sequestration // Soil Biol. Biochem. 2002. V. 34. P. 997–1007.
40. *Bastida F., Monero J.L.A., Hernandez T., Garcia C.* Past, present and future of soil quality indices: a biological perspective // Geoderma. 2008. V. 147. P. 159–171.
41. *Blagodatskaya E.V., Anderson T.-H.* Interactive effects of pH and substrate quality on the fungal-bacterial ration and qCO₂ of microbial communities in forest soil // Soil Biol. Biochem. 1998. V. 30. P. 1269–1274.
42. *Chauvat M., Zaitsev A.S., Wolters V.* Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation // Oecologia. 2003. V. 137. P. 269–276.
43. *Joergensen R.G., Wichern F.* Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil // Soil Biol. Biochem. 2008. V. 40. № 3. P. 2977–2991.
44. *Pietikainen J., Fritze H.* Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification // Soil Biol. Biochem. 1995. V. 27. P. 101–109.
45. *Thiffault E., Hannam K.D., Quideau S.A., Pare D., Belanger N., Oh S.-W., Munson A.D.* Chemical composition of forest floor and consequences for nutrient availability after wildfire and harvesting in the boreal forest // Plant Soil. 2008. V. 308. P. 37–53.
46. *Velvis H.* Evaluation of the selective respiratory inhibition method for measuring the ratio of fungal: bacterial activity in acid agricultural soils // Biol. Fertil. Soils. 1997. V. 25. P. 354–360.

Dynamics of Microbial Biomass, its Structure and Functional Activity in Soils of Restored Felled Areas in Fir Forests of the Yenisei Ridge

A. V. Bogorodskaya¹, * and A. S. Shishikin¹

¹Institute of Forest Sukachev Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Krasnoyarsk, 660036 Russia

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

The dynamics of microbial biomass, its structure and functional activity in soils of felling areas in southern taiga fir forests have been studied; they represented different stages of natural regenerative successions. In the upper organomineral horizons of soddy-podzolic soils (Albic Glossic Retisol (Loamic, Cutanic, Ochric)) of the succession series after felling, recovering through a substitution of fir by birch, an increase in the content of C_{mic} and the intensity of basal respiration from recent felling to the stage of pole-wood is noted. The soil of pole-wood stage has the highest total reserves of C_{mic} (170 g C/m³) and microbial production of CO₂ (528 mg CO₂-C/m³ per hour), exceeding control by 80–85%. In the humus-accumulative soil horizon of the studied succession series, there was a tendency of decreasing both the proportion of fungal to the total substrate-induced respiration, and the ratio of fungi/bacteria in comparison with the control. In the middle-aged deciduous forests with dark-coniferous undergrowth, all the considered parameters of the microbial complexes decreased, but continue to exceed the control. In the profile of soddy-podzolic soil of the reforestation series without species change for 8-year period, the trend of reducing C_{mic} and BR was noted; already at the stage of fir of pole-wood the approximation of all ecological-functional parameters of the microbial complex to the control short grass–green moss fir forests was observed.

Keywords: fir forests, felling, soddy-podzolic soils (Albic Glossic Retisol (Loamic, Cutanic, Ochric)), carbon of microbial biomass, basal respiration, fungi/bacteria ratio, total reserves of microbial biomass carbon, microbial production of CO₂