

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Базовая кафедра биотехнологии

УТВЕРЖДАЮ  
Заведующий кафедрой  
\_\_\_\_\_ Т. Г. Волова

« 18 » июня 2018 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Динамика микробоценозов почв в сукцессионном процессе естественного  
восстановления растительности на вырубках пихтарников Енисейского края  
06.04.01 Биология

06.04.01.00.01 Микробиология и биотехнология

Научный руководитель	_____	доцент, к.б.н.	Е.Н. Афанасова
Консультант	_____	с.н.с., к.б.н.	Богородская А.В.
Выпускник	_____		Ю.А. Киришева
Рецензент	_____	с.н.с., к.б.н.	В.А. Сенашова

Красноярск 2018

## Содержание

Введение.....	3
Глава 1. Обзор литературы.....	6
1.1 Микробиологическая оценка (индикация) состояния почвенного покрова .	6
1.2. Изменение свойств почв на вырубках .....	10
1.3 Микробные комплексы почв на вырубках .....	15
Глава 2. Объекты и методы исследования.....	20
Глава 3. Динамика содержания углерода микробной биомассы и интенсивности БД в почве вырубок в ряду восстановительных сукцессий древостоев.....	25
Глава 4. Динамика численности эколого-трофических групп микроорганизмов в почвах разновозрастных вырубок .....	30
Выводы .....	35
Список литературы .....	37

## Введение

Лесозаготовительные мероприятия являются одним из главных антропогенных факторов, нарушающих экологическую обстановку и запускающих процесс вторичных сукцессий лесов, направленность которых будут определять, как исходные условия, так и технология лесозаготовки и сезон рубки [11, 15, 33].

Влияние сплошной рубки леса на почвы определяется трансформацией режимов света, тепла, влаги, увеличением запасов и изменением химического состава растительности, а также влиянием лесозаготовительной техники (4, 11, 19, 20, 31]. Отмечено, что эволюция почвенных свойств зависит от степени повреждения почвы, направленности и скорости восстановительных сукцессий растительности [20, 25, 30].

Вторичные послерубочные сукцессии почв по глубине воздействия предложено разделить на поверхностные и турбогенные [31]. К первому подтипу относят динамику почв в ходе естественного возобновления растительности на пасеке, 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 [11].

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 [33].

Естественное лесовозобновление пихтовых вырубок южной тайги Енисейского края чаще идет через смену пород (береза), под пологом которой примерно к 20 г формируется подрост темнохвойных пород [5]. В первые годы после рубки роль основного эдификатора ценоза переходит к растениям напочвенного покрова. Увеличивается поступление азота, кальция, магния и других элементов в составе быстро минерализуемых компонентов травянистого и листового опада и скорость их вовлечения в биогеохимический цикл. До момента смыкания крон древостоев лидирующая роль в поступлении растительного опада остается за растениями напочвенного покрова [11, 30].

В настоящее время при оценке состояния почвенного покрова перспективной считается система биологического мониторинга почв, основанная на комплексе микробиологических исследований, которые дают возможность выявить направления в изменениях биологической активности даже при незначительных изменениях физико-химических свойств педобиотной среды. Микробное сообщество почв в силу своей высокой чувствительности, реактивности и наличия специализированных экологических групп позволяет быстро регистрировать изменения и особенности среды, являясь, таким образом, эффективным биоиндикатором происходящих в почве процессов [3, 7, 24, 26].

Цель исследования заключалась в изучении динамики микробоценозов почв в сукцессионном процессе естественного восстановления растительности на вырубках пихтарников Енисейского края.

Для выполнения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить динамику содержания углерода микробной биомассы и интенсивности базального дыхания в почве вырубок в ряду восстановительных сукцессий древостоев.

2. Выявить тенденции сукцессионных изменений показателей функциональной активности микробоценозов почв на разновозрастных вырубках.
3. Исследовать динамику численности эколого-трофических групп микроорганизмов в почвах разновозрастных вырубок.

## Глава 1. Обзор литературы

### 1.1 Микробиологическая оценка (индикация) состояния почвенного покрова

Почва является главным резервуаром и естественной средой обитания микроорганизмов, которые принимают активное участие в процессах формирования и самоочищения почвы, а также являются необходимым звеном в круговороте всех биогенных элементов (углерода, азота, серы, фосфора, железа и др.) Все почвенные бактерии являются компонентами различных биотических веществ, складывающихся в почве в процессе их взаимоотношений с растениями, беспозвоночными животными, простейшими, грибами. Они способны осуществлять уникальные функции и участвовать в деструкции растительных остатков в ассоциациях с другими представителями почвенной биоты [24].

С.Н. Виноградский (1952) предложил разделить почвенные микроорганизмы на две эколого-трофические группы, резко отличающиеся по своим функциональным свойствам: - зимогенную, использующую растительные остатки, поступающие в почву; - автохтонную, использующие гумусовые соединения. Он считал, что только автохтонная группа является постоянно действующей и истинно почвенной [8]. Микробная система почв включает следующие функциональные группы микроорганизмов: - участвующие в превращениях соединений азота (аммонификаторы, нитрификаторы, денитрификаторы, азотфиксаторы); - осуществляющие различные этапы трансформации соединений углерода. Функционирование микробной системы почв происходит на основании взаимодействия различных эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов. Взаимосвязь между ними осуществляется

путем последовательного потребления пищевых ресурсов и протекания процессов разложения органических веществ [27].

Почвенные микроорганизмы, как стабилизаторы экосистемы способствуют завершению многих биогеохимических циклов, регулируя все парниковые газы, поступающие из почвы в атмосферу [37].

Почвенные микроорганизмы обладают полифункциональностью в силу многообразия ферментативной системы, высокой скоростью размножения, обеспечивающей колонизацию поступающего субстрата [14, 24], уникальным механизмом адаптации. Возможность микроорганизмов быстро адаптироваться к новым условиям существования позволяет им использовать самые разнообразные вещества в качестве источников углерода, азота и фосфора, вплоть до "неприродных" соединений [13]. Микроорганизмы поддерживают гомеостаз лесной экосистемы [14, 26].

Участие микроорганизмов в процессах самоочищения природных экосистем определяется их способностью увеличивать утилизационные возможности биогеохимических циклов путем активной трансформации широкого спектра природных соединений и вовлечения их в биологическую миграцию. При загрязнении среды токсическими веществами решающее значение имеют адаптации микроорганизмов к возможности биохимической деградации этих веществ наряду с образованием нерастворимых комплексов, выводящих токсические вещества из биологического круговорота [27].

Микробное сообщество – важная составляющая почвы, его показатели настоятельно рекомендуют включать в индексы качества почвы и использовать в оценочной концепции. Оценка качества почвы должна быть связана, прежде всего, с измерением количества почвенной микробной биомассы, скорости дыхания и минерализации азота [9]. Немаловажна роль микробного сообщества, как биоиндикатора происходящих в почве процессов и различного рода

загрязнений. Отражением антропогенного воздействия служат морфологические изменения микробных популяций, кинетика их роста и развития, структурно-функциональные преобразования микробных сообществ и их биохимическая активность [7]. Таким образом, возможность использования микробных сообществ для оценки состояния техногенных экосистем опирается на адаптационные качества микробных комплексов, проявляющиеся в том, что своей структурно-функциональной организацией они отражают свойства макроэкосистем [24].

Фундаментальное значение живой микробной биомассы в биотическом круговороте наземных экосистем связано с биологическим окислением (разложением) полимеров растительного происхождения. Использование гетеротрофными микроорганизмами (бактерии, грибы, актиномицеты) в качестве источников углерода и энергии самых разнообразных субстратов, обеспечивает до 80-90 % минерализации общей первичной продукции наземных экосистем [15]. Микробная биомасса как компонент почвенного органического вещества составляет обычно 1 - 4 % от общего содержания углерода в почве и играет исключительно важную роль в превращениях всех биогенных элементов. Почвенные микроорганизмы являются не только пассивным резервуаром, содержащим некоторое количество углерода, но в первую очередь активным звеном в процессах разложения и минерализации высокомолекулярных органических соединений, поступающих в почву [4]. Содержание почвенной микробной биомассы или ее углерода является наиболее используемым показателем оценки качества почвы во многих исследованиях. Микробная биомасса – активный агент разложения растительного материала и ксенобиотиков в почве, трансформации важных элементов (C, N, P, S), иммобилизации тяжелых металлов и сохранения почвенной структуры. Хотя количество углерода микробной биомассы составляет лишь 20% от содержания



органического углерода почвы, она является “ушком от иголки, через которое проходит весь органический материал, поступающий в почву” [9].

В условиях лесных и лесоболотных экосистем Сибири, где широко представлено разнообразие почв автоморфного и гидроморфного почвообразования, особенно актуальным и важным становится микробиологическая диагностика, основанная на выявлении специфичных для конкретного региона надежных экологических биоиндикаторов с разработкой строгой биосимптоматики почвенных процессов в природных и искусственно-созданных лесных экосистемах [10].

Индикаторами изменений в почве могут быть различные параметры микробоценоза, которые можно использовать для оценки и сравнительной характеристики почв. Однако при интерпретации результатов отклика микробоценоза на экзогенные нарушения следует принимать во внимание естественные природные флуктуации численности и степени активности микроорганизмов, а также учитывать взаимоотношения микробных популяций, как между собой, так и с растительными сообществами [26].

Все эти свойства микроорганизмов и определяют необходимость разработки микробиологического мониторинга, как системы наблюдений со своими методами и подходами, которая обеспечивает возможность получения достоверной информации о степени нарушения микробного компонента под действием антропогенного фактора, позволяет определять предельно допустимые нагрузки техногенных веществ, выявлять тенденции возможных изменений его в естественных и преобразованных экосистемах. В микробиологическом мониторинге выделяются два аспекта исследований: выявление последствий антропогенного воздействия на микробный компонент экосистем и биотестирование природной среды по микробиологическим показателям [27].

## 1.2. Изменение свойств почв на вырубках

Удаление полога древостоя приводит к резкому изменению экологических условий существования сохранившейся и формирующейся растительности.

- Увеличивается освещенность и изменяется радиационный баланс.
- Изменяются суточные и сезонные температурные режимы воздуха и почвы. Почвы вырубок теплее почв хвойных лесов, но при этом в почвах вырубок больше суточная амплитуда колебаний температуры.
- Изменяется гидрологический режим за счет снижения суммарного испарения, уменьшается транспирация и испарение задержанных осадков; увеличивается влажность почвы и повышается уровень грунтовых вод. Увеличение поверхностного стока приводит к почвенной эрозии.
- Изменяются основные физические и химические свойства почв. Происходит значительное уплотнение почвы, снижение пористости, уменьшение аэрации и водопроницаемости, ускоряется разложение и минерализация подстилки. Уменьшается кислотность почв.
- Усиливается круговорот азота в первые 5 лет после рубки за счет возрастания содержания доступного растениям азота и активизации процесса азотфиксации в почвах.
- Возрастает микробиологическая активность почв и подстилки за счет увеличения доли аэробной бактериальной флоры, при этом угнетаются микоризные и другие грибы лесной подстилки.
- Происходит смена биоценозов с образованием травяных сообществ с новым комплексом микрофлоры почвы и зооценоза открытых территорий. Образование новых фитоценозов детерминировано, с одной стороны,

сохранностью лесной растительности, с другой – условиями новых экотопов [11, 13, 16, 25].

Послерубочные сукцессии предлагается разделить, как минимум на два подтипа по глубине воздействия – импакта: поверхностные и турбогенные. К первому подтипу следует отнести динамику почв в ходе естественного возобновления растительности на пасечных участках, не испытывающих прямого физического воздействия лесозаготовительной техники. К турбогенным сукцессиям – изменения при возобновлении растительности на трелевочных волоках (транспортных коридорах) и лесопогрузочных площадках, испытывающих существенное физическое воздействие тяжелой агрегатной техники при лесозаготовках, технотурбаций верхних горизонтов. [11].

При нарушениях растительного и почвенного покрова в процессе рубки и трелевки древесины техникой на лесосеке образуются и пространственно обособляются четыре типа экотопов: [31, 33]

- ненарушенные и малонарушенные – вдоль стен леса, около пней и куртин недорубов без воздействия лесозаготовительной техники на почву;
- средненарушенные – при протаскивании срубленных деревьев и проходе тракторов; в результате уничтожается подрост, кустарники, травы и сдираются мхи, подстилка и даже верхние почвенные горизонты. Происходит перемешивание подстилки, порубочных остатков с верхними горизонтами почвы;
- сильнонарушенные – при многократном проходе тракторов с хлыстами по волокам и дорогам происходит полное уничтожение и перемешивание растительности и подстилки с верхними горизонтами почвы, при этом может оголяться подзолистый горизонт. На магистральных трелевочных волоках, погрузочных площадках, в местах складирования

срубленной древесины почва уничтожается полностью и обнажается даже подстилаящая порода.

После работы лесозаготовительной техники при значительном нарушении почвенно-растительного покрова происходит уменьшение массы лесных подстилок на свежих вырубках, снижается запас зольных элементов, но при этом увеличивается их зольность, снижается кислотность. Уплотнение почвы происходит в первый год после рубки леса. С возрастом вырубок по мере снижения влажности почвы ее плотность постепенно восстанавливается [16].

В первые годы после рубки сосняков разнотравно-брусничных и толокнянково-брусничных из верхнего гумусового горизонта дерновых почв теряется 70–75% углерода, 14% легкогидролизуемого, 20% аммиачного и более 80% нитратного азота, 60% подвижного калия, 17% обменного кальция и 73% обменного магния. Рубка березняков крупнотравных на бурых лесных легкосуглинистых почвах приводит к потере 50% углерода, 37% легкогидролизуемого и 20% аммиачного азота [4].

Почвенный покров вырубок ельников южной тайги представляет собой комплекс контрастных почвенных комбинаций техногенного происхождения [31]. Резкое увеличение поступления к почве солнечного света, тепла и осадков приводит к интенсификации разложения грубогумусной подстилки и активизации процесса олуговения. Поэтому на 70-80% площади трелевочных волоков типичные для спелых ельников чернично-зеленомошные и долгомошные типы синузий трансформируются в разнотравно-зеленомошные [18].

В процессе сукцессионной смены растительности на вырубках сосновых зеленомошных лесов, приуроченных к подзолам на двучленных отложениях, происходит изменение как их морфологических, так и физико-химических свойств. Переувлажнение почв в первое десятилетие после сведения леса на

вырубках обуславливает достоверное возрастание мощности лесной подстилки. Постепенное восстановление гидрологического режима территории в процессе формирования древесного насаждения (20- и 50-летняя вырубка) способствует статистически достоверному снижению мощности подстилки [13]. На 10-летней вырубке возрастают запасы органического углерода и азота, как в лесной подстилке, так и подзолистом горизонте. В почве 20-летней вырубки уменьшаются их запасы в подстилке при одновременном увеличении в подзолистом горизонте. При дальнейшем развитии экосистемы возрастают запасы азота в подстилке и подзолистом горизонте при возрастании запасов углерода в подстилке и их уменьшении в подзолистом горизонте. В почвах производных березняков происходит обогащение гумуса подстилок азотом [13].

Вырубка и вывоз древесины в зимний период приводят к меньшим нарушениям не только наземного растительного покрова, но и верхних органогенных и органоминеральных горизонтов почвы. Изменения свойств почв на рубках затрагивают преимущественно верхние горизонты. На восстановление исходных свойств почв требуется 100 и более лет. Наиболее интенсивно почвообразовательные процессы изменяются в первые несколько лет после проведения рубки. Эволюция почвенных свойств зависит от степени повреждения почвы, характера сукцессии, скорости восстановления лесного биоценоза [30].

На рубках происходит временное переувлажнение почв, сопровождающееся активизацией процессов глееобразования, возрастанием кислотности верхней части почв, усилением агрессивности и миграционной способности гумусовых веществ, мобилизацией и сегрегацией соединений железа. Максимально эти изменения выражены в почвах молодых рубок [33].

На вырубках разнотравных сосняков Среднего Приобья лесорастительные условия менее благоприятны для естественного поселения хвойных древесных пород из-за высокой щелочности и мощного травяного покрова, но в целом почвы пригодны для успешного роста древесных пород. Вырубка леса привела к повышению температуры биологически активных слоев почвы, которая в некоторые периоды достигала критических значений для выживания всходов сосны [17].

На вырубках, где отсутствуют процессы поверхностного переувлажнения (заболачивания) изменения свойств почвы протекает в двух противоположных направлениях:

- Наблюдается некоторое улучшение химических свойств почвы, которое проявляется в увеличении содержания гумуса, снижении кислотности
- Ухудшаются ее физические свойства увеличивается плотность, снижается общая порозность [25].

Естественное лесовозобновление на вырубках наиболее ценных хвойных пород деревьев на значительной территории (до 70%) происходит через смену пород – на первых этапах возобновления доминируют лиственные породы – береза, осина, ива. В первые годы после рубки роль основного эдификатора переходит к растениям напочвенного покрова. Увеличение лиственного и травянистого опада изменяет поступление некоторых химических элементов на поверхность почв и скорость их вовлечения в биогеохимический цикл. Для вырубок на территории России характерно залповое поступление остатков древесины в виде порубочных остатков, крупных древесных остатков, в том числе пней, сохраняющихся достаточно длительное время [11]. До момента смыкания крон древесных растений лидирующая роль в поступлении растительного опада остается за растениями напочвенного покрова, состав и проективное покрытие которых изменяются в зависимости от

микrokлиматических условий и типа вырубок. В ходе естественного возобновления растительности увеличивается поступление ряда химических элементов в составе быстроминерализуемых компонентов опада лиственных деревьев. Это приводит к увеличению поступления на поверхность почв азота, кальция и некоторых других элементов [11].

При сукцессиях почв на пасечных участках при отсутствии дополнительных механических воздействий и возобновлении лиственных древесных пород изменение физико-химических свойств прослеживается в первое десятилетие после рубок – на стадии формирования вторичного фитоценоза. Изменение физико-химических свойств почв происходит достаточно динамично [11].

### 1.3 Микробные комплексы почв на вырубках

Нарушение поверхности почвы механизмами, изменение теплового и светового режимов после рубки оказывает влияние и на микробиологическую активность почвы.

В процессе вырубок лесов Большемуртинском опытном лесхозе Красноярского края, около 60% площади этих почв в сильной степени нарушается. Полностью уничтожаются живой напочвенный покров, лесная подстилка и верхний гумусовый горизонт. В силу указанных причин происходит резкое изменение биологического потенциала почв. Независимо от технологического приема на площадях, подверженных воздействию механизмов, угнетается жизнедеятельность микрофлоры. Резкое снижение гетеротрофной численности связано с нарушением органогенного слоя и потерей органического вещества. Именно с этим можно связать и уменьшение биомассы микроорганизмов на деформированных почвах. Другой причиной

значительного уменьшения общего числа микроорганизмов является ухудшение водно-физических свойств почв при разработке лесосек с помощью тяжелой техники: возрастает объемная масса, уменьшаются общая пористость и пористость аэрации, незначительно меняется влажность [26].

Влияние рубок ухода на микробиологические и связанные с ними биохимические процессы в почвах легкого и тяжелого гранулометрического состава проявляется по-разному. Для сосняков на слабодерновоподзолистых супесчаных почвах положительное влияние рубок ухода отмечается до известного предела изреживания древостоя - 30%. При этом интенсивность целлюлозоразрушения возрастает в 2 раза, соответственно увеличивается выделение углекислоты, повышаются протеолитическая активность и численность микроорганизмов. При изреживании древостоя сверх этого предела биологическая активность снижается, за исключением протеазной, которая, напротив, увеличивается в 1,5-2 раза [26].

Потеря органического вещества и ухудшение водно-физических свойств почв приводит к существенным диспропорциям в развитии основных эколого-трофических групп микроорганизмов. Снижается величина коэффициента минерализации (КАА/МПА). В звене биоредукторов на сильно нарушенных участках уменьшается число актиномицетов и спорозоных бактерий. Для таких почв характерно увеличение абсолютного количества олигонитрофилов. Их относительное содержание в микробных ассоциациях возрастает, что свидетельствует о повышении олиготрофности почв в отношении азота. Существенным моментом изменений в комплексе микроорганизмов следует считать появление железоредуцирующих бактерий и увеличение денитрификаторов, в то время как в составе микробных ассоциаций нарушенных почв практически исчезают железомарганцевые бактерии, которые в достаточных количествах развиваются в почве до проведения вырубок.



Изменение воздухопроницаемости и структуры почвы на очень минерализованных участках вызывает угнетение как аэробных, так и анаэробных микроорганизмов. Минимальной численностью микроорганизмов характеризуется почва на сплошной вырубке хвойных пород. Отмечается снижение энергии разложения микроорганизмов. Уплотнение почвы, снижение воздухопроницаемости и уменьшение окислительно-восстановительных свойств приводит к падению численности аэробных форм. Особенно чувствительны к изменению водно-физических свойств почвы микроскопические грибы. Уменьшение численности и активности аммонифицирующих бактерий и грибов приводит к затуханию минерализационных процессов имеет значение ниже единицы. При этом возрастают коэффициенты олиготрофности, что свидетельствует об ухудшении азотного режима [15].

Перемешивание порубочных остатков с минеральными горизонтами способствует тому, что в поверхностных слоях развиваются комплексы факультативно-анаэробных микроорганизмов и желто-пигментные формы [26].

Гумусразрушающие бактерии обнаруживаются только в почве не поврежденная вырубками. В составе целлюлозоразрушающих микроорганизмов на сильноэродированных участках не отмечено развитие актиномицетов и уменьшается содержание бактерий, тогда как на не поврежденных почвах бактериальные группировки доминируют [26].

На вырубках с хорошо развитым живым напочвенным покровом возрастает активность ферментов, что свидетельствует о глубине минерализационных процессов. Интенсивное прогревание специфический состав растительного опада, поступающего на поверхность почвы, обуславливают работу микроорганизмов гидролитического комплекса. По прошествии 40 лет после проведения вырубки древостоя и посадки культур

сосны микробное сообщество приобретает черты, характерные для почв зонального ряда: невысокая численность микроорганизмов в целом, низкая активность целлюлозоразрушителей, преобладание микроскопических грибов в разложении трудногидролизующих субстратов. Как известно, актуальная целлюлозолитическая активность почв является отражением процессов микробной трансформации органического вещества. Целлюлозолитическая активность почв, сформировавшихся под культурами сосны 40-летнего возраста, наиболее высокую активность имела в верхнем горизонте почв (O), в подзолистом горизонте (E) она резко снижалась. Наиболее высокая скорость деструкции целлюлозы выявлена в почвах свежей вырубке и под культурами сосны 7-летнего возраста. Это связано, с одной стороны, с изменением физико-химических свойств самих почв. С другой стороны, она определяется перегруппировкой микробного сообщества в сторону развития микроорганизмов гидролитического комплекса, которые сохраняют свою функциональную активность в данных условиях [6].

Совершенно иная картина наблюдается на тяжелосуглинистых осолоделых таежных почвах бруснично-зеленомошпых сосняков, где более высокой степени изреживания древостоев (70%) соответствуют максимальные показатели биологической активности. Такие различия связаны, в первую очередь, с особенностями гидротермического режима почв. При изреживании древостоя значительно увеличивается прогреваемость почвы за счет притока солнечной радиации на ее поверхность. Поскольку на почвах тяжелого гранулометрического состава фактором, лимитирующим микробиологическую активность, является температура, при сильном изреживании биологическая активность максимально повышается.

Рубки даже средней интенсивности на суглинистых почвах способствуют прогреванию почвы до 9 °C на глубине 80 см в середине июня, в то время как на

супесчаные почвы прогреваются до такой же температуры на глубине 50 см только в конце июня. Незначительное повышение температуры при достаточной влагообеспеченности почв приводит к увеличению численности всех групп микроорганизмов в вариантах с изреженным древостоем [27].

## Глава 2. Объекты и методы исследования

Исследования разновозрастных сплошнолесосечных вырубок проводились в Приенисейской провинции Приангарского понижения Енисейского края (58° 27' с.ш. 93° 16' в.д.) [21]. Среднегодовая температура воздуха на исследуемой территории изменяется в пределах от минус 2.6 до 0.9°C, средняя температура января – от минус 23.0 до минус 17.0°C, в июле – от 16.1 до 19.9°C [28]. Среднегодовое количество осадков достигает 640 мм, около 70% из них выпадает летом [29].

В Приангарской части Енисейского края преобладают темнохвойные леса, в основном представленные пихтовыми насаждениями с фрагментами перестойных кедровников. Древостои, как правило, разновозрастные, III–IV классов бонитета, большое распространение имеют сердцевинные гнили, сухостой и захламленность. По породному и возрастному составу древостоя наблюдается окончание стадии распада верхнего полога сосны сибирской (*Pinus sibirica*) и формирование насаждений пихты сибирской (*Abies sibirica*).

Исследования микробных комплексов почв на рубках проводились на основании данных за 2016 г. на постоянных пробных площадях (ПП) (0.5 га) в процессе выполнения комплексных (гидрологические, почвенные, ботанические, лесоводственные, зоологические) исследований.

Вырубки подбирались для двух сукцессионных серий: с сохранением темнохвойного подроста и без сохранения – с лиственным возобновлением и последующей сменой пород. Возрастной ряд рубок включал лиственные молодняки разного возраста, лиственный и темнохвойные жердняки (35 лет) и средневозрастные темнохвойные и лиственные насаждения. Для сравнения

сукцессионных процессов на вырубках с фоновым состоянием насаждений подобран пихтарник мелкотравно-зеленомошный (табл. 1).

Таблица 1 - Основные характеристики пробных площадей

№ ПП	Год проведения рубки	Тип растительности	Мощность подстилки*, см
19	2008	Разнотравно-вейниковый лесной луг с листовенным возобновлением	6/2.5
20	2003	Березняк (молодняк) кипрейно-вейниково малинниковый	5/4
10	1998	Березняк кипрейно-вейниковый (молодняк)	7/6
18	1978	Березняк вейниково-разнотравный с синузиями зеленых мхов (жердняк)	3/3
15	1978	Пихтарник (жердняк) с березой разнотравно-зеленомошный	-/2
22	1950	Осинник с пихтой во втором ярусе разнотравный	2.5/2
23	1950	Елово-пихтовый разнотравно-вейниковый лес	-/1.6
Контроль	Более 150	Пихтарник мелкотравно-зеленомошный	1.5/2

Пробные площади располагались в пределах однородных насаждений, относящихся к одной формации, классу возраста и группе типов леса. Рубка

проводилась по одной технологии: сплошная, зимняя с размером лесосек 150–200 га.

Изучаемые насаждения формируются на дерново-подзолистых тяжелосуглинистых почвах [34]. Профиль почв четко дифференцирован по генетическим горизонтам: АУ–ЕL–ВЕL–ВТ–С.

Образцы почвы для микробиологических анализов отбирали из почвенных прикопок в конце сентября 2016 г. В это время года почвенная толща относительно хорошо прогрета и биологические процессы протекают в ней активно. Прикопки располагали на участках пасеки, где влияние агрегатной лесозаготовительной техники было умеренным. Для изучения годовой и сукцессионной динамики микробиологических показателей использовались данные за 2008 г., полученные в тот же период вегетационного сезона.

Изучали углерод микробной биомассы ( $C_{\text{мик}}$ ) методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД) [1, 35]. В стеклянные флаконы (250 мл) помещали 2 г почвы без корней или 1 (2) г подстилки без крупных растительных остатков, добавляли 0.2 мл глюкозо-минеральной смеси (ГМС, мг мл<sup>-1</sup>: глюкоза - 200; K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> - 20; (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> - 20), герметично закрывали резиновыми пробками и инкубировали при 22С в течение 3-4 часов, что соответствует лаг-периоду роста микробной популяции [1].  $C_{\text{мик}}$  определяли путем пересчета скорости СИД по формуле [35]:  $C_{\text{мик}}(\text{мкг г}^{-1} \text{ почвы}) = (\text{мкл CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ почвы ч}^{-1}) \times 40.04 + 0.37$ .

Базальное (фоновое) дыхание ( $БД$ ) почвы измеряли по скорости выделения CO<sub>2</sub> почвой за 24 ч ее инкубации при 25° С. Определение CO<sub>2</sub> проводили хроматографически, как описано для определения СИД, только вместо раствора ГМС вносили воду. Интенсивность базального дыхания выражали в мкг CO<sub>2</sub>-С г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>.

*БД* и *СИД* определяли по разности концентраций  $\text{CO}_2$  в начале и конце инкубации при помощи газового хроматографа Agilent Technologies 6890N (Центр коллективного пользования Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск), 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 и длиной 1828.8 мм. Адсорбент – 80/100 Porapak Q. Рабочие параметры хроматографа Agilent 6890N: температура термостата колонки –  $80^\circ\text{C}$ , поток газа-носителя (гелия) –  $20 \text{ мл мин}^{-1}$ . Режим работы пламенно-ионизационного детектора: температура детектора –  $300^\circ\text{C}$ , температура заднего порта –  $375^\circ\text{C}$ , поток водорода –  $30 \text{ мл мин}^{-1}$ , поток воздуха –  $400 \text{ мл мин}^{-1}$ . Объем вводимой газовой пробы 5 мл.

Структуру и численность эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭКТГМ) изучали по соотношению количества КОЕ в 1 грамме абсолютно сухой почвы, выросших на разных диагностических средах: на мясо-пептонном агаре (МПА) учитывали аммонификаторов; на крахмало-аммиачном агаре (КАА) – микроорганизмы, использующие минеральные формы азота (прототрофы); на почвенном голодном агаре (ПА) – олиготрофов; на среде Эшби – олигонитрофилов [14]. Рассчитывали соотношения микроорганизмов, выросших на диагностических средах с органическими и минеральными источниками азота  $K_{\text{мин}} = \text{КАА/МПА}$ ,  $\text{Колиг} = \text{ПА/МПА}$  [2].

Расчет массовой доли углерода микробной биомассы, базального дыхания и численности ЭКТГМ делали в пересчете на абсолютно сухую почву. Для этого взвешиваем пустой бюкс, бюкс с влажной почвой 3-5 г и бюкс с сухой почвой после 8-10 часов высушивания в сушильном шкафу при  $105^\circ\text{C}$ . Результат измерений массовой доли углерода микробной биомассы пересчитывают на абсолютно сухую почву по формуле:

$$C'_{мик} = C_{мик} * K,$$

$$\text{где } K = \frac{100}{100 - W},$$

где  $W$  – массовая доля влаги в процентах, измеренная по ГОСТ 28268-89.

$$W = \frac{m_1 - m_0}{m_0 - m} \cdot 100$$

где  $m_1$  – масса влажной почвы со стаканчиком и крышкой, г;

$m_0$  – масса высушенной почвы со стаканчиком и крышкой, г;

$m$  – масса пустого стаканчика с крышкой, г.

Выявляли корреляционную зависимость между микробиологическими и гидротермическими показателями при доверительной вероятности 95%. При обработке данных использовали статистический пакет программы Microsoft Excel 2007.



### Глава 3. Динамика содержания углерода микробной биомассы и интенсивности БД в почве вырубок в ряду восстановительных сукцессий древостоев

На рис. 1 представлена годовая динамика содержания углерода микробной биомассы, базального дыхания почвы вырубков, находящихся на разных стадиях восстановительной сукцессии древостоев.

В подстилках разновозрастных вырубков и в коренном мелкотравно-зеленомошном пихтарнике обнаружены наибольшее содержание микробной биомассы и интенсивности БД, значения которых плавно убывают вниз по почвенному профилю (рис. 1). Микробиологические процессы в почве

ненарушенного рубкой пихтарника мелкотравно-зеленомошного хорошо сбалансированы, поскольку содержание  $C_{\text{мик}}$  хорошо коррелирует со скоростью базального дыхания ( $r=0.95-0.98$ ) и плавно убывают вниз по профилю.

Сравнивая содержание  $C_{\text{мик}}$  в 2008 и 2016 гг. в почве вырубок отмечено, что наибольшая динамика за 8 летний период обнаружена в подстилке и минеральных горизонтах почвы молодой вырубки и хвойного жердняка (рис. 1). Так, в подстилке свежей 1-летней вырубки (ПП № 19) за 8-летний период восстановительной сукцессии содержание  $C_{\text{мик}}$  в подстилке увеличилось в 2,3 раза и достигло контрольного уровня, тогда как в минеральных почвенных горизонтах – на 30%, достигая 1340 мкгС/г, что выше контроля на 13%. В пихтовом жердняке (ПП №15) за 8-летний период сукцессионного развития вырубки уровень микробной биомассы сократился на 20% в подстилке и в 2 раза в гумусово-аккумулятивном горизонте АУ и сравним с контролем.

В несомкнувшемся молодняке (ПП №20) за 8 лет развития фитоценозов и подроста березы отмечено незначительное снижение  $C_{\text{мик}}$  в разных почвенных горизонтах. На стадии молодняка (ПП №10) за 8-летний период, за который произошло смыкание крон березы, отмечено снижение  $C_{\text{мик}}$  с 5600 до 3550 мкгС/г в подстилке и незначительный рост  $C_{\text{мик}}$  в гумусово-аккумулятивном горизонте. В этом же горизонте почвы лиственного жердняка (ПП № 18)  $C_{\text{мик}}$  снижается на 15% за 8 лет сукцессии, тогда как в других горизонтах возрастает на 10%. В целом в почве лиственного жердняка отмечено наибольшее содержание  $C_{\text{мик}}$  - 6800 и 2000 мкгС/г в подстилке и горизонте АУ соответственно, что в 2 и более раз выше контроля. Уровень микробной биомассы был также выше контроля в подстилке и в горизонте АУ сомкнувшегося молодняка (ПП №10), а также в горизонте АУ 8-летней вырубки (ПП №19) и средневозрастного осинника (ПП №22).

Интенсивность БД в почве вырубок за 8-летний период варьировала больше, чем  $S_{\text{мик}}$ , увеличиваясь на 20-30% в почве контрольного пихтарника в 2016 г. по сравнению с 2008 г. Вероятно, это связано с интенсивными минерализационными процессами в почве пихтарников в конце вегетативного периода 2016 г. при оптимальном сочетании тепла и влаги и доступного органического вещества по сравнению с холодным сентябрем 2008 г. Максимальный рост интенсивности БД за 8-летний период обнаружен на самой молодой вырубке (ПП №19), где величина БД в подстилке и в горизонте АУ возрастала более, чем в 2 раза и достигла 17.8 и 4.7 мкг  $\text{CO}_2\text{-C г}^{-1} \text{ч}^{-1}$  соответственно, что наблюдалось в почвах молодых вырубок и связано с повышением энергетических затрат на поддержание пула микробной биомассы, а также интенсивными минерализационными процессами травянистого и листовного опада [38, 39].

В подстилке молодняка (ПП №20) интенсивность БД выросла на 60% и осталась без изменения в нижележащих горизонтах почвы. В подстилке сомкнувшегося молодняка на ПП №10 величина БД несколько снижается, тогда как в горизонте АУ увеличивается. В листовном жердняке (ПП №18) интенсивность БД также повышается в 2016 г, особенно заметно в горизонте АУ - на 70%, достигая максимальной величины 5,5 мкг $\text{CO}_2\text{-C/г/ч}$ , что в 1,7 раз выше контроля. В целом наибольшая скорость БД отмечена в подстилке 8-летней вырубки (ПП №19), средневозрастного осинника (ПП №22) и листовного жердняка (ПП №18), тогда как в хвойных насаждениях она ниже и сравнима с контролем.

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

В целом пихтовый жердняк и средневозрастной елово-пихтовый лес по функциональным параметрам наиболее приближены к контрольному пихтарнику, ненарушенному рубкой. На вырубках, восстановительная сукцессия которых идет со сменой породы на производные березняки, отмечено значительное возрастание  $S_{\text{мик}}$  и БД в подстилке и гумусово-аккумулятивном горизонте почвы, что связано с активизацией минерализационных процессов в результате вовлечения листового и травянистого опада в круговорот и интенсивными процессами гумификации, происходящими в почве при изменении гидротермических условий почвы вырубок и смене хвойного на листовенный опад [11, 23, 27, 36]. Известно, что опад листовенных пород и травянистых растений гораздо богаче зольными элементами и азотом, чем хвоя, что способствует более быстрому его разложению [39]. Более высокая питательная обеспеченность опада вырубок, восстанавливаемых листовенными породами, приводит к увеличению запасов  $S_{\text{мик}}$  и скорости БД в почве.

На рисунке 2 представлены тренды роста уровня микробной биомассы и интенсивности БД в почве сукцессионной серии вырубок, восстанавливаемых через смену породы на производные березняки. В подстилке рост  $S_{\text{мик}}$  и БД имеет логарифмический тренд от свежей вырубки к стадии жердняка. Экспоненциальный рост содержания  $S_{\text{мик}}$  отмечен в гумусово-аккумулятивном горизонте дерново-подзолистой почвы, где интенсивность БД возрастала линейно. В нижележащем почвенном горизонте тенденция увеличения рассматриваемых параметров ниже. В средневозрастных листовенных насаждениях с темнохвойным подростом названные параметры имели тенденцию к снижению.

#### Глава 4. Динамика численности эколого-трофических групп микроорганизмов в почвах разновозрастных вырубок

Максимальная численность микроорганизмов расположена в подстилке и снижается вниз по профилю (рис. 3).

В подстилке и гумусово-аккумулятивном горизонте АУ дерново-подзолистой почвы мелкотравно-зеленомошного пихтарника за 8-летний период значительных изменений численности разных ЭКТГМ не выявлено (рис. 3). В названных горизонтах почвы доминируют олиготрофные микроорганизмы, численность аммонификаторов и гумусоразрушающих микроорганизмов низкая. В почвах таежных экосистем в условиях низкого содержания азота и минеральных элементов олиготрофные группы осуществляют полную минерализацию органических остатков, стабилизируют соотношение C:N [22, 27]. Преобладание микроорганизмов, усваивающих минеральные соединения азота над утилизаторами его органических форм ( $K_{\text{мин}}=1.8-2.9$ ) во все периоды указывает как на высокую интенсивность процессов микробиологической минерализации органических веществ (рис. 4).

В почве молодой вырубки (ПП №19) за 8-летний период сукцессии численность аммонификаторов возросла более, чем в 2 раза и достигла 36 млн. и 15.5 млн КОЕ г<sup>-1</sup>, что выше численности контроля в подстилке и горизонте АУ на 80% и в 2 раза, соответственно (рис.3). Также через 8 лет послерубочной сукцессии в 2-2.5 раза возрастает количество микроорганизмов, использующих минеральные формы азота, при этом коэффициенты микробиологической минерализации ниже контроля, что свидетельствуют об активном процессе аммонификации растительных остатков и иммобилизации азота в микробной биомассе. Количество олиготрофов и олигонитрофилов несколько уменьшается,

В подстилках молодняков (ПП №20,10) за 8-летний сукцессионный период по мере смыкания происходит снижение численности аммонификаторов, олиготрофов и олигонитрофилов в 1.8-2.5 раза, но при этом численность их выше, чем на контроле (рис. 3А). Напряженность микробиологической минерализации органического вещества увеличивается, как и олиготрофность подстилок (рис. 4А). В гумусово-аккумулятивном горизонте несомкнувшегося молодняка (ПП №20) за 8 лет сукцессии численность всех групп микроорганизмов снизилась на 25-90%, тогда как в сомкнувшемся молодняке (ПП №10) – несколько увеличилась. Кмин и Колиг в горизонте АУ молодняков ниже контроля, что, вероятно, связано с достаточным количеством легкогидролизуемого азота и активным потреблением минерального азота растительностью. Численность всех ЭКТГМ в подстилке и горизонте АУ в молодняках в 2016 г. остается выше контроля.

Подстилка и горизонт АУ почвы березового жердняка (ПП №18) характеризуется высокой численностью всех ЭКТГМ, значительно превышающей контроль. Особенно это касается олигонитрофильных микроорганизмов, численность которых зависит от гумуса, количество которого в почве на этой вырубке значительно возросло [32]. В целом за 8-летний период в почве лиственного жердняка не выявлено значительной динамики численности ЭКТГМ. Отмечается снижение абсолютного количества олиготрофных форм и коэффициента олиготрофности, особенно в гумусово-аккумулятивном горизонте, где также отмечено заметное снижение Кмин за 8-летний период (рис.4).

В подстилке и почве средневозрастного осинника с подростом пихты (ПП №22) численность всех групп микроорганизмов выше контроля, а численность гумусоразрушающей микрофлоры превышает здесь контроль более, чем в 2

раза (рис. 3). Напряженность микробиологической минерализации сравнима с контролем, общая олиготрофность снижена (рис. 4).

По количеству ЭКТГМ и структуре микробоценоза почвы пихтового жердняка (ПП №15) и темнохвойного средневозрастного насаждения (ПП №23) наиболее близки к контрольному пихтарнику. За 8 лет сукцессии в темнохвойном жердняке (ПП №15) в подстилке снижается численность всех групп микроорганизмов, а в горизонте АУ наиболее заметно снизилось количество олигонитрофилов (рис. 3). Напряженность процессов микробиологической минерализации органического вещества и олиготрофность почвы пихтового жердняка возрастает со временем, что приближает структуру микробоценоза к контролю (рис. 4).

Провели корреляционный анализ параметров функциональной активности с численностью ЭКТГМ в почвах вырубок. В 2016 г. параметры  $S_{\text{мик}}$  и БД имели более тесную корреляцию с численностью аммонификаторов, гумусоразрушающих и олиготрофных групп микроорганизмов ( $R^2=0.81-0.92$ ), чем в 2008 г. ( $R^2=0.71-0.84$ ).

Таким образом, численность и структура ЭКТГМ в почве разновозрастных вырубок отражают смену фитоценоза и древостоя на лиственное насаждение. Высокая численность микроорганизмов, значительно превышающая контроль, отмечена в почве на травянистой стадии и лиственных молодняков, а также в березовом жердняке. По мере смыкания крон молодняков численность ЭКТГМ подстилок снижается. По количеству ЭКТГМ и структуре микробоценоза почвы пихтового жердняка и темнохвойного средневозрастного насаждения наиболее близки к контрольному пихтарнику.

## Выводы



## Список литературы

- 1 Ананьева, Н. Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв / Н. Д. Ананьева – Москва : Наука, 2003. – 226 с
- 2 Андреюк, Е. И. Основы экологии почвенных микроорганизмов / Е.И. Андреюк, Е.В. Валагурова // Киев: Наукова думка, 1992. –223с.
- 3 Артамонова, В. С. Микробиологические особенности антропогенно преобразованных почв Западной Сибири: дис - Новосибирск изд-во СО РАН, 2002. 225 с.
- 4 Бабинцева, Р. М. Экологические аспекты лесовосстановления при современных лесозаготовках / Р. М. Бабинцева, В. Н. Горбачёв, Н. Д. Сорокин // - Лесоведение. 1984. № 5. С. 19-25.
- 5 Батура, И. В. Лесовосстановление пихтовых вырубок южной тайги в лесорастительных условиях Енисейского края / Батура И.В., Батура А.В. // Лесная таксация и лесоустройство, 2005. № 2(35) - С. 78–81.
- 6 Бахмет, О. Н. Изменение свойств почв Карелии в процессе искусственного лесовосстановления / О. Н. Бахмет, М. В. Медведева // Лесоведение - 2013. - № 3. – с 38-45.
- 7 Богородская, А. В. Микробиологическая оценка состояния антропогенно нарушенных лесных экосистем средней Сибири / А.В. Богородская // Сибирский лесной журнал – 2016. - № 2. – с 69 – 82.
- 8 Виноградский, С. Н. Микробиология почвы. / С. Н. Виноградский. - Москва: Изд-во АН СССР, 1952. - 897 с.
- 9 Гавриленко, Е. Г. Оценка качества почв разных экосистем / Е. Г. Гавриленко, Н. Д. Ананьева, О. А. Макаров // Почвоведение – 2013. - №12. – с 1505 – 1515

10 Гродницкая, И. Д. Эколого-микробиологическая индикация и ремедиация почв естественных и нарушенных лесных экосистем Сибири: автореф. дис. канд. биол. наук : 03.02.08 / Гродницкая Ирина Дмитриевна. – Красноярск, 2013. – 37 с.

11 Дымов, А. А. Влияние сплошных рубок в Бореальных лесах России на почвы // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.

12 Дымов, А. А. Растительный опад в коренном ельнике и лиственничных насаждениях / А. А. Дымов, К. С. Бобкова, В. В. Тужилкина, Д. А. Ракина // Лесной журнал – 2012 - № 3.- с. 7–18.

13 Дымов, А. А. Изменение почв в процессе естественного лесовосстановления (на примере подзолов средней тайги, сформированных на двучленных отложениях): Автореф.дис. канд.биол.наук: 03.00.27 / Дымов Алексей Александрович. – Сыктывкар, 2007. – 17 с.

14 Звягинцев, Д. Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. / Д. Г. Звягинцев. - Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1991. - 303 с.

15 Иванов, В. В. Экологические последствия механизированных лесозаготовок в южной тайге Красноярского края / В.В. Иванов // Лесоведение - 2005. - № 2. - с. 3

16 Иванов, Б. Н. Изменение физических свойств почвы на вырубках: автореф. дис. канд. с/х. наук: 06.01.03 / Иванов Борис Николаевич. - Москва: 1977. 22 с.

17 Ильичев, Н. И. Влияние пожаров и рубок по гарям на почвенно-экологические факторы естественного лесовосстановления / Н. И. Ильичев, Л. А. Игнатьев, С. Ю. // Сибирский экологический журнал – 2011. - № 6. – с. 861-869

18 Ильчуков, С. В. Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках подзона средней тайги, Республика Коми / С. В. Ильчуков. – Екатеринбург: УРО РАН, 2003. – 120 с

19 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. Москва: 2007. 24 с.

20 Краснощеков, Ю. Н. Изменение водно-физических свойств почв подтаежных лесов Восточного Хэнтэя под влиянием рубок и пожаров. / Ю. Н. Краснощеков. – Красноярск : Изд-во ИЛиД, 1984. С. 61-75.

21 Козловская, С. Ф. Енисейский кряж // Плоскогорья и низменности Восточной Сибири. / С. Ф. Козловская // Наука, 1971. С. 46-53.

22 Клевенская, И. Л. Микроборастительные ассоциации техногенных экосистем // Тез. докл. VIII Всесоюз. съезда почвоведов. Новосибирск, 1989 - С.122–128.

23 Медведева, М. В. Изменение биологической активности почв в процессе естественного лесовосстановления соснового древостоя / Медведева М.В, Кудинова, Ю. С. // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2017. № 1 (33) - С. 17–25.

24 Никитина, З. И. Микробиологический мониторинг наземных экосистем. / З. И. Никитина. - Новосибирск: Наука, 1991. 219 с.

25 Орфанитский, Ю. А. Почвенные условия таежных вырубок. / Ю. А. Орфанитский, В. Г. Орфанитская. – Москва: Наука, 1971. 96 с.

26 Сорокин, Н. Д. Микробиологическая диагностика лесорастительного состояния почв Средней Сибири. / Н. Д. Сорокин - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 222 с.

27 Сорокин, Н. Д. Микробиологический мониторинг нарушенных наземных экосистем Сибири / Н. Д. Сорокин // Известия РАН. Сер. биол - 2009. - № 6. - С. 728–733

28 Справочник по климату СССР. Вып. 21. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1967 - 504 с.

29 Справочник по климату СССР. Вып. 21. Ч. IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1969 - 404 с.

30 Титарев, 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. наук: 03.00.27, 03.00.16 / Титарев Роман Петрович. - Москва: 2009. 26 с.

31 Тощева, Г. П. Изменение почвенного покрова на вырубках ельников южной тайги: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Тощева Галина Петровна. - Москва: 1988. 24 с.

32 Трефилова, О. В. Изменение растительного покрова почв при естественном зарастании вырубок пихтарников Енисейского края / Трефилова О.В, Ефимов Д.Ю. // Почвоведение. 2015. №8. - С. 910–920.

33 Уланова, Н. Г. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках Южной тайги / Н. Г. Уланова // Изд-во КарНЦРАН Петрозаводск, 2007.- № 3.- С. 199-211.

34 Шишов, Л. С. Классификация и диагностика почв России /Л. С. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова // Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

35 Anderson, J.P.E. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils / J.P.E. Anderson., K.H. Domsch // Soil Biol. & Biochem. 1978. V. 10. P. 314-322.

36 Baath, E. Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils / E. Baath , A. Frostegard , T. Pennanen, H. Fritze // Soil Biol. & Biochem. 1995. V. 25. P. 229-240.

37 Conrad, R. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H<sub>2</sub>, CO, CH<sub>4</sub>, OSC, N<sub>2</sub>O and NO). - *Microbiol. Rev.* 1996. - V. 60. - P. 609–640.


38 Pietikainen, J. Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification / J. Pietikainen., H. Fritze // *Soil Biol. & Biochem.* 1995. V. 27. P. 101-109.

39 Thiffault, E. Chemical composition of forest floor and consequences for nutrient availability after wildfire and harvesting in the boreal forest / E.Thiffault , K. D. Hannam, S. A.Quideau , D. Pare , N. Belanger , A. D. Munson // *Plant Soil.* 2008. V. 308. P. 37-53.

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Базовая кафедра биотехнологии

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

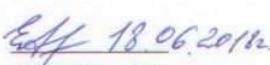
 Т.Г.Волова

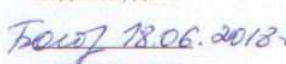
« 18 » июня 20 18 г.

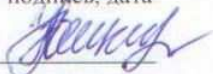
МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

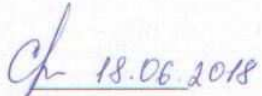
Динамика микробоценозов почв в сукцессионном процессе естественного  
восстановления растительности на вырубках пихтарников Енисейского края  
06.04.01 Биология

06.04.01.01 Микробиология и биотехнология

Научный руководитель  18.06.2018, доцент, к.б.н. Е.Н. Афанасова  
подпись, дата

Консультант  18.06.2018, с.н.с., к.б.н. Богородская А.В.  
подпись, дата

Выпускник  Ю.А. Киришева  
подпись, дата

Рецензент  18.06.2018, с.н.с., к.б.н. В.А.Сенашова  
подпись, дата

Красноярск 2018