

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И МИКРОБНАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ

УДК 630:631.4+556

БИОИНДИКАЦИЯ СОСТОЯНИЯ ТЕМНО-СЕРОЙ ПОЧВЫ В СОСНЯКАХ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ ПРИ АНТРОПОГЕННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

© 2023 г. И. Д. Гродницкая^а, *, В. А. Сенашова^а, Г. И. Антонов^а,
Г. Г. Полякова^а, О. Э. Пашкеева^а, Н. В. Пашенова^а

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

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

Поступила в редакцию 12.03.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 15.05.2023 г.

Биологическую активность темно-серой почвы исследовали в 100-летнем сосняке разнотравно-зеленомошном Погорельского бора Красноярской лесостепи. В 2017 г. в сосняке были проведены выборочные рубки, а в мае 2022 г. произошел сильный пожар. Для улучшения лесовосстановления и повышения биологической продуктивности почвы на вырубленные и горевшие участки вносили биоудобрение на основе опилочно-почвенного субстрата с микопродуктом и мочевиной (ОПСМ + М). На экспериментальных участках (пасаека, волок, фон) проводили ежегодный учет самосева сосны. Биоиндикацию состояния почвы оценивали на основании общей численности и соотношения долей эколого-трофических групп микроорганизмов, активности ферментов, содержания микробной биомассы, интенсивности базального дыхания и удельного дыхания микробной биомассы. Внесение биоудобрения на вырубленные участки способствовало подщелачиванию почвы на 0.2–0.4 ед., сохранению влажности, увеличению содержания азота (на 5–14%) и микробной биомассы (в 1.2–1.6 раза) по сравнению с контрольными вариантами. Воздействие биоудобрений на всхожесть и рост самосева сосны отмечено на второй год после внесения: на опытных участках самосева было в 4–6 раз больше, чем на контрольных. Поступление в почву обгоревших растительных остатков, углей и золы в первую неделю после пожара привело к активизации микроорганизмов-карботрофов, которые увеличивали общую численность микроорганизмов, микробную биомассу, активность уреазы и инвертазы. Однако к концу вегетационного периода отмечали снижение микробиологической активности, что указывало на постпирогенную депрессию микробоценозов. Внесение биоудобрения на сгоревшую поверхность участков нивелировало влияние пирогенного воздействия и стимулировало образование всходов сосны обыкновенной, количество которых было достоверно больше, чем на контрольных участках. Установлено, что универсальными биоиндикаторами, адекватно отражающими состояние почвы после всех антропогенных воздействий, были микробная биомасса, удельное микробное дыхание, ферментативная активность и общая численность микроорганизмов. Специфической биоиндикацией состояния почвы после пожара являлось увеличение доли бактерий *Serratia plymuthica*, *Bacillus mycoides* и грибов родов *Trichoderma*, *Penicillium* и *Mortierella*.

Ключевые слова: темно-серая почва (Haplic Greyzems), рубки, пожар, биоудобрение, дыхательная и ферментативная активность, микроорганизмы-карботрофы, биоиндикаторы состояния почвы

DOI: 10.31857/S0032180X23600415, **EDN:** UXDWGR

ВВЕДЕНИЕ

Возросшее влияние антропогенной нагрузки на лесные экосистемы обусловило интерес к биоиндикации лесорастительных условий почв, особенно в начальные периоды сукцессионных изменений. Известно, что почвы обладают устойчивостью к внешним воздействиям, сохраняя производительную функцию до определенного уровня стресса, и способны возвращаться к исходному состоянию (экологической норме) [20, 23, 41]. Предположительно устойчивость почв во многом определяется гомеостазом почвенного

микробного сообщества и поддерживается с помощью механизмов, основанных, в первую очередь, на микробном пуле. К показателям устойчивости почв относят запас органического вещества, биологическую активность (количественный и качественный состав различных групп микроорганизмов, содержание микробной биомассы и пул ферментов), емкость катионного обмена, мощность гумусового горизонта, кинетику трансформации органического вещества, запас химических макро- и микроэлементов [10, 23, 32]. Многие из этих показателей стабильны и изменя-

ются только при сильных или катастрофических воздействиях.

Биологическая активность почв — важнейший показатель уровня их плодородия, условий роста и развития растений. Диагностику биологического потенциала почв и устойчивости лесных насаждений можно проводить по структуре, динамике и функциональной активности микробных комплексов, тесно связанных с агрохимическими показателями [1, 23]. Микробное сообщество является наиболее чувствительным инструментом, способным дать интегральную оценку состояния почвенного плодородия и развития фитоценозов, что позволяет прогнозировать скорость их восстановления после антропогенных воздействий [1, 12, 23]. Лучшие результаты в диагностике почв антропогенно-нарушенных территорий дает комплексная оценка их биологических свойств с использованием показателей биологической активности [2, 8]. В качестве таких показателей (индикаторов) могут быть использованы интенсивность трансформации соединений углерода и азота в почве (дыхание/эмиссия CO₂ почвы, динамика содержания азота аммиака и нитратов), содержание микробной биомассы, общее количество и таксономический состав бактерий и грибов, соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов, активность ферментов и нитрификации, динамика кислотности и окислительно-восстановительного потенциала [8, 23].

Содействие естественному лесовозобновлению после различных воздействий, в том числе антропогенных (рубки, пожары и др.), предполагает оценку нарушенности почв с помощью микробных индикаторов и при необходимости разработку методов их восстановления.

С 2014 г. в Институте леса им. В.Н. Сукачева проводятся эксперименты по созданию и применению в лесном хозяйстве биоудобрений на основе отходов лесопромышленного комплекса. Разработаны и изготовлены различные удобрительные композиции, содержащие опилки хвойных пород, почвенный микробно-ферментный комплекс, микродозы азотных удобрений и микопродукт, полученный путем частичной биоconversion опилок культурой дереворазрушающего гриба (*Trametes versicolor*) [4, 19]. Наиболее эффективным при искусственном выращивании хвойных растений оказался вариант на основе опилочно-почвенного субстрата с добавлением микопродукта и мочевины (ОПСМ + М). Показано, что внесение ОПСМ + М в почву питомника под саженцы хвойных позволило увеличить скорость их роста и развития, а также сохранить высокую биологическую активность почвы на протяжении 3–4 лет [2, 3]. Биоудобрения для восстановления антропогенно-нарушенных почв в

естественных фитоценозах ранее не применялись.

Цель работы — оценить биологическую активность темно-серой почвы и лесовозобновительных процессов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) после антропогенных воздействий (выборочные рубки, пожар и внесение удобрений) в разнотравно-зеленомошном сосняке Погорельского бора Красноярской лесостепи.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являлись микробоценозы темно-серой почвы с внесением и без внесения биоудобрения на основе опилочно-почвенных субстратов с добавлением микопродукта и мочевины (ОПСМ + М) после выборочной рубки и пожара в сосняке Погорельского бора, расположенного в 40 км от г. Красноярска (56°22' N, 92°57' E). Перед началом эксперимента в мае 2020 г. на территории соснового леса заложили почвенный разрез для определения генетической принадлежности почвы и ее агрохимических показателей (табл. 1, 2).

В 2017 г. в спелом (100-летнем) сосняке разнотравно-зеленомошном Погорельского бора провели выборочные рубки. Суммарная интенсивность рубки по запасу составила 29–30% от исходного древостоя, характеризующегося до рубки: 10С, полнота 1.2, количество стволов 863 шт./га, запас древесины — 548 м³/га.

На данной территории в 2020 г. заложили модельный эксперимент по влиянию биоудобрения (ОПСМ + М) на естественное лесовозобновление сосны обыкновенной и биологическую активность почвы. Пробные площади были заложены на технологических участках (пасека, волок), а также в нетронutom рубкой сосняке (фон) 20 мая 2020 г. Всего заложили 18 пробных площадей размером 2 × 2 м (рис. 1а). Эти площади распределили по шести вариантам эксперимента: 3 контрольных — фон_К (фон контроль), пасека_К (пасека контроль), волок_К (волок, контроль) и 3 опытных — фон_О (фон, опыт), пасека_О (пасека, опыт), волок_О (волок, опыт). Каждый из шести вариантов представлен 3 повторностями. Пробные площади контрольных вариантов оставили без изменений. В опытных вариантах в лесную подстилку вносили биоудобрение (ОПСМ + М) по 50 кг на каждую пробную площадь. Для подсчета самосева сосны каждую площадь с помощью реек делили на квадраты размером 0.5 × 0.5 м (рис. 1б). В каждом квадрате учитывали количество всходов сосны текущего года и самосева предыдущих лет (суммарное количество 1–3-летнего самосева). Количество всходов и самосева учитывали в начале опыта (20 мая 2020 г.) и в разные периоды вегетации 2020–2022 гг.

Таблица 1. Морфологическое описание профиля темно-серой тяжелосуглинистой почвы сосняка Погорельского бора

Горизонт	Глубина, см	Описание
О	0–3	Подстилка, состоящая из древесного и травяного опада (веток, коры, хвои и шишек), имеет два слоя: верхний из неразложившихся и полуразложившихся остатков и на контакте с минеральным слоем — частично ферментированный
АУ	3–32	Серогумусовый горизонт. Верхняя часть задернована. Свежий. Окраска неоднородная. Чередование темно-серых и светло-серых пятен. Уплотненный, пористый, тонкотрещиноватый. Структура комковато-зернисто-неясно-ореховатая. Тяжелый суглинок на границе с легкой глиной. Новообразования: гумусовые вещества, присыпка SiO ₂ , корневины, заполненные трухой. Признаки образования поверхностного оглеения в виде фрагментарных сизовато-оливковых пятен. Много корней древесных и травянистых растений. Не вскипает. Переход в следующий горизонт постепенный
АЕL	32–48	Свежий. Окраска неоднородная, буровато-серая со светло-серыми пятнами. Уплотнен. Тонкопористый, пор много, тонкотрещиноватый. Структура неясно комковато-зернисто-ореховатая с признаками плитовидности. Легкая глина. Новообразования химической природы: гумусовые вещества, седоватая кремнеземистая присыпка, отчетливая при подсыхании почвы, гумусовые стяжения по порам и ходам корней, фрагментами оливковые пятна, корневины, заполненные трухой, редко корни древесных растений. Вскипания нет. Переход постепенный
ВЕL	48–59	Сухой. Окраска серовато-коричневато-бурая. Весьма плотный, тонкопористый, трещиноватый. Структура неясно ореховато-плитовидная. Средняя глина с признаками опесчаненности. Новообразования: гумусовые затеки, в основном по корневым ходам, по граням педов органо-минеральные пленки полуторных оксидов железа и алюминия. Признаки оглеения в виде ржавых вкраплений и Fe–Mn-конкреций. Корневины, редко корни. Не вскипает. Переход в следующий горизонт ясный по плотности и постепенный по окраске
ВТ	59–75	Свежий. Окраска: буровато-светло-коричневая с палевым оттенком. Плотный, пористый, тонкопористый, тонкотрещиноватый. Структура неясно-плитовидно-крупноореховатая. Легкая глина с признаками опесчаненности. Новообразования в виде пленок полуторных оксидов по граням педов, ржаво-охристые пятна, Fe–Mn-конкреции, гумусовые вещества. Каменистые включения различного размера с признаками окатанности. Корни единичные. Вскипания нет. Переход в следующий горизонт постепенный по окраске
ВС _g	75–91	Переходный горизонт. Увлажнен. Окраска палево-светло-коричневая, неоднородная. Уплотнен. Пористый, трещиноватый. Структура неоднородная, неясно-выраженная с признаками ореховатости и плитовидности. Тяжелый суглинок опесчаненный. Новообразования: Fe–Mn-конкреции, гумусовые затеки, ржаво-охристые сизые и оливковые пятна. Окатанные каменистые включения, единичные корни. Не вскипает. Переход в следующий горизонт постепенный
С _g	91 и ниже	Увлажнен. Окраска очень неоднородная, чередование сизых, оливковых и ржаво-охристых пятен, много Fe–Mn-конкреций, слоистое сложение. Опесчаненная легкая глина древнеаллювиальных пород, преобразованных на месте. Каменистые включения окатанной формы, единичные корни, много корневищ

В мае 2022 г. на территории Погорельского бора был сильный пожар (низовой, переходящий в верховой). Во время пожара были повреждены деревья (нагар на стволах сосен до 6–15 м) и почвенный покров. Все участки с контрольными и опытными вариантами были пройдены огнем,

выгорела вся подстилка с оставшимся от внесения 2020 г. биоудобрением, также погиб весь подрост сосны. На опытных участках (с внесением ОПСМ + М) глубина прогара более 3–3.5 см, что, видимо, было связано с присутствием неразложившихся опилок в подстилке. На месте выго-

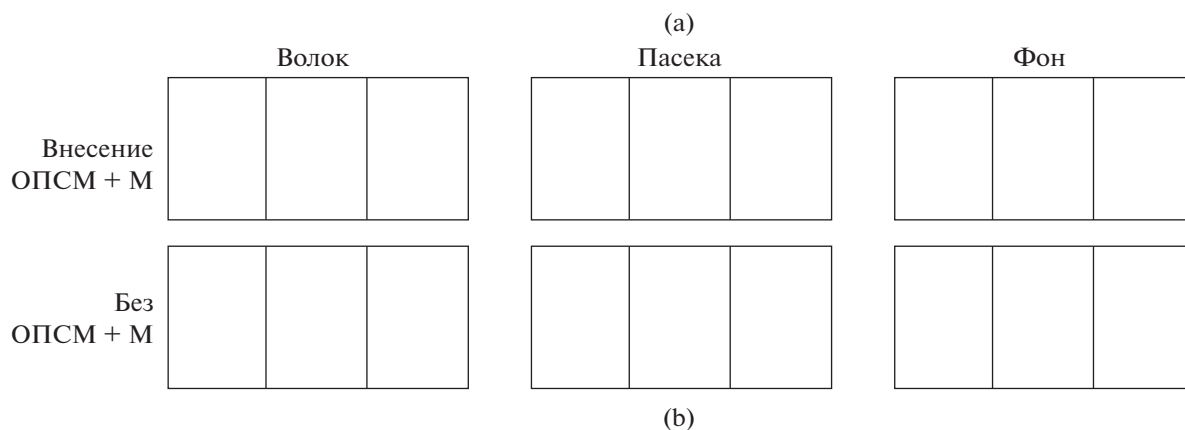


Рис. 1. План-схема эксперимента (a); внешний вид экспериментальных участков фон, волок, пасека по внесению ОПСМ + М на подстилку сосняка Погорельского бора (b). На пасеке показана разбивка пробной площади рейками для учета самосева.

ревших участков через неделю после пожара (14 мая) заложили новые экспериментальные участки (2 × 2 м): пасека, волок, фон с опытными и контрольными вариантами. Для восстановления почвы и лесовозобновления на участки в опытные варианты снова внесли биоудобрение (ОПСМ + М), участки без биоудобрения являлись контрольными.

Для химических, микробиологических и ферментативных анализов образцы почвы отбирали с глубины 0–10 см (горизонт АУ), на участках фон и пасека минеральный слой почвы отбирали под подстилкой. Во время отбора образцов измеряли температуру почвы с помощью портативного термометра Hanna Checktemp1. В лабораторных условиях определяли влажность (ГОСТ 28268-89)

Таблица 2. Температура (t), $pH_{\text{водн}}$ и влажность (W) в 0–10 см слое темно-серой почвы (усредненные данные по сезонам) опытных и контрольных вариантов участков фон, пасека, волок в сосняке Погорельского бора (2020–2022 гг.) ($n = 9$)

Участки		Выборочные рубки (2017 г.)									Пожар (май 2022 г.)					
		до внесения ОПСМ + М			после внесения ОПСМ + М						до внесения ОПСМ + М			после внесения ОПСМ + М		
		май, 2020 г.			июль–сентябрь, 2020 г.			июль–сентябрь, 2021 г.			май, 2022 г.			июль–сентябрь, 2022 г.		
		t , °C	pH	W , %	t , °C	pH	W , %	t , °C	pH	W , %	t , °C	pH	W , %	t , °C	pH	W , %
Волок	К	6.6	6.47	20.9	14.3	6.54	27.5	9.4	6.28	28.8	8.3	6.65	6.67	12.5	6.49	22.3
	О				14.3	6.62	29.4	9.5	6.24	42.1	8.2	6.47	23.07	12.5	6.56	23.7
Пасека	К	6.0	6.56	20.6	14.4	6.62	24.0	8.7	6.60	26.9	8.3	6.44	28.53	12.7	6.53	19.0
	О				14.6	6.43	20.9	9.1	6.72	27.2	8.2	6.45	19.4	12.6	6.35	26.4
Фон	К	4.0	6.55	20.6	14.8	6.33	24.1	9.2	6.69	27.7	8.5	6.47	10.27	12.1	6.30	22.5
	О				14.8	6.62	31.7	9.3	6.88	24.0	9.2	6.55	19.8	12.7	6.49	24.0

Примечание. К – контроль (без внесения ОПСМ + М), О – опыт (внесение ОПСМ + М).

и pH портативным потенциометром Аквилон-410 (Россия) почвы при соотношении почва : дистиллированная вода 1 : 10 [21].

Химические свойства темно-серой почвы. Содержание углерода органического вещества ($C_{орг}$) определяли по методу Тюрина в модификации Никитина в трехкратной повторности, валового азота ($N_{вал}$) — методом мокрого озонения в присутствии хлорной кислоты по Кьельдалю [13, 18, 21]. Для определения гидролизующих форм азота использовали методику ступенчатого щелочного гидролиза по Корнфилду в чашках Конвея с помощью NaOH [7]. Подвижный фосфор определяли колориметрически по Чирикову с приготовлением почвенной вытяжки: 4 г воздушно-сухой почвы помещали в 200–250 мл колбу, добавляли 100 мл 0.5 М раствора CH_3COOH . Взбалтывали на ротаторе 1 ч, оставляли на 18–20 ч, снова взбалтывали и фильтровали, затем 10 мл фильтрата, помещали в мерную колбу на 100 мл, доливали до метки экстрагирующим реактивом на основе молибдата аммония и аскорбиновой кислоты. После образования синего окрашивания колориметрировали на фотоэлектроколориметре КФК-3-0-1 (Россия) в кювете толщиной 2 см, при длине волны 670 нм [5, 21].

Биологическая индикация состояния темно-серой почвы. В почве сосняка Погорельского бора после выборочной рубки (2017 г.) и пожара (2022 г.) в опытных и контрольных вариантах участков фон, волок, пасека с 2020 по 2022 гг. ежегодно определяли общую численность микроорганизмов, процентное соотношение долей экологотрофических групп микроорганизмов (ΣTGM), содержание микробной биомассы ($C_{мик} = MB$), интенсивность базального ($БД$) дыхания и удельного дыхания (qCO_2) микробной биомассы, а также ферментативную активность ($ФА$).

Общую численность культивируемых микроорганизмов и соотношение долей экологотрофических групп определяли посевами на питательных средах: мясо-пептонном и сусло агаре — гидролитиков, крахмало-аммиачном агаре — копиотрофов, на почвенном агаре — олиготрофов, согласно [17, 22].

Таксономическую принадлежность бактерий и грибов, выросших на питательных средах, проводили по культуральным и морфологическим характеристикам [17, 30, 37, 44] с помощью микроскопа Olympus BX43 (Япония), а также MALDI-ToF MS Hexin CMI-1600 (Китай). Идентификацию чистых культур бактерий и грибов проводили на оборудовании MALDI-TOF MS Hexin CMI-1600 (Китай), согласно протоколу [25].

Дыхательную (респираторную) 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 [17]. Во флаконы (250 мл) помещали 2 г почвы (60% полной влагоемкости) и добавляли 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 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 мкг С- CO_2 /(г почвы ч) [28]. Микробную биомассу ($MB = C_{мик}$) почвенного образца определяли согласно [40], путем пересчета скорости СИД по формуле:

$$C_{мик} = MB(мкг С/г) = \\ = 50.4 \text{ СИД (мкг С-}CO_2\text{/(г ч))}.$$

Микробный метаболический коэффициент (qCO_2) рассчитывали по отношению БД и MB [1, 29].

Ферментативную активность почвы определяли методами Галстяна и Шербаковой [24]. С использованием фотоэлектроколориметра КФК-3 определяли активность ферментов: инвертазы, уреазы, фосфатазы с предварительным компостированием в течение 24 ч, активность пероксидазы ($ПО$) и полифенолоксидазы ($ПФО$) — с предварительным компостированием в течение 30 мин в термостате при температуре 30–38°C. Активность инвертазы выражали в мг глюкозы/г почвы, уреазы — в мг N- NH_4 /г почвы, фосфатазы — в мг P_2O_5 /г почвы, протеазы — мг глицина/г почвы, пероксидазы и полифенолоксидазы — мг 1.4-бензохинона/г почвы. По соотношению $ПФО/ПО$ высчитывали коэффициент гумификации (K_r), позволяющий судить об интенсивности процесса минерализации гумуса [13, 24].

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ Excel-2003, Excel-2013. Для выявления зависимостей между биологической (микробиологической, ферментативной) активностью исследуемых участков и pH, температурой и влажностью почвы проводили дисперсионный и корреляционный анализы; коэффициенты корреляции (r) по Спирмену были значимы при $p < 0.05$. Для подтверждения различий между химическими, микробиологическими параметрами исследуемой почвы использовали метод главных компонент, при обработке полученных данных — программы Statistica12, Past 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологическое описание почвенного разреза. Почвенный разрез был заложен в сосновом лесу Погорельского бора на глубину 100 см. Общая

формула почвенного профиля имеет следующий вид: O—AY—AEL—BEL—BT—BC_g—Cg. Органогенный горизонт (O) вниз по профилю почвы сменяется серогумусовым горизонтом (AY) с признаками поверхностного оглеения с сизовато-оливковыми пятнами, который постепенно переходит в гумусово-элювиальный легкосуглинистый буровато-серый со светло-серыми пятнами (AEL). Далее располагается субэлювиальный горизонт BEL, переходящий в текстурный буровато-светло-коричневый с палевым оттенком BT. Ниже горизонт B растянут (BC_g) и переходит в почвообразующую породу (Cg). Диагностические признаки: наличие серогумусового аккумулятивного горизонта, элювиально-иллювиальное распределение ила, R₂O₃ и SiO₂ по профилю. Почва темно-серая оглееная тяжелосуглинистая на древнеаллювиальных отложениях [15], по международной классификации *Harlic Greyzems* [45].

Гидротермические показатели темно-серой почвы экспериментальных участков. Ранее отмечено, что после рубок изменяются световой и тепловой режимы и гидротермические условия почвы [16, 34]. После выборочной рубки в сосняках разнотравно-вейниковых Погорельского бора в 2011 г. вследствие разреживания древостоя изменились условия инсоляции, влажности, температуры почвы и т.д., что отразилось на свойствах почвы и лесовозобновительных процессах [2].

Спустя три года после выборочной рубки 2017 г. были исследованы влажность, температура и pH почвы до и после внесения в нее биоудобрения. Установлено, что за исследуемый период во всех вариантах опыта после несплошных рубок изменились показатели влажности, pH, температуры почвы. После внесения биоудобрения (ОПСМ + М) ко второму году исследований (2021 г.) значения pH почвы возросли. Ранее показано, что внесение микопродукта в темно-серую почву Погорельского бора приводило к ее подщелачиванию [3]. Такой эффект отмечали и в опытных вариантах после внесения ОПСМ + М. Так, к концу 2021 г. исследований в опытных вариантах фон и пасека отмечено увеличение значений pH на 0.16–0.33 ед., а на волоке наоборот произошло подкисление (на 0.33 ед.) из-за большого количества порубочных остатков сосны на этих участках. Кроме того, внесенное биоудобрение способствовало сохранению большей влажности почвы во всех вариантах, особенно в варианте волок О (в 2 раза), где после рубок образовались “окна”.

После пожара 2022 г., который прошел в основном лесу неравномерно (с разной интенсивностью), во всех вариантах наряду с углями и золой, на поверхности почвы осталось много несгоревших растительных остатков. В 2022 г. показатели влажности, pH, температуры почвы по сравнению с периодом 2020–2021 гг. изменились суще-

ственно. Температура верхнего слоя почвы на всех участках повысилась в среднем за сезон на 2–3°C по сравнению с прошлым годом, как в контрольных, так и в опытных вариантах. Средний за сезон показатель влажности в контрольных вариантах — около 14%, на участках с внесением (опыт) — 20%.

Химические свойства темно-серой почвы экспериментальных участков. Анализ основных химических свойств почвы во всех исследованных вариантах показал, что до применения биоудобрения в 0–10 см (минеральной части) содержалось примерно одинаковое количество гумуса (в среднем 3.4–4.8%) (табл. 3). После внесения ОПСМ + М на участке волок отмечали немного повышенное содержание гумуса, что может быть связано не только с биогенным перемешиванием нижнего подгоризонта подстилки с верхней минеральной частью почвы, но и с обилием переработанных в щепу порубочных остатков как биоразлагаемого материала. Заметно увеличилось содержание валовых форм азота на участках: фон — от 96 до 109 мг/100 г, пасека — от 107 до 118 мг/100 г, волок — до 119 мг/100 г. Содержание доступных форм элементов питания может свидетельствовать о специфическом проявлении биогенно-аккумулятивных почвенных процессов после применения удобрения. На участке волок увеличилось содержание легкогидролизуемых форм азота до 6.6 мг/100 г и подвижного фосфора до 40.42 мг/100 г. После внесения ОПСМ + М интенсивно расходуется и аммонийный азот, содержание которого изменяется от 4.16 до 2.64 (фон) и от 4.24 до 3.96 мг/100 г (волок), что связано с ростом самосева сосны.

Прошедший в мае 2022 г. низовой пожар на содержание гумуса почвы повлиял незначительно, показатели возвратились к значениям до внесения удобрения (май, 2020 г.) (табл. 3). В два раза сократилось содержание валового азота. Внесение ОПСМ + М после пожара на всех участках способствовало увеличению показателей N_{вал} на 12.6–15% и подвижного фосфора (на 5.45–12.25%), а содержание негидролизуемой фракции азота заметно уменьшилось по сравнению с маем 2022 г. Содержание аммонийного азота к концу сезона также стало меньше, полагаем, за счет активного его потребления всходами сосны. Из-за значительного поступления в почву после пожара С угля и обгоревших древесных остатков увеличилось соотношение С/Н по сравнению с допожарными значениями.

Биологическая активность темно-серой почвы экспериментальных участков до и после внесения ОПСМ + М

Микробиологическая активность почвы. Исследование почвы участков фон, волок, пасека в сосняке разнотравном в мае 2020 г. до внесения био-

Таблица 3. Химические показатели в 0–10 см слое (горизонт АУ) темно-серой почвы до и после внесения биоудобрения (ОПСМ + М) на участках фон, пасека, волок в сосняке Погорельского бора

Участок	Гумус, %	C _{орг} , %	рН	N _{вал}	N _{ЛГ}	N _{ТГ}	N _{НГ}	C/N	Подвижные, мг/100 г	
				мг/100 г					N–NH ₄	P ₂ O ₅
До внесения ОПСМ + М (май, 2020 г.)										
Фон	3.44	1.99	6.55	95.8	4.3/4.5*	0.9/1.0	90.5/94.5	21	4.16/96.7**	24.05
Пасека	4.79	2.78	6.56	106.9	6.0/5.6	0.7/0.7	100.2/93.7	26	3.75/62.5	30.13
Волок	3.72	2.16	6.47	118.3	4.3/3.6	4.6/3.9	109.5/92.5	18	4.24/98.6	23.34
После внесения ОПСМ + М (сентябрь, 2021)										
Фон	4.10	2.38	6.51	109.3	5.2/4.7	1.6/1.5	102.6/93.8	22	2.64/50.8	18.15
Пасека	3.23	1.87	6.80	111.7	4.9/4.4	1.5/1.4	105.3/94.2	17	3.66/74.7	24.10
Волок	4.31	2.50	6.18	118.8	6.6/5.5	6.8/5.7	105.5/88.8	21	3.96/60.0	40.42
После пожара (май, 2022 г.)										
Фон	3.37	1.96	6.47	42.3	10.4/24.5	4.4/10.3	27.6/65.2	47	3.93/37.8	22.45
Пасека	5.01	2.90	6.43	45.0	11.5/25.6	3.6/8.0	29.9/66.3	64	2.74/23.8	22.37
Волок	3.98	2.30	6.65	47.0	10.7/22.3	5.0/10.7	31.2/66.4	49	3.22/30.1	25.38
После повторного внесения ОПСМ + М (сентябрь, 2022 г.)										
Фон	3.37	1.96	6.49	57.5	10.4/18.1	1.7/2.9	45.5/79.0	34	2.00/19.2	34.70
Пасека	5.44	3.16	6.35	57.5	8.6/15.3	5.1/9.2	43.8/75.5	55	2.00/23.2	27.80
Волок	3.16	1.83	6.56	59.6	12.7/21.4	5.1/8.6	41.9/70.0	31	2.93/23.1	25.74

* В знаменателе – % от валового (N_{вал}). ** В знаменателе – % от легкогидролизуемого (N_{ЛГ}). N_{вал} – валовый азот; N_{ЛГ} – легкогидролизуемый азот; N_{ТГ} – труднотгидролизуемый азот; N_{НГ} – негидролизуемый азот.

удобрения показало, что наибольшие значения МБ и БД были на пасеке (239 и 6.8 мкг С–СО₂/г почвы) (рис. 2). Внесение биоудобрения (ОПСМ + М) в первый год наблюдений (2020 г.) увеличило содержание микробной биомассы: в опытных вариантах (фон в 1.3, волок – в 1.6, пасека – в 1.1 раза) по сравнению с начальными (до внесения) значениями. На второй год исследований (сентябрь 2021 г.) во всех опытных вариантах содержание МБ немного уменьшилось по сравнению с 2020 г. (в 1.2 раза), но оставалось больше начальных значений (до внесения ОПСМ + М): волок в 1.7 раза, пасека – в 1.2 и фон – в 1.3 раза, а также больше контрольных вариантов.

Спустя неделю после пожара, в мае 2022 г., измерение микробного дыхания показало, что во всех контрольных и опытных вариантах средние значения БД были высокими: фон – 7.8, волок – 7.5, пасека – 9.1 мкг С–СО₂/(г ч). Содержание МБ в среднем составляло 252 (фон), 112 (волок) и 90 (пасека) мкг С/г почвы. Внесение биоудобрения (ОПСМ + М) на сгоревшую поверхность почвы участков нивелировало влияние пирогенного углерода, снизило интенсивность дыхания БД и содержание МБ. Так, к сентябрю значения БД в опытных вариантах снизились в 3.3 (фон), 2.5 (волок) и 4.2 раза (пасека), а МБ – в 4.3, 2.5 и 2.4 раза (соответственно) по сравнению с маем.

К концу вегетационного сезона в опытных вариантах отмечено увеличение значений МБ после внесения ОПСМ + М по сравнению с вариантами без удобрений (контроль).

В 2020 г. в почве всех вариантов до внесения ОПСМ + М значения $q\text{CO}_2$ были высокими, 20–32 мкг С–СО₂/(ч г). Это свидетельствует о том, что микробные сообщества почвы после вырубki еще не восстановились. Внесение в опытные варианты ОПСМ + М увеличило значения $q\text{CO}_2$ в 1.3–1.5 раза, которые не снижались в течение 2020–2021 гг. (рис. 3).

После пожара значения $q\text{CO}_2$ в почве всех вариантов значительно увеличились по сравнению с 2020 г.: волок_К – в 3.3, пасека_О – в 4.2 раза, фон_О – в 2.5 раза, что связано с существенным нарушением функционирования микробных сообществ. После внесения ОПСМ + М к концу вегетационного сезона 2022 г. значения $q\text{CO}_2$ в почве всех опытных вариантов приблизились к таковым 2021 г. Изменения значений $q\text{CO}_2$ в среднем в 2 раза и более, как в опытных, так и в контрольных вариантах, свидетельствуют о нестабильности функционирования микробоценозов в почве исследуемых участков.

Отмечено, что до начала эксперимента (2020 г.) контрольные и опытные варианты участков фон, во-

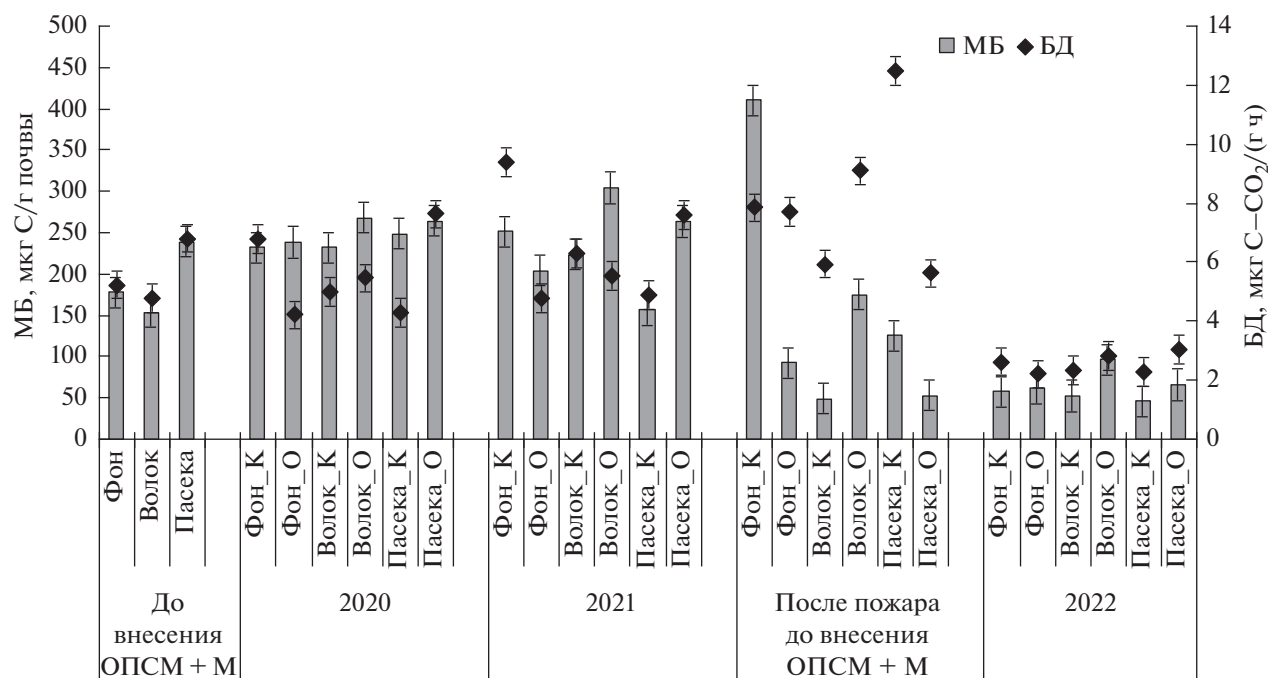


Рис. 2. Содержание микробной биомассы (МБ) и интенсивность базального дыхания (БД) до и после внесения ОПСМ + М (2020–2021 гг.), а также после пожара и вторичного внесения ОПСМ + М (2022 г.) в темно-серой почве опытных и контрольных вариантов участков фон, пасека, волок в сосняке Погорельского бора ($n = 3$).

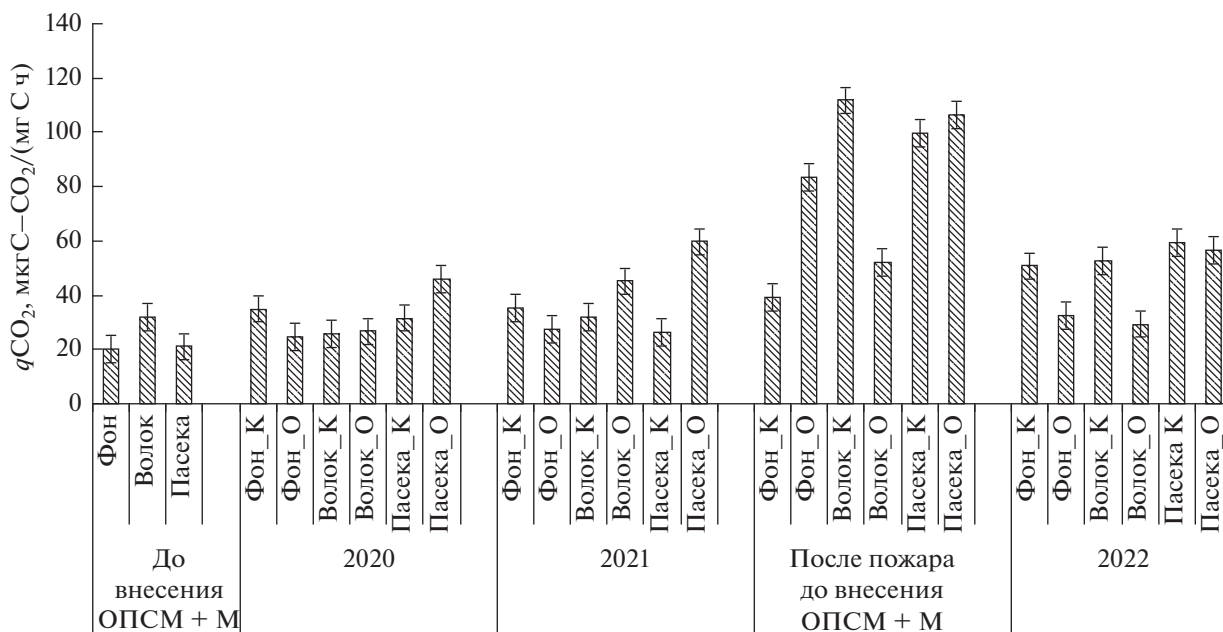


Рис. 3. Значения микробного метаболического коэффициента ($q\text{CO}_2$) до и после внесения ОПСМ + М (2020–2021 гг.), а также после пожара и вторичного внесения ОПСМ + М (2022 г.) в темно-серой почве опытных и контрольных вариантов участков фон, пасека, волок в сосняке Погорельского бора ($n = 3$).

лок, пасека имели близкие показатели общей численности микроорганизмов (3.1–3.4 млн КОЕ/г почвы) и характеризовались преобладанием олиготрофно-гидролитического микробного комплекса, где наибольшую долю гидролитиков наблю-

дали на волокне (35%), что объясняется наличием оставшихся порубочных остатков. Основными деструкторами органического вещества в почве были неспоровые бактерии, доля которых достигала 56–61%, меньше наблюдалось актиномице-

Таблица 4. Соотношение микроорганизмов в 0–10 см слое темно-серой почвы в контрольных и опытных вариантах участков фон, пасека, волок в сосняке Погорельского бора (2020–2022 гг.), %

Группа микроорганизмов	2020 г.									2021 г.						2022 г.											
	май (до внесения ОПСМ + М)			сентябрь						сентябрь						май (после пожара, до внесения ОПСМ + М)					сентябрь						
	волок	пасека	фон	волок_K	волок_O	пасека_K	пасека_O	фон_K	фон_O	волок_K	волок_O	пасека_K	пасека_O	фон_K	фон_O	волок_K	волок_O	пасека_K	пасека_O	фон_K	фон_O	волок_K	волок_O	пасека_K	пасека_O	фон_K	фон_O
Гидро- литики	35	30	26	14	33	21	24	39	25	35	37	44	32	29	20	20	20	36	12	51	17	31	37	37	45	37	33
Копио- трофы	18	31	19	13	15	19	21	17	18	8	3	20	11	21	27	12	11	12	28	14	20	20	21	18	13	20	18
Олиго- трофы	47	39	55	73	52	60	56	44	57	57	60	36	57	50	53	68	69	52	60	35	63	49	42	45	42	43	49

тов и споровых бактерий – 30–40%, и грибов – от 10 до 13% в зависимости от участка.

После внесения ОПСМ + М к концу второго года исследования (сентябрь 2021 г.) во всех опытных вариантах отмечен рост ОЧМ относительно начальных значений (май 2020 г). При этом внесение ОПСМ + М обусловило увеличение численности микроорганизмов в 1.5 и 2.9 раза в опытных вариантах волок и пасека (6.56 и 14.83 млн КОЕ/г почвы соответственно). Доля гидролитической группы микроорганизмов как в опытных, так и контрольных вариантах оставалась высокой (37 и 32% волок_О и пасека_О; 35 и 44% волок_К и пасека_К) (табл. 4). Копиотрофная микробная группа была самой малочисленной, на протяжении двух лет ее доля уменьшалась от первоначальных значений. Наибольшего значения доля копиотрофов достигла к концу 2020 г. в обоих вариантах пасека (19% – пасека_К и 21% – пасека_О) и в 2021 г. – фон (21% – фон_К и 27% – фон_О). На протяжении двух вегетационных сезонов (после внесения ОПСМ + М) доминировала олиготрофная группа неспоровых бактерий, численность которых постепенно снижалась, при этом оставаясь наибольшей (в опытных вариантах пасека и волок – 57 и 59%) в течение второго года вегетации.

Среди микромицетов постоянными обитателями почвы независимо от варианта эксперимента и внесения ОПСМ + М были представители зигомикетов *Zygomycota* Moreau (в том числе *Mortierella* sp.), микромицеты родов *Penicillium*, *Trichoderma*, *Cladosporium*, *Acremonium*, *Paecilomyces*, *Aspergillus*, *Sphaerostilbella* (= *Glilocladium* Corda), *Mucor*, *Umbelopsis*, *Aureobasidium* и дрожжи. Отмечено, что внесение ОПСМ + М снизило разнообразие грибов по сравнению с соответствующим контролем. По-видимому, внесенное биодобрение обусловило временную однородность состава питательных веществ на эксперимен-

тальных участках, что повлияло на разнообразие и численность (КОЕ) микромицетов. К концу 2021 г. в опытных вариантах пасека и фон с ОПСМ + М доминировали грибы рода *Umbelopsis*, максимальное значение их численности достигало 5.89×10^5 КОЕ/г почвы, содоминантами выступали представители рода *Penicillium*. В варианте волок_О доминировали микромицеты *Trichoderma* sp. (0.91×10^5 КОЕ/г почвы), в варианте волок_К преобладали представители рода *Mortierella*. Присутствие на порубочных остатках представителей *Mortierella* sp. и *Trichoderma* sp. не случайно, так как они известны своей гидролитической активностью и способностью к деструкции гемицеллюлоз и лигнина, активно участвуют в процессах разложения растительных остатков.

После пожара 2022 г. сгорела вся подстилка и верхний слой почвы вместе с остатками биодобрения. Но поскольку пожар прошел неравномерно (с разной интенсивностью), на участках наряду с углями на поверхности почвы осталось много несгоревших растительных остатков. Известно, что лесные пожары генерируют значительное количество пирогенного углерода (PyC), который первоначально находится в горизонте О и служит стабильной формой углерода экосистемы [31]. В исследовании [31] показано, что в среднем образуется $5.2 \pm 2.5\%$ PyC от сгоревшей биомассы, а один лесной пожар или повторное возгорание генерируют около 2.2 ± 1.7 МГ/га в виде PyC. Основываясь на этих данных и на визуальном количестве золы и обуглившихся древесных остатков, предположили, что поступление пирогенного углерода в почву исследуемых участков было значительным. По нашим наблюдениям наличие такого углерода способствовало развитию микроорганизмов-карботрофов, численность которых спустя неделю после пожара была высокой и изменялась от 15.5 до 26.4 млн КОЕ/г почвы. Общая численность микроорганизмов в мае 2022 г. после пожа-

ра в 2.8 раза превысила таковую в сентябре 2021 г. и в 11.2 раза первоначальную ОЧМ в основном за счет увеличения доли неспоровых бактерий. Доля олигокарботрофных микроорганизмов доходила до 95–96% (пасака_О и фон_К) от общего числа. Максимальные значения ОЧМ (38.76–39.06 млн КОЕ/г почвы) отмечены в вариантах пасака_О и фон_К. Зафиксировано увеличение и доли споровых бактерий (р. *Bacillus*). Одновременно существенно сократилось присутствие грибов и актиномицетов (до 1.5–5%). К сентябрю 2022 г. ОЧМ снизилась от майской в 11.3 раза (до 2–3 млн КОЕ/г почвы), а по сравнению с сентябрем 2021 г. — в 4.5 раза, что свидетельствует о депрессии почвенных микробных сообществ после пожара. На эколого-трофических группах микроорганизмов пожар и его последствия сказались следующим образом: во всех вариантах, кроме фон_К, доминировали олиготрофы, их доля увеличилась по сравнению с 2021 г.; не однозначно изменилось соотношение долей гидролитиков и копиотрофов по участкам по сравнению с 2020 и 2021 гг. В вариантах пасака и волок гидролитиков стало значительно меньше (в 2 раза), особенно в опытных вариантах (волок_О и пасака_О), а в варианте фон_К их стало даже больше, чем олиготрофов в 1.5 раза. В вариантах волок_О, волок_К и пасака_О вместе с увеличением содержания $N-NH_4$ повысилась доля копиотрофов, так как эта группа способна к минерализации высоких концентраций аммонийного азота [7, 34]. В среднем во всех вариантах доля гидролитиков, как и до начала эксперимента, превышала таковую копиотрофов в 1.6 раза, а в варианте фон_К гидролитиков было больше, чем олиготрофов в 1.5 раза.

Внесение ОПСМ + М на сожженную поверхность почвы привело к увеличению содержания гидролитиков и снижению олиготрофов во всех вариантах, что способствовало восстановлению олиготрофно-гидролитического комплекса микроорганизмов до уровня начала эксперимента. Как показали исследования, состав этого комплекса способен успешно осуществлять первичную деструкцию сгоревших растительных остатков и пирогенный углерод.

Поступление пирогенного углерода в почву участков обусловило развитие микроорганизмов-карботрофов, относящихся к различным таксономическим группам. Анализ видового разнообразия грибов в почве через 7 дней после пожара и после внесения ОПСМ + М показал изменение их соотношения в зависимости от прогорания почвы и наличия несгоревших остатков древесины. В мае (после пожара) в вариантах волок_К и волок_О доминировали представители родов *Trichoderma* (11 и 49% соответственно) и *Penicillium* (11 и 49% соответственно), в вариантах пасака_К и пасака_О — грибы родов *Umbelopsis* (15 и 10% соответственно) и *Mortierella* (11.2%), содоминанта-

ми были *Penicillium* (6 и 11% соответственно); в варианте фон_К доминировали зигомицетовые грибы (34.7%), а в фон_О — представители родов *Penicillium* (18.6%) и *Mortierella* (14.7%). К концу сезона вегетации увеличилась доля грибов р. *Trichoderma*. Ранее показано, что вышеуказанные грибы являются карботрофами, они встречались в пирогенных горизонтах лесных почв [9, 33, 36]. Значительное количество грибов родов *Trichoderma* и *Penicillium* на углях указывает, что они способны утилизировать пирогенный углерод и продукты пиролиза, переводя их в доступный для других организмов субстрат [8, 33]. Вероятно, грибные экзоферменты инициируют разложение полициклических ароматических углеводородов (ПАУ), упрощая разложение ПАУ бактериальным сообществам [36, 38]. Среди бактерий во всех вариантах доминировали *Serratia plymuthica*. Их доля от числа неспоровых бактерий достигала 94.4 (пасака_О) и 98.5% (фон_К). Среди споровых бактерий в значительном количестве встречались *Bacillus mycoides*, доля которых была также максимальной в варианте пасака_О и составила в мае 3.31%, в сентябре — 8.59% (от общего числа споровых бактерий). Грибы и бактерии образуют успешный естественный консорциум, который метаболизирует ПАУ в загрязненных почвах. Однако есть мнение, что бактерии обладают гораздо более высоким потенциалом разложения углеводородов, чем грибы [27, 38]. Минерализационная активность такого почвенного консорциума способствует более быстрому восстановлению лесорастительной способности почвы, увеличению ее биологического потенциала.

Установлено влияние pH, влажности и температуры почвы на МБ, БД, qCO_2 , ОЧМ и ЭТГМ. До внесения ОПСМ + М на участки наиболее значимые корреляционные зависимости отмечены между МБ, БД и ОЧМ с pH ($r = 0.82, 0.78, 0.97$ соответственно), влажностью ($r = -0.72, -0.68, -0.99$ соответственно) и температурой ($r = 0.72, 0.76$ соответственно) почвы. С внесением ОПСМ + М значимые корреляционные связи в 2020 г. отмечены между pH, БД и qCO_2 ($r = -0.83, -0.78$) и влажностью ($r = -0.71, -0.82$), в 2021 г. — между МБ, БД, qCO_2 , ОЧМ и pH ($r = -0.77, -0.55, 0.93, 0.69$ соответственно), влажностью ($r = 0.98, 0.86, -0.89$ соответственно) и азотом ($r = 0.72, 0.51, -0.82, -0.61$ соответственно). Видимо после пожара были нарушены корреляционные связи между биологическими и гидротермическими показателями почвы. Так, значимая корреляция отмечена только между дыханием (БД и qCO_2) и pH ($r = -0.6$ и 0.75 соответственно). После вторичного внесения ОПСМ + М (2022 г.) достоверные связи с pH, влажностью, содержанием азота и C_{org} наблюдали только между отдельными биологическими показателями: МБ и БД с влажностью ($r = 0.57$ и 0.63),

$q\text{CO}_2$ и ОЧМ с рН ($r = -0.54$ и 0.56), ОЧМ с азотом ($r = 0.85$).

Таким образом, на основании изменения микробиологических показателей контрольных и опытных вариантов исследованных участков установлена степень чувствительности почвенных микробоценозов — повышение/уменьшение активности на внесение биоудобрения и воздействие пожара. После пожара увеличивались значения БД, $q\text{CO}_2$, уменьшались МБ, ОЧМ, ЭТГМ, что указывало на стрессовое состояние микробоценозов исследованных участков. Внесение ОПСМ + М увеличивало значения МБ, ОЧМ, ЭТГМ, по сравнению с вариантами без внесения биоудобрений, повышая биологическую активность почвы.

Ферментативная активность почвы экспериментальных участков. Общие характеристики активности окислительно-восстановительных и гидролитических ферментов в верхнем наиболее биологически активном слое почвы (0–10 см) исследовали до и после внесения биоудобрения (ОПСМ + М) в опытные варианты исследуемых участков. Вследствие разреживания полога, осветления и дополнительного поступления углерода в почву в виде порубочных остатков активность гидролитических ферментов до внесения ОПСМ + М была практически одинаковой во всех вариантах. Среди полифенолпероксидаз активность ПФО была выше на пасеке и ПО — на волоке, по сравнению с фоном (табл. 5). Наиболее высокие значения коэффициента гумификации (K_r), превышающие значения фона и волока в 2 раза, отмечены на пасеке. Согласно имеющимся шкалам энзиматической активности [6, 11], в биологически активном слое всех участков активность окислительных и гидролитических ферментов считается низкой, что соответствует таковой для свежих рубок с низкой интенсивностью по запасу [2]. После внесения биоудобрения активность некоторых ферментов (инвертазы, уреазы, пероксидазы) в опытных вариантах по сравнению с контрольными увеличилась уже через месяц и оставалась высокой до конца сентября 2020 г. Так, активность ПФО и ПО в опытных вариантах фон и пасека увеличилась в 2 и 1.5–1.8 раза по сравнению с началом (май, 2020 г.) эксперимента. В 2021 г. эта тенденция сохранилась. Кроме того, возросли значения коэффициентов гумификации.

Известно, что полифенолпероксидазы играют важную роль в формировании гумусовых веществ, устойчивых к разложению и участвующих в превращениях соединений ароматического ряда [13, 14]. Они катализируют трансформацию фенолов до хинонов в присутствии кислорода воздуха или перекиси водорода [24]. В соответствующих условиях хиноны при конденсации с

аминокислотами и пептидами образуют первичные молекулы протогуминовых кислот и иммобилизируют углерод в почвенном гумусе, препятствуя его накоплению в атмосфере в виде углекислого газа [26, 39]. В то же время высокая активность оксидаз приводит к увеличению интенсивности минерализации органического вещества и уменьшению его содержания в почве, что объясняет относительно небольшое содержание гумуса в верхнем почвенном слое исследуемых участков. Установлена зависимость активности полифенолоксидазы от содержания гумуса ($r = 0.72$).

Анализ ферментативной активности почвы всех вариантов эксперимента показал, что пожар способствовал прогоранию подстилки и депрессии биохимических процессов в них. В мае 2022 г. активность большинства ферментов, за исключением уреазы и инвертазы, была снижена по сравнению с предыдущим годом, а также с сентябрем 2022 г. Коэффициент гумификации после пожара во всех вариантах был в пределах единицы. К сентябрю активность всех ферментов в вариантах с внесением биоудобрений значительно увеличилась по сравнению с контрольными, но была значительно меньше, чем в 2021 г. После пожара во всех вариантах ярко выражено увеличение активности ферментов азотного (уреазы) и углеводного метаболизма (инвертазы), даже после биорекультивации с использованием ОПСМ + М. Отмечено, что биохимические показатели заметно снижались в зависимости от температуры, однако незначительно повышались от влажности, особенно в случае инвертазы (от $r = 0.49$ до 0.92), а также фосфатазы, протеазы и полифенолоксидазы (от $r = 0.32$ до 0.93), что подтверждено и другими авторами [35, 42, 43]. Таким образом, показано, что микробиологические и биохимические показатели почвы после различного рода антропогенных воздействий изменялись в зависимости от интенсивности этих воздействий.

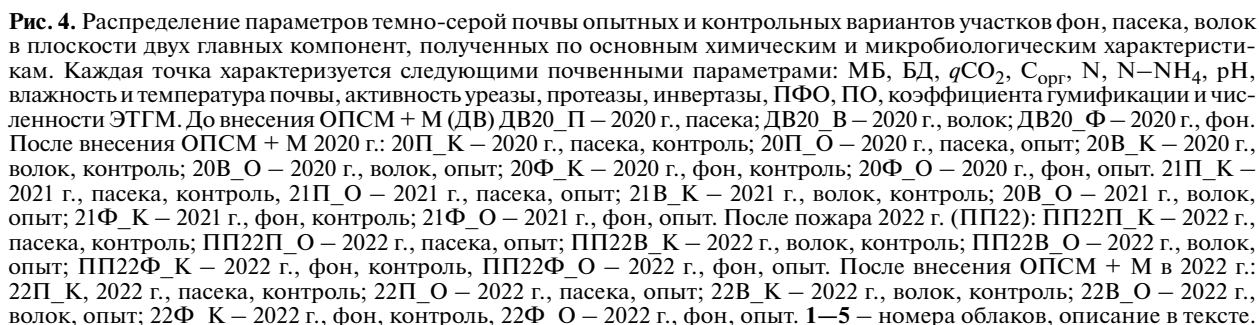
Проведенный анализ главных компонент показал, что почвенные параметры (биологические и химические) участков после внесения биоудобрения (2020–2022 гг.) и пожара (2022 г.) различались между собой (рис. 4). На первую компоненту приходилось 80.9% всей дисперсии, на вторую 11.2%. В плоскости первой компоненты выделяются 4 облака, различающиеся между собой в первую очередь, по содержанию МБ и N. В левой нижней полуплоскости располагаются два облака (1 и 2), первое облако — варианты почвы 2021 г. до пожара и второе — варианты в конце вегетационного сезона 2022 г. В правой нижней полуплоскости располагается облако 4, формируемое вариантами 2020 г. после внесения ОПСМ + М, на границе между облаками 2 и 4 располагается облако 3, в которое входят варианты до внесения удобрений (рис. 4).

Таблица 5. Ферментативная активность темно-серой почвы (0–10 см) в контрольных и опытных вариантах участков фон, пасека, волок в сосняке Погорельского бора, мг/г почвы (усредненные данные за сезон) ($n = 3$)

Фермент	Контроль			Опыт		
	фон	пасека	волок	фон	пасека	волок
После рубок (2017 г.) До внесения ОПСМ + М, май, 2020 г.						
Протеаза*	0.95 ± 0.02	0.91 ± 0.07	0.96 ± 0.05	—	—	—
Уреаза	1.92 ± 0.07	1.76 ± 0.11	1.69 ± 0.12	—	—	—
Инвертаза	42.1 ± 3.55	43.3 ± 5.60	44.0 ± 3.20	—	—	—
Полифенолоксидаза	0.14 ± 0.03	0.32 ± 0.09	0.14 ± 0.02			
Пероксидаза	0.19 ± 0.05	0.16 ± 0.03	0.22 ± 0.09			
K _г **	0.93 ± 0.45	1.96 ± 0.34	0.89 ± 0.37			
После внесения ОПСМ + М, 2020 г.						
Протеаза	1.06 ± 0.26	1.29 ± 0.41	1.20 ± 0.27	0.87 ± 0.10	0.84 ± 0.05	0.97 ± 0.10
Уреаза	0.70 ± 0.13	1.26 ± 0.20	1.36 ± 0.16	1.19 ± 0.29	1.36 ± 0.23	1.86 ± 0.31
Инвертаза	43.9 ± 2.18	34.4 ± 4.61	35.6 ± 2.50	46.6 ± 2.41	48.1 ± 1.74	44.8 ± 1.92
Полифенолоксидаза	0.43 ± 0.04	0.31 ± 0.02	0.33 ± 0.05	0.29 ± 0.01	0.32 ± 0.01	0.32 ± 0.04
Пероксидаза	0.31 ± 0.02	0.26 ± 0.02	0.26 ± 0.02	0.30 ± 0.03	0.31 ± 0.03	0.28 ± 0.02
K _г	1.40 ± 0.17	1.23 ± 0.12	1.22 ± 0.13	1.01 ± 0.07	1.07 ± 0.08	1.16 ± 0.21
Спустя год после внесения ОПСМ + М, 2021 г.						
Протеаза	0.92 ± 0.13	0.80 ± 0.04	0.72 ± 0.10	0.60 ± 0.06	0.73 ± 0.05	0.81 ± 0.01
Уреаза	1.29 ± 0.17	1.66 ± 0.15	1.68 ± 0.13	1.68 ± 0.08	1.63 ± 0.02	2.58 ± 0.10
Инвертаза	38.7 ± 3.52	33.9 ± 4.06	42.9 ± 7.13	60.1 ± 3.58	36.6 ± 7.25	44.6 ± 7.35
Полифенолоксидаза	0.35 ± 0.14	0.44 ± 0.11	0.32 ± 0.06	0.34 ± 0.07	0.43 ± 0.13	0.51 ± 0.18
Пероксидаза	0.21 ± 0.02	0.31 ± 0.02	0.23 ± 0.02	0.24 ± 0.02	0.27 ± 0.04	0.34 ± 0.09
K _г	1.66 ± 0.06	1.37 ± 0.17	1.69 ± 0.59	1.57 ± 0.42	1.47 ± 0.25	1.65 ± 0.23
После пожара (2022 г.), май. До внесения ОПСМ + М						
Протеаза	0.24 ± 0.03	0.31 ± 0.01	0.28 ± 0.09	0.32 ± 0.04	0.20 ± 0.04	0.43 ± 0.07
Уреаза	1.84 ± 0.30	2.94 ± 0.77	3.22 ± 0.91	1.95 ± 0.13	2.60 ± 0.17	2.11 ± 0.33
Фосфатаза	1.13 ± 0.09	0.92 ± 0.07	1.03 ± 0.17	1.43 ± 0.01	1.33 ± 0.15	1.35 ± 0.32
Инвертаза	55.52 ± 6.23	64.63 ± 11.53	80.14 ± 10.52	87.24 ± 12.65	63.86 ± 21.14	69.00 ± 6.17
Полифенолоксидаза	0.09 ± 0.01	0.24 ± 0.01	0.18 ± 0.05	0.31 ± 0.04	0.22 ± 0.02	0.22 ± 0.02
Пероксидаза	0.17 ± 0.03	0.22 ± 0.04	0.21 ± 0.04	0.22 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.29 ± 0.07
K _г	0.52 ± 0.06	1.14 ± 0.23	1.04 ± 0.29	1.44 ± 0.14	1.28 ± 0.30	0.97 ± 0.34
После вторичного внесения ОПСМ + М						
Протеаза	0.27 ± 0.04	0.58 ± 0.04	0.34 ± 0.02	0.64 ± 0.06	0.53 ± 0.19	0.96 ± 0.06
Уреаза	2.13 ± 0.33	2.65 ± 0.01	4.21 ± 0.31	3.39 ± 0.61	2.66 ± 0.57	3.24 ± 0.64
Фосфатаза	1.38 ± 0.12	1.08 ± 0.09	1.40 ± 0.19	1.65 ± 0.17	1.28 ± 0.24	1.08 ± 0.20
Инвертаза	27.73 ± 1.44	30.22 ± 9.65	26.53 ± 2.28	46.16 ± 1.57	40.00 ± 0.93	27.26 ± 2.7
Полифенолоксидаза	0.37 ± 0.06	0.32 ± 0.01	0.26 ± 0.13	0.36 ± 0.06	0.38 ± 0.02	0.54 ± 0.13
Пероксидаза	0.56 ± 0.07	1.28 ± 0.17	0.60 ± 0.06	0.94 ± 0.20	0.82 ± 0.10	0.69 ± 0.13
K _г	0.71 ± 0.17	0.35 ± 0.15	0.43 ± 0.04	0.40 ± 0.04	0.48 ± 0.07	0.97 ± 0.19

* Протеаза (мг глицина/г почвы), уреазы (мг N—NH₄/г почвы), инвертазы (мг глюкозы/г почвы); фосфатазы (мг P₂O₅/г почвы), полифенолоксидазы (мг 1,4-бензохинона/г почвы), пероксидазы (мг 1,4-бензохинона/г почвы).

K_г** (полифенолоксидаза/пероксидаза) — коэффициент гумификации.



Состояние самосева сосны обыкновенной на экспериментальных участках. Биологические свойства почвы влияли и на состояние самосева сосны обыкновенной. Учет самосева (1–3-летних) сосны

в опытных вариантах после внесения ОПСМ + М показал неоднозначные результаты. В течение двух лет наблюдений (2020–2021 гг.) отмечали большую густоту всходов сосны обыкновенной на волоке, чем на пасеке. Вероятно, это связано с недостаточной освещенностью под пологом сосны на пасеке и более благоприятными световыми условиями на волоке, где деревья были убраны при проведении постепенной рубки (рис. 5). В опытном варианте пасека (с внесением ОПСМ + М) всходов и самосева было достоверно больше, чем в соответствующем контроле ($p < 0.05$ по t -критерию), биоудобрение здесь стимулировало естественное лесовозобновление. В опытном варианте волок к концу сезона 2020 г. стимулирующего эффекта не обнаружили, количество всходов в контроле было выше, чем в опыте (рис. 5а). Однако на второй год наблюдений количество всходов в начале сезона вегетации (июнь 2021 г.) в опытном

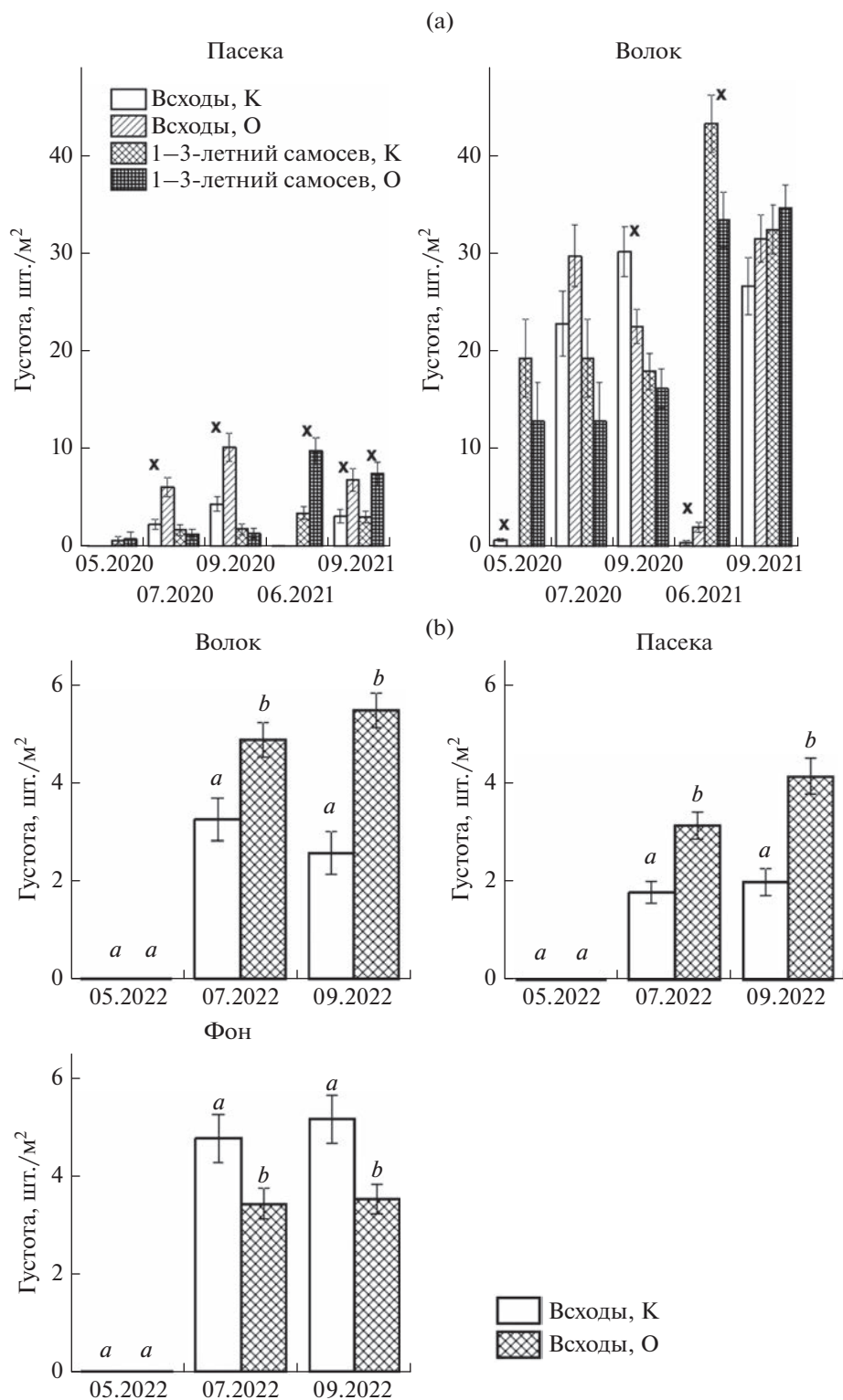


Рис. 5. Динамика густоты всходов и 1–3-летнего самосева сосны обыкновенной на участках пасека и волок до внесения (20.05.2020) и после внесения в подстилку ОПСМ + М (а); учет всходов сосны обыкновенной на участках фон, пасека, волок после сильного пожара 7 мая 2022 г. и после внесения ОПСМ + М в сосняке Погорельского бора (б). К (контроль) – без внесения ОПСМ + М, О (опыт) – с внесением ОПСМ + М. Знаком “х” отмечено достоверное различие между контрольным и опытным вариантами ($p < 0.05$ по t -критерию). Одинаковыми буквами a , b отмечены варианты опыта, достоверно не различающиеся между собой ($p < 0.05$ по t -критерию).

варианте волок стало достоверно больше, чем в контрольном. Тенденция сохранилась в сентябре 2021 г. Видимый эффект воздействия биоудобрения на всхожесть и рост самосева в вариантах волок проявился на второй год после внесения.

При пожаре 2022 г. весь самосев/подрост сгорел, на всех участках всходов не осталось (рис. 5b). Несмотря на то, что повторно ОПСМ + М внесли только в опытные варианты, в июле и сентябре были зарегистрированы появившиеся всходы сосны как в опытных, так и контрольных вариантах. При этом в опытных вариантах волок и пасека появилось достоверно больше всходов, чем в контрольных, а в вариантах фон — достоверно больше всходов было в контроле.

Отмечено, что до пожара количество всходов на участке волок было кратно больше, чем на пасеке. Однако после пожара ситуация на волоке и пасеке выровнялась, существенной разницы не обнаружено. Внесение биоудобрения ОПСМ + М стимулировало образование всходов сосны обыкновенной и их сохранность на всех участках. Таким образом, исследования состояния подростка сосны обыкновенной в опытных вариантах пасека и волок подтвердили, что внесение ОПСМ + М стимулирует образование всходов сосны, особенно после пожара, способствуя восстановлению лесовозобновления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью микробных индикаторов проведена оценка биологической активности темно-серой почвы сосняка разнотравно-зеленомошного Погорельского бора. Показано, что индикаторами состояния почвы после выборочной рубки, пожара и внесения биоудобрений являлись содержание микробной биомассы, значения микробного метаболического коэффициента, соотношение долей эколого-трофических групп микроорганизмов и ферментативная активность. Специфическими индикаторами после пожара следует считать увеличение в почвенном микробоценозе доли популяций бактерий *Serratia plymuthica* и *Bacillus mycoides* и грибов родов *Trichoderma*, *Penicillium* и *Mortierella*.

Установлено, что через три года после рубки внесение в почву биоудобрения (ОПСМ + М) привело к увеличению всех показателей биологической активности по сравнению с вариантами без внесения ОПСМ + М. Биоудобрение оказало активизирующее воздействие на почвенные микробоценозы и ферментативную активность исследуемых технологических зон вырубki (волока, пасека), а также не тронутых рубкой участков (фон).

Оценка восстановления почвы после пожара показала особенности развития некоторых таксономических групп микроорганизмов. Вместо ожида-

емого после пожара снижения численности почвенных микроорганизмов наблюдали кратковременное увеличение количества микроорганизмов-карботрофов, вызванное поступлением в почву пирогенных продуктов (уголь, зола, обгоревшие растительные остатки). Вследствие чего через неделю после пожара наблюдали увеличение общей численности, микробной биомассы, интенсивности дыхания микроорганизмов, а также активности уреазы и инвертазы. В освоении углей и негоревших растительных остатков активно принимали участие неспоровые бактерии (р. *Serratia*), бациллы (р. *Bacillus*), а также микромицеты родов *Trichoderma*, *Mortierella*, *Umbelopsis* и *Penicillium*. С середины и до конца вегетационного периода 2022 г. отмечали снижение микробиологической активности (ОЧМ, МБ, ФА) и видового разнообразия грибов, что указывало на постпирогенную депрессию почвенного микробоценоза. В то же время во всех исследуемых вариантах увеличилась доля грибов родов *Trichoderma*, *Penicillium* и *Mortierella*, а также бактерий *Serratia* и *Bacillus mycoides*, образующих успешный естественный консорциум для метаболизирования пирогенного углерода в почве и способных переводить их в доступный для других организмов субстрат. Внесение на сгоревшие участки биоудобрения (ОПСМ + М) стимулировало образование всходов сосны обыкновенной, количество которых было достоверно больше, чем на контрольных (без ОПСМ + М) вариантах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания FWS 2021-0011 “Снижение рисков возрастающего воздействия болезней и вредителей на лесные экосистемы в условиях глобальных изменений окружающей среды”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анянзева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
2. Антонов Г.И., Евграфова С.Ю., Иванов В.В. Биоиндикация лесорастительного состояния почв сосняков Красноярской лесостепи после сплошных рубок разной интенсивности // Тр. Санкт-Петербургского НИИ лесного хозяйства. 2014. № 3. С. 18–28.
3. Антонов Г.И., Барченков А.П., Пашенова Н.В., Кондакова О.Э., Гродницкая И.Д. Влияние опилочно-почвенных субстратов на рост саженцев сосны и ели в лесопитомнике экспериментального хо-

- зяйства “Погорельский бор” // Лесоведение. 2021. № 3. С. 303–317.
4. Антонов Г.И., Пашенова Н.В., Гродницкая И.Д. Пат. № 2681572 11.03.2019. Опиочно-почвенный субстрат для оптимизации плодородия почв.
 5. Вальков В.Ф., Елисеева Н.В., Имгрунт И.И., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Справочник по оценке почв. Майкоп: Адыгея, 2004. 236 с.
 6. Гапонюк Э.И., Малахов С.В. Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Тр. 4-го Всесоюз. совещ. Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 3–10.
 7. Голубева П.П. Определение щелочно-гидролизующего азота по Корнфильду // Пособие по проведению анализов почв и составлению агрохимических картограмм. М.: Наука, 1969. С. 179–180.
 8. Гродницкая И.Д., Пашкеева О.Э., Старцев В.В., Дымов А.А. Дыхательная активность и биоразнообразие микробиомов подзолистых почв постпирогенных еловых лесов Красноярского края и Республики Коми // Почвоведение. 2023. № 6. С. 758–773. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601347>
 9. 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. <https://doi.org/10.31857/S002411482203007X>
 10. Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г., Чернов И.Ю., Головченко А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Марфенина О.Е., Полянская Л.М., Степанов А.Л., Умаров М.М. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1096.
 11. Звягинцев Д.Г. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых ее показателей // Почвоведение. 1978. № 6. С. 48–54.
 12. Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во Моск ун-та, 1987. 256 с.
 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. Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биология почв Юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР, 2004. 350 с.
 15. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 240 с.
 16. Медведева М.В., Германова Н.И. Биологическая активность подзолистых почв сосняков-черничников Среднетаежной Карелии после рубок // Лесное хозяйство. 2008. № 6. С. 16–17.
 17. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 303 с.
 18. 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.
 19. Пашенова Н.В., Лоскутов С.Р., Пермькова Г.В., Анискина А.А. Влияние отвара чистотела на био- конверсию сосновых опилок культурами базидиальных грибов-ксилотрофов: Матер. IV Всерос. конф. “Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья”. Барнаул, 21–23 апреля 2009 г. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. Кн. 2. С. 39–41.
 20. Почвенно-экологический мониторинг и охрана почв / Под ред. Орлова Д.С., Васильевской В.Д. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1994. 272 с.
 21. Практикум по агрохимии / Под ред. Минеева В.Г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. 689 с.
 22. Практикум по микробиологии / Под ред. Нетрусова А.И. М.: Academia, 2005. 603 с.
 23. Сорокин Н.Д. Микробиологическая диагностика лесорастительного состояния почв Средней Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 219 с.
 24. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.
 25. Чеботарь И.В., Поликарпова С.В., Бочарова Ю.А., Майнский Н.А. Использование времяпролетной масс-спектрометрии с матрично-активированной лазерной десорбцией/ионизацией (MALDI-TOF MS) для идентификации бактериальных и грибковых возбудителей III–IV групп патогенности // Лабораторная служба. 2018. Т. 7. № 2. С. 78–86. EDN OTEIQN. <https://doi.org/10.17116/labs20187278-86>
 26. 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. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14050268>
 27. 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.
 28. 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.
 29. Anderson T.H., Domsch K.H. Application of ecophysiological quotients ($q\text{CO}_2$ and $q\text{D}$) on microbial biomass from soils of different cropping histories // Soil Biol. Biochem. 1990. V. 22. P. 251–255.
 30. Barnett H.L., Hunter B.B. Illustrated Genera of Imperfect Fungi. Minnesota: American Phytopathological Society, 1999. 218 p.
 31. DeLuca T.H., Gundale M.J., Brimmer R.J., Gao S. Pyrogenic Carbon Generation From Fire and Forest Restoration Treatments // Front. For. Glob. Change. 2020. V. 3. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00024>
 32. Dhamala B.R., Mitchel M.J. Soil disturbance and elemental dynamics in a northern hardwood forest soil, USA // Water, Air and Soil Pollution. 1996. V. 88. P. 343–353.
 33. Dymov A.A., Gorbach N.M., Goncharova N.N., Karpenko L.V., Gabov D.N., Kutyavin I.N., Startsev V.V., Mazur A.S., Grodnitskaya I.D. Holocene and recent fires influence on soil organic matter, microbiological and physicochemical properties of peats in the European North-

- East of Russia // Catena. 2022. V. 117. P. 106449.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106449>
34. Hashimoto S., Suzuki M. The impact of forest clear-cutting on soil temperature: a comparison between before and after cutting, and between clear-cut and control sites // J. For. Res. 2004. V. 9. P. 125–132.
35. Henry H.A.L. Soil extracellular enzyme dynamics in a changing climate // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 47. P. 53–59.
36. Hu L., Cao L., Zhang R. Bacterial and fungal taxon changes in soil microbial community composition induced by short-term biochar amendment in red oxidized loam soil // World J. Microbiol. Biotechnol. 2014. V. 30. P. 1085–1092.
<https://doi.org/10.1007/s11274-013-1528-5>
37. Gregersen T. Rapid method for distinction of gram-negative from grampositive bacteria // Eur. J. Appl. Microbiol. and Biotechnol. 1978. V. 5. № 2. P. 123–127.
38. Scullion J. Remediating polluted soils // Naturwissenschaften. 2006. V. 93. P. 51–65.
<https://doi.org/10.1007/s00114-005-0079-5>
39. Sinsabaugh R.L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. P. 391–404.
40. Sparling G.T. The substrate-induced respiration method // Methods in applied soil microbiology and biochemistry. London: Acad. Press, 1995. P. 397–404.
41. Stress effects on natural ecosystems / Ed. Barrett G.W. et al. Wiley, 1981. 305 p.
42. Wallenstein M.D., Haddix M.L., Lee D.D., Conant R.T., Paul E.A. A litter slurry technique elucidates the key role of enzyme production and microbial dynamics in temperature sensitivity of organic matter decomposition // Soil Biol. Biochem. 2012. V. 47. P. 18–26.
43. Trasar-Cepeda C., Leirós M.C., Gil-Sotres F. Hydrolytic enzyme activities in agricultural and forest soils. Some implications for their use as indicators of soil quality // Soil Biol. Biochem. 2008. V. 40. P. 2146–2155.
44. 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.
45. 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.

Bioindication of the Dark Gray Soil State in the Pine Forests of the Krasnoyarsk Forest-Steppe under Anthropogenic Influence

I. D. Grodnitskaya^{1, *}, V. A. Senashova¹, G. I. Antonov¹, G. G. Polyakova¹,
O. E. Pashkeeva¹, and N. V. Pashenova¹

¹Sukachev Forest Institute, Krasnoyarsk, 660036 Russia

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

The biological activity of dark gray soil was studied in a 100-year-old pine forb-green-moss forest of the Pogorelsky pine forest of the Krasnoyarsk forest-steppe. In 2017, selective cuttings were carried out in the pine forest, and in May 2022 there was a strong fire. To improve reforestation and increase the biological productivity of the soil, bio-fertilizer based on sawdust-soil substrate with the addition of urea and myco-product (SSSU + M) was applied to cut and burned areas. On the experimental plots (Paseka, Vok, Fon), an annual count of self-seeding of pine was carried out. Bioindication of the soil condition was assessed based on the total number and ratio of ecological-trophic groups of microorganisms, enzyme activity, microbial biomass content, intensity of basal respiration and specific respiration of microbial biomass. The application of biofertilizer to the cut areas alkalinized the soil by 0.2–0.4 units, retained moisture, increased the content of nitrogen (by 5–14%) and microbial biomass (by 1.2–1.6 times), compared with the control options. The impact of biofertilizers on the germination and growth of self-seeding of pine was noted in the second year after application – in the experimental plots of self-seeding it was 4–6 times greater than in the control ones. The entry of burnt plant residues, coals and ash into the soil in the first week after the fire led to an increase in some microbiological indicators, the activity of urease and invertase, and the activation of carbotrophic microorganisms. However, by the end of the growing season, a decrease in microbiological activity was noted, which indicated a post-pyrogenic depression of microbocenoses. The introduction of biofertilizer on the burnt surface of the plots leveled the effect of pyrogenic effects and stimulated the formation of shoots of scots pine, the number of which was significantly higher than in the control plots. It was found that the universal bioindicators that adequately reflect the state of the soil after all anthropogenic impacts were microbial biomass, specific microbial respiration, enzymatic activity and the total number of microorganisms. A specific bioindication of the soil condition after the fire was an increase in the proportion of bacteria *Serratia plymuthica*, *Bacillus mycoides* and fungi of the genera *Trichoderma*, *Penicillium* and *Mortierella*.

Keywords: dark gray soil (Haplic Greyzems), logging, fire, biofertilizer (SSSM + U), respiratory and enzymatic activity, microorganisms-carbotrophes, bioindicators of soil condition