

УДК 631.46:574.4

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

А. В. Богородская

*Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28*

E-mail: anbog@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 11.06.2015 г.

Исследовали микробные комплексы почв лесных экосистем Средней Сибири, нарушенных рубками, пожарами, выбросами поллютантов и недродобычей. Наиболее адекватными показателями для ранней диагностики состояния и оценки устойчивости почв являются содержание микробной биомассы, интенсивность базального дыхания и микробный метаболический коэффициент. Регистрируемые во времени количественные и структурно-таксономические перестройки эколого-трофических групп микроорганизмов демонстрируют направленность элементарных почвенно-биологических процессов и позволяют детально оценивать состояние почв нарушенных лесных экосистем. Сукцессии почвенных микроорганизмов отражают стадии восстановления растительности после рубок пихтарников. Структурно-функциональные нарушения в почвенном микробном блоке отмечены только на одно-двухлетних вырубках темнохвойных лесов. На травянистой стадии и в лиственных молодняках микробиологическая активность почв повышается, что сопровождается развитием дернового процесса. На стадии жердняков микробиологические процессы стабилизируются и приближены к фоновым пихтарникам. Скорость послепожарного восстановления микробоценозов почв определяется как силой пожара, так и особенностями свойств почв и сукцессиями растительности. Восстановление функциональной активности микробоценоза после низкоинтенсивных пожаров происходит в течение одного-двух лет, тогда как после высокоинтенсивных – равновесное состояние не достигается и к восьми годам. Индикационные отклики почвенной микрофлоры при устойчивом воздействии поллютантов лесотундровой зоны Норильского промышленного района регистрируются и на функциональном, и на структурном уровнях. В зонах умеренного и слабого нарушения растительности происходят количественные перегруппировки, тогда как при сильном нарушении и постоянном воздействии поллютантов отмечены структурно-таксономические перестройки, нарушается динамичность микробиологических процессов синтеза–минерализации и сокращаются адаптивные возможности сапрофитной микрофлоры как к существованию при низких температурах, так и к воздействию поллютантов. Сукцессионное развитие микробоценозов на разновозрастных отвалах определяется свойствами почвогрунтов, уклоном поверхности и развитием растительности. Рекультивация отвалов с нанесением плодородного слоя почвы ускоряет развитие и луговой растительности, и сукцессии микробоценозов.

Ключевые слова: *нарушенные лесные экосистемы, микробные комплексы почв, эколого-трофические группы микроорганизмов, микробная биомасса, базальное дыхание, микробный метаболический коэффициент, Красноярский край.*

DOI: 10.15372/SJFS20160207

ВВЕДЕНИЕ

На фоне естественных процессов на территории Сибири расширяется антропогенное воздействие различных форм, что сопровождается структурно-функциональной трансформацией лесных экосистем. В результате нарушения сложившегося в процессе эволюции механизма саморегуляции, обуславливающего сопротив-

ление экосистем внешним воздействиям, утрачивается стабильность. Только оценив состояние и особенности функционирования лесных экосистем, степень и характер их нарушения, можно подойти к выявлению тех слабых звеньев механизма саморегуляции, блокирование которых приводит к экологическим срывам (Никитина, Голодяев, 2003). Различные виды антропогенного воздействия могут изменять

условия почвенной биоты, нарушать соотношение процессов продукции и деструкции органического вещества, что в итоге отражается на трансформации вещества в биосфере (Аристовская, 1988). Почвенные микроорганизмы как стабилизаторы экосистемы способствуют завершению многих биогеохимических циклов, регулируя все парниковые газы, поступающие из почвы в атмосферу (Congrad, 1996). Обладая полифункциональностью в силу многообразия ферментативной системы, уникальным механизмом адаптации, определяющим быстрое приспособление к новым условиям существования, высокой скоростью размножения, обеспечивающей колонизацию поступающего субстрата, микроорганизмы поддерживают гомеостаз лесной экосистемы (Никитина, 1991; Звягинцев и др., 1994). 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. Микробные реакции на внешние воздействия проявляются быстро и отчетливо, что дает возможность выявить реакцию на тот или иной тип нарушения и прогнозировать их дальнейшее состояние при устранении или сохранении антропогенного пресса. 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 (Никитина, Голодяев, 2003). Изучение фундаментальных вопросов изменений микробных сообществ при первичных и вторичных сукцессиях во взаимодействии с другими компонентами и свойствами экосистемы является неотъемлемой частью познания процессов формирования и развития техногенных экосистем.

Основы микробиологического мониторинга заложены в работах З. И. Никитиной (1991), которая разработала концептуальную модель микробиологического мониторинга наземных экосистем, состоящую из трех блоков: оценочного, прогностического и биоремедиационного. Продолжением этого направления стали работы Н. Д. Сорокиной (2009) и И. Д. Гродницкой (2013), которые применяли и адаптировали концептуальную модель для лесных экосистем. Для оцен-

ки биологического состояния почв Н. Д. Сорокиным предложен интегральный коэффициент микробиологической активности и проведено техногенное нормирование по реакции интродуцированной культуры *Bacillus subtilis* (Сорокин, 2009). И. Д. Гродницкой (2013) апробированы микробиологические индикаторы для оценки состояния почв в естественных биогеоценозах и при некоторых техногенных нагрузках в условиях авто- и гидроморфных почв северной, средней и южной тайги Средней и Западной Сибири, в том числе в лесных питомниках. Используя традиционные методы, мы провели комплексную оценку состояния микробоценозов почв на основе структурно-динамических и функциональных откликов микрофлоры на параметры среды при разного рода нарушениях лесных экосистем. Изучение реакции микробоценозов на антропогенное воздействие проводили в сравнительном аспекте с ненарушенным (фоновым) сообществом с учетом биотопической и внутрисезонной вариабельности рассматриваемых параметров. Техногенные объекты с разовым нарушением растительности (рубки, пожары), постоянным воздействием агрессивных поллютантов и геологическими изменениями горных разработок уникальны по специфичности изменения природных экосистем и позволяют в формате производственного эксперимента оценивать устойчивость и адаптивные возможности микробоценозов, что имеет большое практическое значение для экологического нормирования нарушенных территорий и их реабилитации.

Цель работы – установить закономерности функционирования и сукцессионные изменения микробных комплексов почв антропогенно нарушенных лесных экосистем Средней Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эколого-микробиологическую оценку состояния почв нарушенных лесных экосистем Средней Сибири проводили в течение 2008–2014 гг. (в насаждениях, пройденных пожарами с 2000 г.) на постоянных пробных площадях (ПП) в рамках комплексных мониторинговых исследований почвенных условий, состояния растительности и животного населения. Это позволило дать функциональную оценку изучаемого компонента в экосистеме, сезонную, годовую и сукцессионную изменчивость микробиологических параметров.

Лесные биогеоценозы подобраны по степени нарушения компонентов и типу воздействия

антропогенного фактора: разовое нарушение растительности (рубки, пожары), постоянное аэротехногенное воздействие выбросов металлургических предприятий, затрагивающее растительность и почву, и полное разрушение биоценоза при карьерных разработках с последующим сукцессионным развитием посттехногенных экосистем (Шишкин, 2012).

Вырубки древесного полога приводят к циклической сукцессионной смене растительности, резкому увеличению запасов опада и изменению химического состава растительных остатков, трансформации режимов света, тепла и влаги, что оказывает влияние на биологическую активность почв. Лесные пожары помимо прямого температурного воздействия во время горения меняют гидротермические и физико-химические свойства верхнего слоя почвы, приводят к изменению количества и качества органического вещества в результате послепожарных сукцессий растительности (Pietikainen, Fritze, 1995). Существенные изменения физических и химических свойств почв возникают при устойчивом воздействии агрессивных поллютантов, приводящих к длительной смене растительности и формированию техногенных ценозов. Особенно разнообразно и контрастно действие этого техногенного фактора проявляется в условиях вечной мерзлоты (Евдокимова и др., 1984). Самое мощное трансформирующее воздействие на экосистемы оказывают карьерные разработки, кардинально меняющие абиотические и создающие ювенильные условия для первичного сукцессионного развития биоценоза.

Комплексные исследования после рубок сплошнолесосечным способом в зимний период в пихтарниках мелкотравно-зеленомошных Приенисейской провинции южно-таежной части Енисейского края проводили на восьми ПП, подобранных по двум сукцессионным сериям восстановления: с сохранением подроста без смены породного состава и без сохранения подроста – со сменой пород, а также с учетом стадий восстановления растительности: свежая вырубка (1–2 года), травянистая, молодняк и жердняк (Буренина и др., 2013; Богородская, Шишкин, 2014; Шишкин и др., 2014б).

Исследование воздействия пожаров разной интенсивности на микробные комплексы почв проводили в 2000–2011 гг. на 16 экспериментальных участках в средне- и южно-таежных кустарничково-лишайничково-зеленомошных сосновых насаждениях и южно-таежных мелкотравно-зеленомошных лиственничных на-

саждениях Средней Сибири. На участках по 4 га (в лиственничниках по 1 га) в 2000–2007 гг. проведена серия пожарных экспериментов, представляющих собой контролируемые выжигания, максимально приближенные к естественным пожарам. В ходе эксперимента получены количественные характеристики поведения огня во время пожара (McRae et al., 2006). Интенсивность низовых пожаров варьировала от 500 до 6000 кВт/м. Контролем служил репрезентативный участок леса, не подверженный выжиганиям.

Почвенно-микробиологические исследования территории лесотундровой зоны, подверженной интенсивному воздействию аэротехногенных выбросов предприятий Норильского промышленного района (НПР), проводили в зависимости от состояния фитоценозов выделенных четырех зон нарушенности на семи ключевых участках, расположенных на различном расстоянии от источника аэротехногенного загрязнения тяжелыми металлами (ТМ) и серой (Богородская и др., 2012; Шишкин и др., 2014а). Зона очень сильно нарушенных растительных сообществ отличалась низким проективным покрытием травянистой растительности и преобладанием голых грунтов. В зоне сильного нарушения древостой высохли, преобладала злаковая растительность, умеренного – произрастали кустарники и ослабленные деревья, слабого – полностью сохранены ценотическая структура и потенциал восстановления деревьев, но отмечены деградация мохово-лишайничкового покрова и замена его травянистой растительностью (Шишкин, 2012).

На отвалах Бородинского бурогольного месторождения различной давности и технологии рекультивации с 2008 г. проводятся стационарные исследования сезонной и сукцессионной динамики микробных сообществ почвогрунтов на 14 ПП, а также экспериментальные работы по возможности микробиологической рекультивации отвалов и исследованию зоогенного влияния на микробиологические процессы ювенильных почвогрунтов. Выделены варианты техногенных сукцессий: 1 – эрозионная на нерекультивированных и склонах отвалов; 2 – лесная на выровненных отвалах без нанесения плодородного слоя почвы (ПСП); 3 – луговая на спланированных отвалах с нанесением ПСП (Шишкин, 2012). Сравнение проводили с зональными почвами Канской лесостепи: серыми лесными (березняк разнотравный) и агрочерноземами (залежный луг). ПП заложены на отвалах разного возраста: от свежих 2–3-летних до

самых старых, что позволило за 6-летний период наблюдений получить непрерывный ряд 30-летних сукцессионных изменений.

Для почвенно-микробиологических анализов в начале, середине и конце вегетационного периода отбирали репрезентативные почвенные образцы в 3–10 повторностях из верхних органоминеральных слоев почв и техногенно-поверхностных образований (ТПО) и по генетическим горизонтам из почвенных разрезов и прикопок с учетом особенностей рельефа и растительности (Методы..., 1991). Отбор почвенных образцов сопровождался определением влажности почвы на момент взятия образцов (весовым методом) и температуры почвенных слоев (портативным термометром «Checktemp»). Для анализов использовали свежие образцы, хранившиеся при + 5 °С не более 2–3 нед.

Изучали общую численность и структуру эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭКТГМ) методом посева на плотные питательные среды (Методы..., 1991). Численность микроорганизмов разных эколого-трофических групп выражали в миллионах колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 г абсолютно сухой почвы.

Для изучения экофизиологических параметров функциональной активности определяли содержание микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) методом субстрат-индуцированного дыхания (Anderson, Domsch, 1978; Ананьева, 2003) и базальное дыхание (БД) почвы без корней. Подробное описание модифицированной нами методики опубликовано ранее (Богородская и др., 2012).

Микробный метаболический коэффициент ($q\text{CO}_2$) рассчитывался как отношение базального дыхания к микробной биомассе $\text{БД}/C_{\text{мик}} = q\text{CO}_2$ (Ананьева, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Микробоценозы почв разновозрастных вырубок пихтарников Енисейского края. Наибольшие количественные и структурные изменения микробных комплексов отмечены в дерново-глубокоподзолистой почве однодвухлетних вырубок: в подстилках в 2–4 раза снижается численность микроорганизмов, использующих минеральные формы азота и сапротрофных, в 7–10 раз – численность КОЕ микроскопических грибов, исчезают актиномицеты и спорообразующие формы, вызывающие глубокое разложение органического вещества, повышается олиготрофность почвы по азоту и углероду. В гумусово-аккумулятивном горизон-

те почвы двухлетней вырубки численность гетеротрофной микрофлоры довольно высокая, при этом доминируют олиготрофные формы. В подстилке и верхнем слое (0–5 см) гумусового горизонта однодвухлетних вырубок в 2–2.5 раза снижается содержание углерода микробной биомассы, но при этом увеличивается интенсивность микробного дыхания, что связано с повышением энергетических затрат на поддержание пула микробной биомассы, и это отмечено другими авторами для почв молодых вырубок (Pietikainen, Fritze, 1995). Следовательно, снижение иммобилизации углерода почв в микробной биомассе приводит к потере почвенного органического вещества в виде эмиссии CO_2 в первые два года после вырубки леса.

На травянистой стадии и в молодняках (4–10-летние вырубки) значительно повышается функциональная активность микробоценоза, отмечается высокая численность гетеротрофной микрофлоры почв, особенно гидролитиков и копиотрофов, что вызвано увеличением запасов массы травянистых растений, которые по трофности и доступности азота предпочтительнее для микроорганизмов, и изменением гидротермического режима почв. Развитие дернового процесса, связанное с аккумулярующей деятельностью травянистой растительности, приводит к увеличению мощности гумусового горизонта, накоплению гумуса, снижению кислотности почвы, что активизирует деятельность микроорганизмов азотно-углеродного цикла.

Микробоценозы почв 28-летних пихтовых и березовых насаждений (стадия жердняка) характеризовались высокой численностью ЭКТГМ и развитостью микробиологического профиля. Органотрофный комплекс почв жердняковых насаждений имел характерное строение в зависимости от породного состава: в почве пихтарника доминировали грибы и незначительное количество актиномицетов, в березняке, наоборот, актиномицеты доминировали. Большое сходство с контрольными пихтовыми насаждениями имела структура микробоценоза почвы пихтового жердняка.

Микробный метаболический коэффициент является интегральным показателем состояния почвенного микробного сообщества и мерой устойчивости почв к различным воздействиям, поскольку отражает эффективность использования субстрата (Ананьева, 2003; Anderson, Domsch, 2010; Гавриленко и др., 2013). Поскольку эмиссия $\text{CO}_2\text{-C}$ из почвы характеризует разложение органического вещества, а содержание

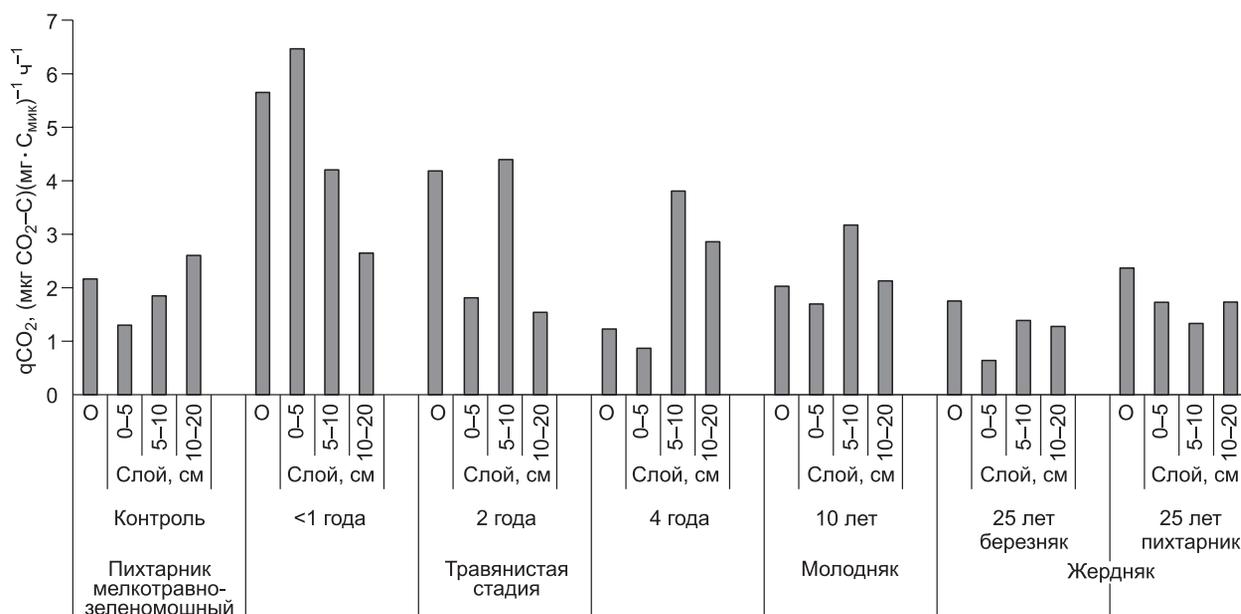


Рис. 1. Микробный метаболический коэффициент в почвах лесонасаждений, формирующихся на вырубках пихтарников Енисейского края.

$C_{\text{мик}}$ в почве – синтез, то их отношение, выраженное в величине $q\text{CO}_2$, пригодно для оценки сбалансированности между процессами синтеза–минерализации органического вещества почвы (Помазкина и др., 2004). Сравнивая величины $q\text{CO}_2$ в нарушенной и ненарушенной (контроль) почве, можно дать оценку различным воздействиям (Ананьева, 2003).

Наиболее высокие значения коэффициента $q\text{CO}_2$, превышающие контроль в 1.5–5 раз, характерны для почв 1–2-летних вырубок (рис. 1). Это свидетельствует о нарушении равновесного состояния микробоценозов почв вырубок в течение первых двух лет восстановительной сукцессии. По мере увеличения возраста молодняков происходит стабилизация микробиологических процессов иммобилизации–минерализации органического вещества. Микробоценозы почв лесных сообществ на стадии жердняков характеризовались устойчивым равновесным состоянием, сравнимым с контролем.

Таким образом, структурно-функциональные нарушения в почвенном микробном блоке отмечены только на 1–2-летних вырубках. На травянистой стадии и в лиственных молодняках отмечено повышение микробиологической активности почв, что сопровождается развитием дернового процесса, приводящее к повышению плодородия почв и увеличению мощности гумусового горизонта (Трефилова, Ефимов, 2015). На стадии жердняков микробиологические процессы стабилизируются и приближены к фоновым пихтарникам.

Микробные комплексы почв светлохвойных насаждений после низовых пожаров разной интенсивности. Пожары на экспериментальных участках, независимо от их интенсивности, приводили к выгоранию травяно-кустарничкового яруса, зеленомошно-лишайникового покрова и к частичному пиролизу подстилки, которая максимально прогорала (в некоторых зонах вплоть до минерального горизонта) после высокоинтенсивного пожара (5600 кВт/м) в сосняке лишайниково-зеленомошном, где через сутки после пожара в подстилке и верхнем минеральном слое песчаного подзола отмечены снижение численности КОЕ всех ЭКТГМ в 6–12 раз от контроля, исчезновение вегетативного мицелия грибов и повышение в 2–4 раза олиготрофности почв.

Сразу после пожаров низкой интенсивности (500–1900 кВт/м) в светлохвойных насаждениях в подстилке в 2–6 раз снизилась численность всех ЭКТГМ, а в нижележащих минеральных горизонтах почв численность и функциональная активность микробоценоза увеличилась. Уже через год после низкоинтенсивных пожаров отмечена положительная динамика микробиологической активности почв, что благоприятно повлияло на их лесорастительные свойства.

Скорость послепожарного восстановления структуры и функциональной активности микробных комплексов почв определяется как первоначальной силой воздействия пирогенного фактора, так и особенностями динамики гидротермических и трофических условий почв

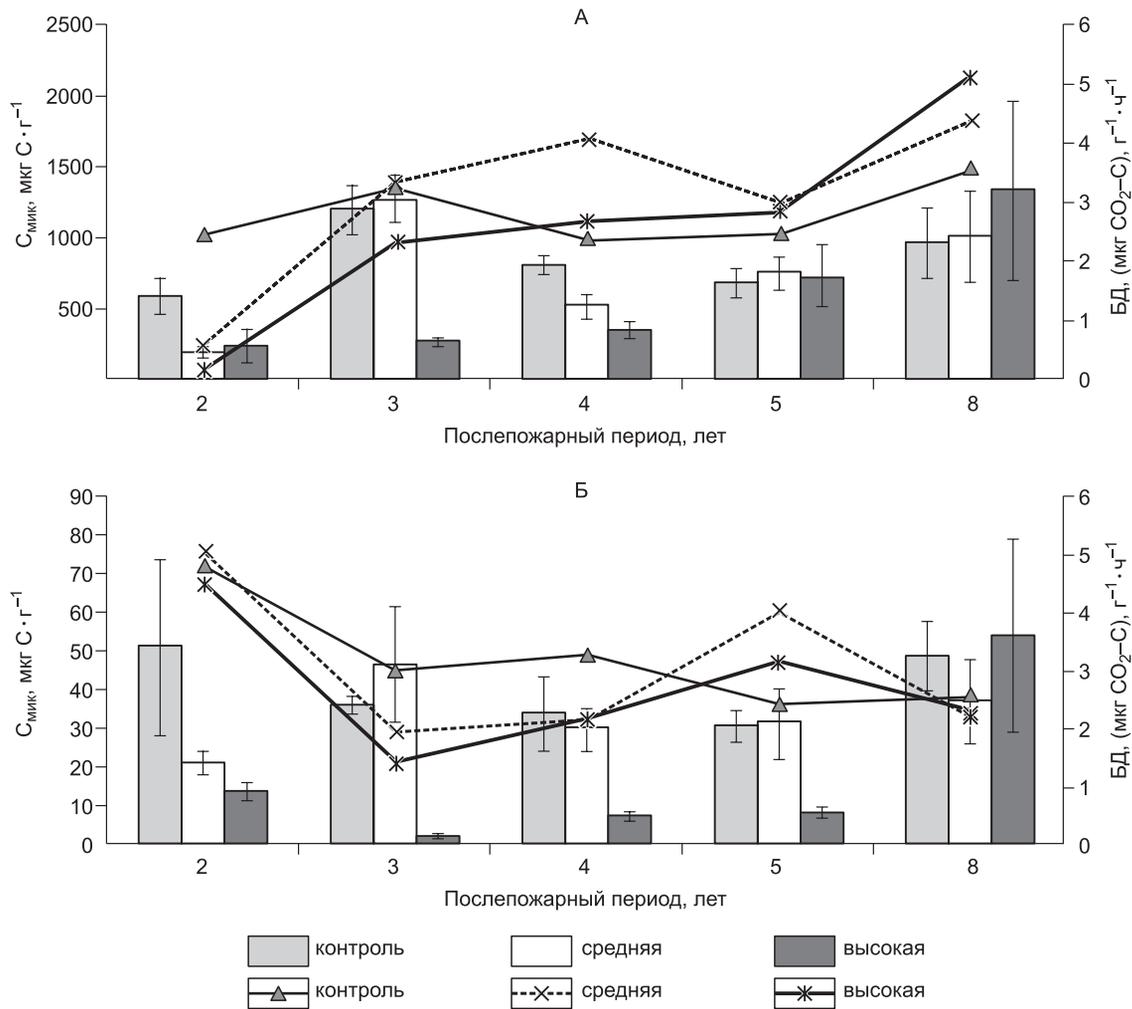


Рис. 2. Динамика содержания углерода микробной биомассы (диаграммы) и интенсивности базального дыхания (графики) в подстилке (А) и минеральном слое 0–10 см (Б) песчаного подзола средне-таежных сосняков после пожаров высокой и средней интенсивности.

изучаемых светлохвойных насаждений (Богородская, 2006; Богородская и др., 2011).

Послепожарная динамика содержания микробной биомассы и базального дыхания почв свидетельствует о значительных и длительных (8 лет и более) функциональных нарушениях микробценозов песчаных подзолов после пожаров высокой и средней интенсивности в сосняках лишайниково-зеленомошных (рис. 2), тогда как после низкоинтенсивных пожаров экофизиологическое состояние микробных комплексов светлохвойных лесов восстанавливается в течение одного-двух лет.

Изменение функциональных параметров микробценоза бурозема темного оподзоленного в лиственничном насаждении после высокоинтенсивного пожара (более 5000 кВт/м) зависело от степени прогорания подстилки и напочвенного покрова во время пожара, которая сильно варьировала и определялась неравномерным рас-

пределением горючих материалов, мозаичным характером произрастания напочвенного покрова и микрорельефом (рис. 3). В первые два года после пожара была высока вариабельность $C_{\text{мик}}$ и БД в подстилке и темногумусовом горизонте почв. Через четыре года рассматриваемые показатели микробного сообщества почвы приблизились к контролю, при этом в подстилке процессы минерализации преобладали над иммобилизацией.

Таким образом, скорость восстановления микробценозов почв после пожаров определяется как силой пожара, так и особенностями свойств почв прогоревших насаждений и послепожарными сукцессиями растительности. Микробценоз бурозема темного оподзоленного в лиственничнике после пожара высокой интенсивности быстрее восстанавливает свою функциональную активность, чем микробценозы песчаных подзолов пирогенных лишайниково-

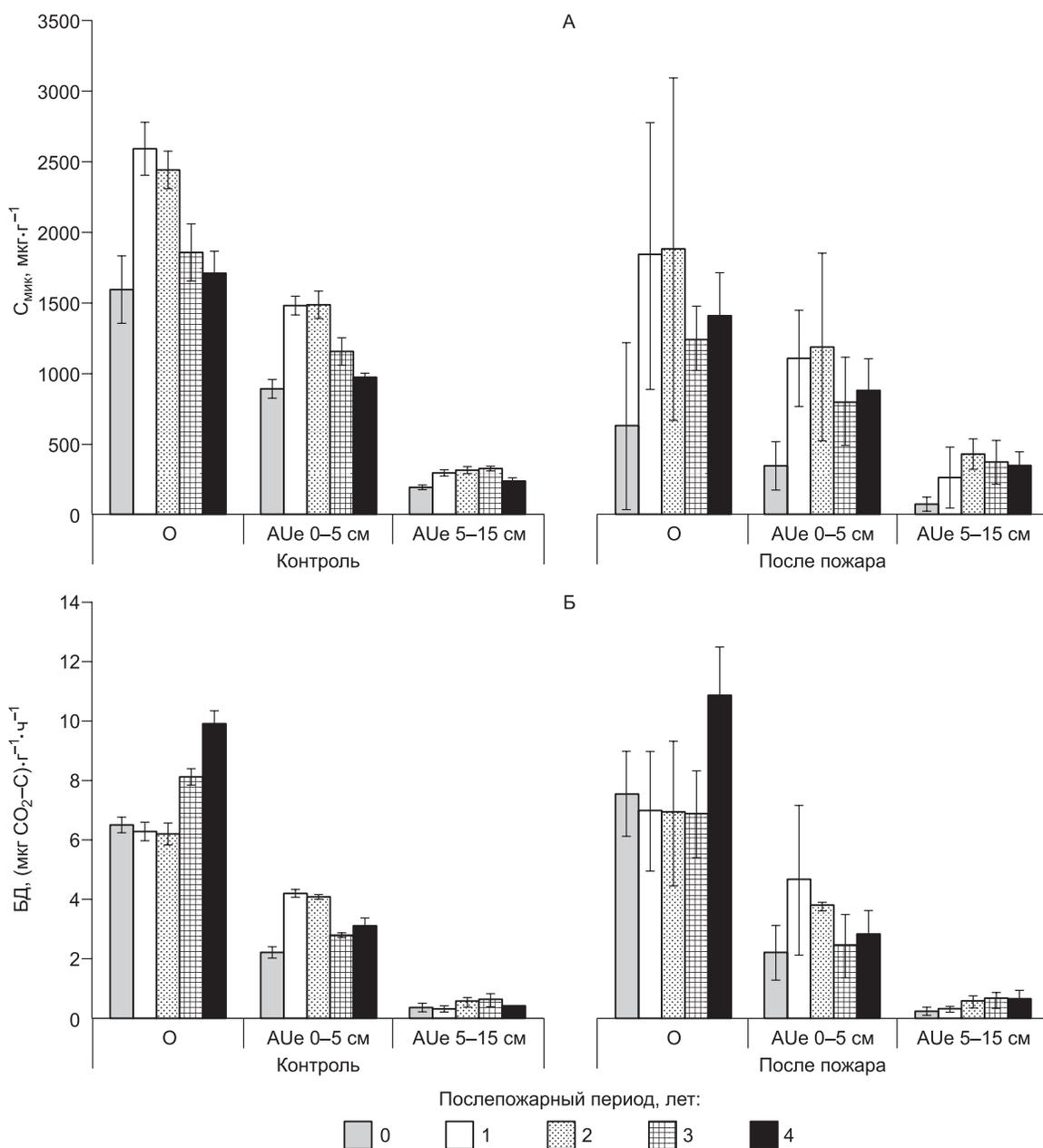


Рис. 3. Динамика содержания углерода микробной биомассы (А) и интенсивности базального дыхания (Б) в буроземе темном оподзоленном после пожара высокой интенсивности в южно-таежном лиственничнике.

зеленомошных сосняков той же лесорастительной зоны, что определяется как более высокой трофностью почвы лиственничника, так и развитием травянистого покрова, запасы которого после пожара возрастали в 6 раз (Ковалева, 2014).

Микробиоценозы почв лесотундровой зоны НПП. Функционирование микробиоценозов почв лесотундровой зоны осуществляется в экстремальных мерзлотно-климатических условиях, почвы бедны элементами минерального питания, при этом содержат значительное количество органического вещества мохово-лишайни-

кового происхождения с низкой зольностью и трудноразлагаемыми фракциями (Евдокимова и др., 1984; Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 2001).

Особенности развития микробиоценозов криоземов и подбуров в зоне воздействия предприятий НПП зависели от фактического состояния растительности выделенных зон нарушенности. По нашим данным, в середине вегетационного сезона (в период наибольшего прогревания биологически активных горизонтов почвы – до 15–20 °С и оптимальной влажности почвы не выше 75 %) почвы слаборазрушенных

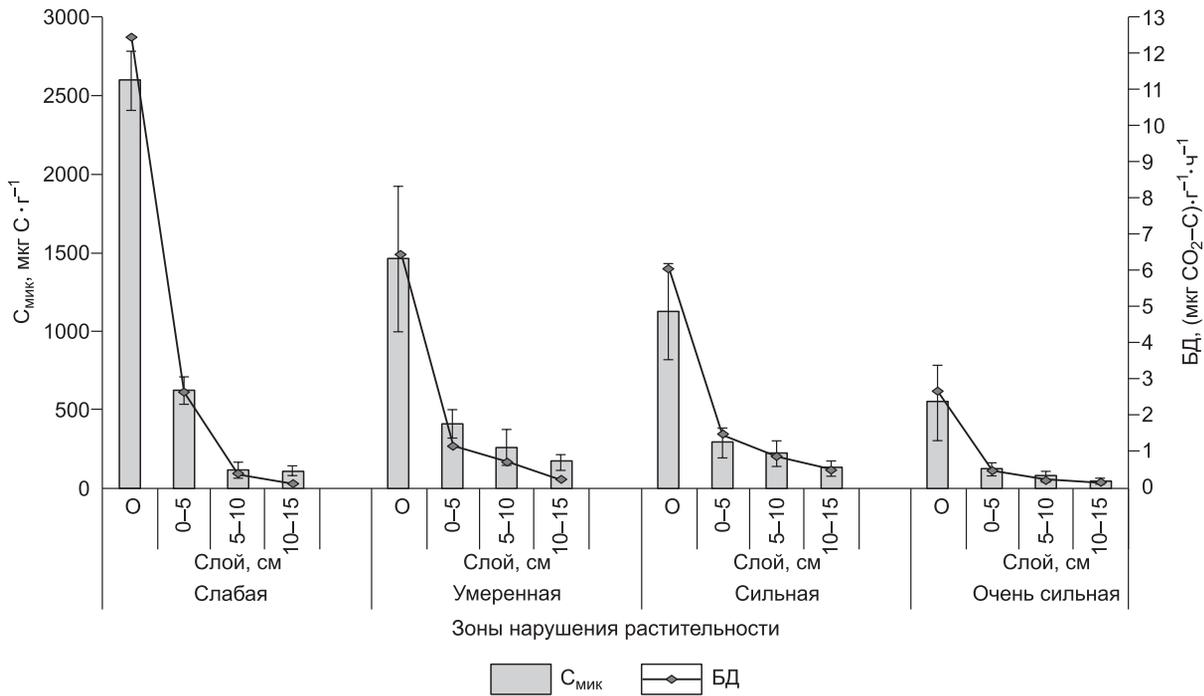


Рис. 4. Содержание микробной биомассы (диаграммы) и интенсивности базального дыхания (графики) почв разных зон нарушения растительности на территории воздействия выбросов НПР.

ключевых участков характеризовались высокой численностью гетеротрофной микрофлоры в органогенных горизонтах, не уступающей более южным регионам с умеренным климатом (Сорокин, 2009). В подстилке криозема типичного и литозема грубогумусового отмечена наиболее высокая численность аммонификаторов (8–15 млн КОЕ/г), грибов (1.5–4.0 млн КОЕ/г) и микроорганизмов, минерализующих гумусовые вещества почвы (до 5 млн КОЕ /г). В минеральных горизонтах почв происходит резкое снижение численности ЭКТГМ, и на глубине 10–20 см микробиоценоз представлен преимущественно олиготрофами, что отражает бедность почв легкоминерализуемым органическим веществом и их неблагоприятные гидротермические условия вследствие близкого залегания мерзлоты.

Микробиологические процессы деструкции органических веществ в почвах лесотундры в зонах слабой и умеренной нарушения растительности характеризовались равновесным состоянием (рис. 4) – в органогенных горизонтах зарегистрированы высокие значения интенсивности базального дыхания (7–12 мкг CO₂-С г⁻¹ · ч⁻¹) и содержания микробной биомассы (1500–2600 мкг С · г⁻¹).

Наибольшие структурно-функциональные нарушения в почвенном микробном комплексе отмечены в зоне очень сильного нарушения растительного покрова, где преобладал го-

лый грунт и запасы фитомассы были не выше 40 г/м². Показатели функциональной активности микробиоценозов снижены в 2–6 раз (см. рис. 4), в гетеротрофном комплексе микроорганизмов происходят структурно-таксономические перестройки, что связано с разной чувствительностью микрофлоры различных эколого-трофических групп к воздействию поллютантов и с трансформацией условий существования микрофлоры в техногенных почвах (Евдокимова и др., 1984; Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 2001). Несмотря на значительное угнетение функциональной активности, в зоне очень сильного нарушения растительного покрова сохраняется сбалансированность микробиологических процессов, в чем проявляется адаптивная устойчивость микробиоценоза к постоянному аэротехногенному выбросу поллютантов, тогда как в зонах сильного нарушения динамическое равновесие сдвинуто в сторону минерализации, что указывает на стрессовые условия для гетеротрофных микроорганизмов.

Нами экспериментально подтверждено (Богородская и др., 2012), что в органогенном и верхнем минеральном горизонтах лесотундровых почв слабо и умеренно нарушенных ключевых участков сапрофитная микрофлора адаптирована к низким положительным температурам, что обеспечивает ее постоянную активность на протяжении вегетационного сезона

(Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 2001). В почвах лесотундры очень сильно нарушенных ключевых участков снижаются адаптивные возможности сапрофитной микрофлоры к существованию при низких температурах, что отражается в уменьшении численности сапротрофов в 2–2.5 раза при снижении температуры культивирования до 5 °С.

С помощью корреляционного анализа показано достоверное влияние поллютантов (Ni, Cu, Co, Pb, S), а также запасов органического углерода на функциональные характеристики микробоценозов органогенных горизонтов почв (Богородская и др., 2012). В верхнем минеральном слое почв влияние ТМ и серы на микробиологические параметры недостоверно, что связано с аккумуляцией техногенных веществ в основном органогенными горизонтами. Следовательно, степень техногенной трансформации органогенных горизонтов почв лесотундровой зоны НПП и содержание техногенных элементов являются значимыми факторами, оказывающими достоверное влияние на развитие и функционирование микробоценозов.

Таким образом, в техногенных экосистемах лесотундровой зоны НПП индикаторные отклики микрофлоры при устойчивом воздействии агрессивных поллютантов регистрируются и на функциональном, и на структурном уровнях. В зонах умеренного и слабого нарушения растительности происходит количественная перегруппировка компонентов микробного комплекса почв, при сильном нарушении и постоянном воздействии поллютантов происходят структурно-таксономические перестройки и нарушается динамичность микробиологических процессов синтеза–минерализации. В этих условиях адаптивная устойчивость техногенного почвенного микробоценоза к постоянному загрязнению агрессивными поллютантами обеспечивается компенсированием затрат углерода на дыхание и рост. В зонах очень сильного нарушения растительности с химическим изменением почвенного покрова значительно снижается микробиологическая активность почв, сокращаются адаптивные возможности сапрофитной микрофлоры к существованию как при низких температурах, так и под воздействием поллютантов.

Сукцессии микробоценозов ТПО на разновозрастных отвалах бурогольных разрезов. По систематике ТПО (Классификация..., 2004), нерекультивированные отвалы называют литостратами. Морфология литострат зависит от био-

логического возраста отвала, состава слагающих пород и уклона поверхности. На инициальной стадии профиль литострат, сформированный на склонах, как правило, не дифференцирован на горизонты. Исключение составляют участки, покрытые злаковым разнотравьем, где корневища растений, образуя дернину, препятствуют развитию эрозионных процессов и под слоем дернины постепенно формируется гумусовый горизонт.

Для эрозионной сукцессионной серии характерно одновременное функционирование всех посттехногенных стадий – от инициальной до сложной растительных группировок (Шишкин, 2012), что, в свою очередь, предопределяет сукцессионное развитие микробных комплексов техногенной экосистемы. Сингенетически связанные растительные группировки и микробные сообщества И. Л. Клеветская (1989) назвала микробно-растительными ассоциациями. Каждой стадии развития растительности на техногенном элювии соответствуют определенные характеристики сукцессионной зрелости микробоценозов (Андроханов и др., 2004).

На верхней части конусов нерекультивированных отвалов и ниже по склоновой поверхности в верхних слоях литострат даже через 20 лет отмечены черты инициальных микробоценозов: их низкая численность и активность, несоответствие внутрисезонной динамики ЭКТГМ, типичной для фоновых ценозов (Богородская и др., 2010), доминирование олиготрофных и использующих минеральные формы азота групп микроорганизмов (рис. 5), бедный таксономический состав и отсутствие разнообразия видов с узкой экологической пластичностью – бацилл и актиномицетов, осуществляющих трансформацию труднодоступных органических соединений. Отмечены наиболее низкие значения микробной биомассы и базального дыхания, их высокая сезонная вариабельность и несбалансированность микробиологических процессов синтеза–минерализации органического вещества (рис. 6).

Развитие эрозионных процессов и постоянный смыв органического вещества с наклонной поверхности отвалов не способствуют дальнейшей сукцессии растительности и накоплению почвенного органического вещества, следовательно, сбалансированности микробиологических процессов, что свидетельствует о постоянной «пионерной» стадии микробоценоза и невозможности дальнейшего сукцессионного развития.

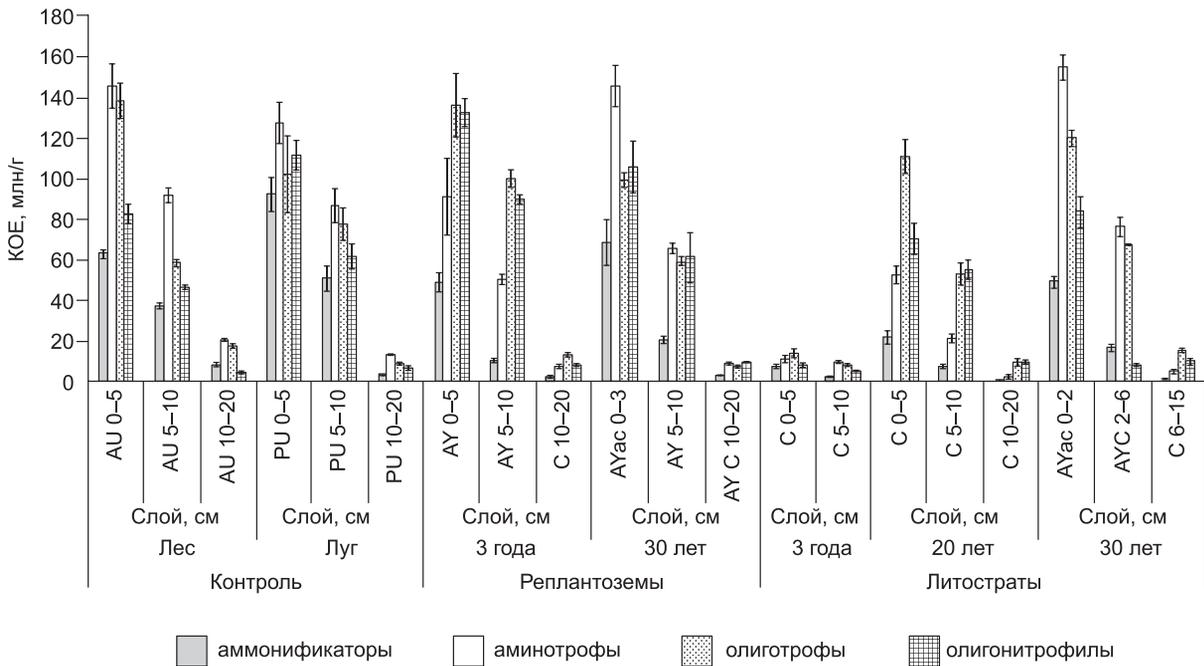


Рис. 5. Структура и численность ЭКТГМ в ТПО разновозрастных отвалов в конце вегетационного периода (сентябрь).

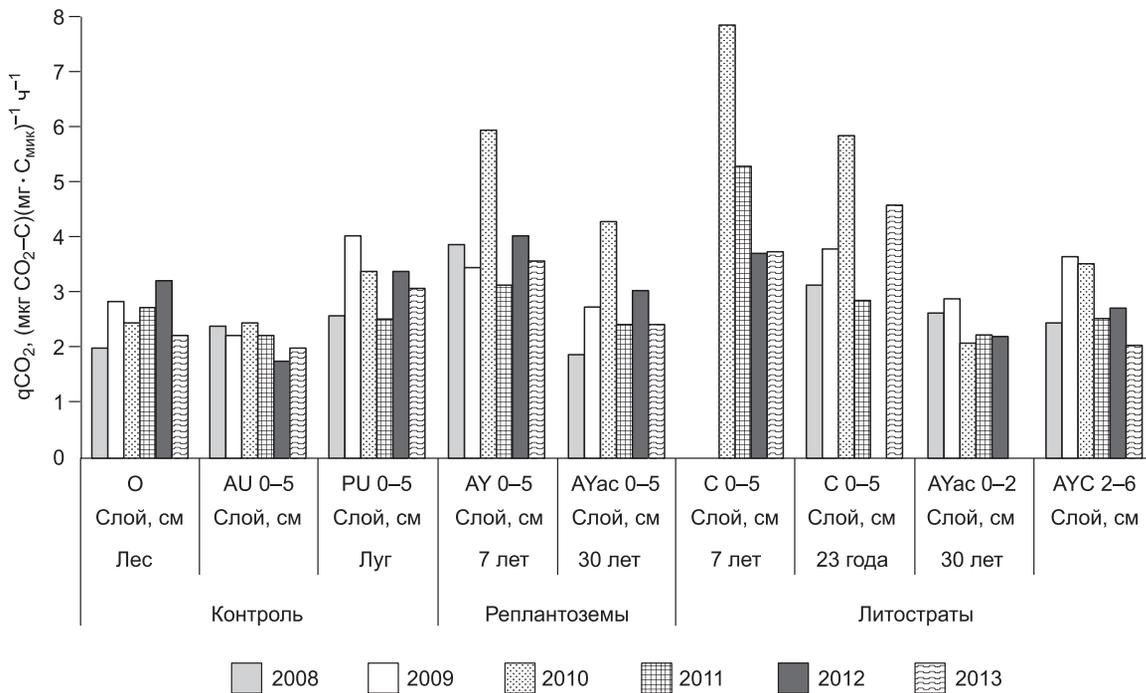


Рис. 6. Годовая динамика микробного метаболического коэффициента в ТПО разновозрастных отвалов.

На участках стабильного грунта и выровненных отвалах восстановление растительного и почвенного покровов, а также естественное лесовосстановление происходят быстрее, поскольку образующееся органическое вещество накапливается на поверхности в виде опада и травянистой ветоши, что способствует форми-

рованию эволюционно более зрелых микробоценозов. На выровненном 30-летнем отвале без ПСП, представленном мертвопокровным осиново-березовым насаждением, сформировался грубогумусный горизонт мощностью 2 см с высокой численностью ЭКТГМ (см. рис. 5), близкой к естественным ценозам их внутрисе-

зонной динамикой, богатым таксономическим составом, а также максимальными для отвалов значениями микробной биомассы и базального дыхания. Микробоценоз «молодой почвы» 30-летнего отвала лесной сукцессионной серии отличает от зональной серой лесной дифференциация профиля по степени трофности: с глубиной отмечено резкое снижение численности и функциональной активности микроорганизмов, но при этом микробоценоз находится в равновесном состоянии, о чем свидетельствуют значения qCO_2 , сравнимые с контролем (см. рис. 6).

Нанесение ПСП на выровненную поверхность отвалов ускоряет сукцессию луговой растительности и развитие микробных комплексов. Освоенные корнями растений верхние слои реплантозема 30-летнего отвала характеризовались высокими, превышающими в 1.5–3 раза зональные почвы показателями функциональной активности микробоценоза. Численность гетеротрофной микрофлоры верхнего трехсантиметрового гумусово-аккумулятивного слоя 30-летнего реплантозема сравнима с фоновым луговым сообществом, но с глубиной численность аммонификаторов заметно снижается (см. рис. 5). На молодом отвале с ПСП, наблюдаемом со второго года формирования, за 6 лет отмечены сукцессионные перестройки микробоценоза, связанные как со сменой стадий развития растительности от инициальной к простой, так и с физическими процессами усадки грунтов, происходящими после отсыпки. К семи годам на отвале с ПСП отмечено динамическое равновесие микробиологических процессов минерализации–иммобилизации органического вещества, что соответствовало смене стадии доминирования сорно-рудеральной растительности на злаковые и корневищные. Роль последних в почвообразовании и функционировании микробоценозов выше, поскольку они способствуют формированию органоаккумулятивного горизонта, создают с азотфиксаторами микроборастительные ассоциации. Качественный состав опада и корневые выделения корневищных и злаковых предпочтительнее для разложения гетеротрофными микроорганизмами (Таринов и др., 1979; Клевенская и др., 1985; Наплекова и др., 1985).

Годовая динамика микробного метаболического коэффициента (qCO_2) (см. рис. 6) показывает сбалансированность процессов минерализации–иммобилизации органического вещества в ТПО 30-летних отвалов, сравнимую с контролем на протяжении 6-летнего периода наблюдений. Снижение значений qCO_2 в ТПО моло-

дых отвалов свидетельствует о сукцессионных перестройках и стабилизации микробиологических процессов с увеличением возраста отвала. В 23-летних литостратах эрозионной сукцессионной серии повышение значений qCO_2 свидетельствует о несбалансированности процессов синтеза–разложения почвенного органического вещества и постоянной «пионерной» стадии развития микробоценозов литострат.

Изучалась возможность рекультивации ТПО в экспериментах с внесением бакпрепарата (БАК) и дополнительных источников органического вещества (опилки и навоз) на двух пятилетних отвалах с нанесением ПСП и без (Богородская, Шишкин, 2012). Сразу после внесения названных субстратов в 1.5–3 раза увеличилась численность гетеротрофной микрофлоры и возросли параметры функциональной активности, к середине вегетационного периода эффект от рекультивационных мероприятий на участке с ПСП несколько сгладился, но достиг максимума к концу сезона. Прослеживается тенденция максимального увеличения микробиологических параметров при внесении БАК в сочетании с дополнительными источниками органического вещества и навозом. Внесение БАК с дополнительными источниками органического вещества и отдельно органических веществ стимулировало рост посеянных травянистых растений, что отражается в увеличении запасов фитомассы. Общая численность гетеротрофной микрофлоры и количество аммонификаторов хорошо коррелируют с данными по запасам фитомассы травянистых растений.

С целью анализа функциональных связей компонентов техногенной экосистемы изучено влияние жизнедеятельности узкочерепной полевки на активность микробных сообществ ТПО 25-летних отвалов (Богородская и др., 2013). Жизнедеятельность узкочерепной полевки приводит к возрастанию численности микрофлоры азотного цикла и функциональных параметров микробоценозов подстилок и верхнего минерального слоя ТПО, что, предположительно, вызвано прижизненными выделениями млекопитающих. Показано, что в верхнем слое реплантоземов в колониях полевок отмечены увеличение содержания валового и минерального азота и минерализация азотсодержащей органики преимущественно до нитратных форм, тогда как участки, не занятые полеvkами, характеризовались преобладанием аммиачных форм (Трефилова и др., 2014). Следовательно, жизнедеятельность мелких млекопитающих

благоприятно влияет на почвообразовательный процесс на отвалах, ускоряя мобилизацию азота и микробиологическую минерализацию органического вещества.

Таким образом, сукцессионное развитие микробоценозов ТПО отвалов определяется свойствами почвогрунтов, уклоном поверхности и развитием растительности на отвалах. Рекультивация отвалов с нанесением ПСП ускоряет развитие и луговой растительности, и сукцессии микробоценозов. Использование бакпрепарата в сочетании с дополнительными источниками органического вещества можно рекомендовать для улучшения плодородия почвогрунтов на отвалах при посадке сельскохозяйственных растений. Отмечено благоприятное влияние зооценозов на почвообразовательный процесс на отвалах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эколого-функциональные параметры микробоценозов отражают состояние почвенно-растительного покрова и являются инструментом биоиндикации лесных экосистем, нарушенных рубками, пожарами и техногенным влиянием.

Для ранней диагностики состояния и определения критических пределов сбалансированного функционирования почв рекомендуется использование содержания почвенной микробной биомассы и ее активности (Ананьева, 2003; Winding et al., 2005; Bastida et al., 2008; Anderson, Domsch, 2010; Гавриленко и др., 2013). В ряде зарубежных стран углерод микробной биомассы имеет статус стандарта для определения качества почвы (DIN ISO 14240-1, 1997). На примере разных форм нарушения лесных экосистем нами показана необходимость обязательного динамического мониторинга функциональных параметров микробоценозов почв.

Интегральным показателем устойчивости и функциональной активности микробоценозов почв нарушенных экосистем является микробный метаболический коэффициент, по изменению величины которого относительно контроля можно судить о сбалансированности процессов синтеза–минерализации органического вещества. Регистрируемые изменения qCO_2 специфичны для разного рода стрессовых воздействий (природные, антропогенные), позволяют давать количественную оценку степени влияния разных факторов на микробоценоз почвы, но не всегда отражают реакцию микробоценоза на стресс во времени (не учитывают адаптивные возможности микробоценоза).

Для детального исследования состояния почв при антропогенном прессе необходимо изучение структуры и численности ЭКТГМ. При незначительных воздействиях внешних факторов на микробоценоз происходит количественная перегруппировка компонентов микробного комплекса почв, тогда как при сильном нарушении происходят структурно-таксономические перестройки, отражающие направленность элементарных почвенно-биологических процессов.

Динамические исследования развития микробоценозов на разновозрастных отвалах позволяют оценивать интенсивность и направленность почвообразовательных процессов с ювенильной стадии почвогрунтов. Выявлены сукцессионные перестройки в микробном комплексе ТПО молодых отвалов, связанные с физическими процессами усадки грунтов и стадиями развития растительности. Исследование микробоценозов почв во взаимодействии с другими компонентами нарушенных экосистем дает возможность оценить их функциональные связи и закономерности формирования и развития техногенных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
- Андроханов В. А., Куляпина Е. Д., Курачев В. М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.
- Аристовская Т. В. Микроорганизмы как трансформаторы и стабилизаторы биосферы // Почвоведение. 1988. № 7. С. 76–82.
- Богородская А. В. Влияние пожаров на микробные комплексы почв сосновых лесов Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16; 03.00.07. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2006. 22 с.
- Богородская А. В., Екимов Е. В., Шишикин А. С. Влияние жизнедеятельности узкочерепной полевки *Microrus gregalis* Pall. на активность микробных сообществ почвогрунтов отвалов Бородинского бурогоугольного разреза // Вестн. КрасГАУ. 2013. № 10. С. 51–55.
- Богородская А. В., Иванова Г. А., Тарасов П. А. Послепожарная трансформация микробных комплексов почв лиственничников Нижнего Приангарья // Почвоведение. 2011. № 1. С. 56–63.
- Богородская А. В., Краснощекова Е. Н., Трефилова О. В., Шишикин А. С. Сезонная динамика развития микробоценозов и комплексов беспозвоночных на отвалах вскрышных пород Бо-

- родинского буроугольного разреза (КАТЭК) // География и природ. ресурсы. 2010. № 4. С. 36–45.
- Богородская А. В., Пономарева Т. В., Шапченко О. А., Шишикин А. С. Оценка состояния микробных комплексов почв лесотундровой зоны в условиях аэротехногенного загрязнения // Почвоведение. 2012. № 5. С. 582–593.
- Богородская А. В., Шишикин А. С. Микробиологическая оценка состояния почв вырубок темных хвойных лесов на юге Енисейского края // Лесоведение. 2014. № 4. С. 67–75.
- Богородская А. В., Шишикин А. С. Экспериментальная микробиологическая рекультивация отвалов Бородинского угольного разреза // Вестн. КрасГАУ. 2012. № 5. С. 224–228.
- Буренина Т. А., Шишикин А. С., Онучин А. А. Снежный покров на вырубках разных лет в пихтово-кедровых лесах Енисейского края // Лесоведение. 2013. № 6. С. 26–36.
- Гавриленко Е. Г., Ананьева Н. Д., Макаров О. А. Оценка качества почв разных экосистем (на примере Серпуховского и Подольского районов Московской области) // Почвоведение. 2013. № 12. С. 1505–1515.
- Гродницкая И. Д. Эколого-микробиологическая индикация и биоремедиация почв естественных и нарушенных лесных экосистем Средней Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2013. 36 с.
- Евдокимова Г. А., Кислых Е. Е., Мозгова Н. П. Биологическая активность почв в условиях аэротехногенного загрязнения на Крайнем Севере. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 120 с.
- Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микроорганизмы тундровых и лесных подзолов Кольского Севера. Апатиты: Изд-во Карельск. науч. центра РАН, 2001. 184 с.
- Звягинцев Д. Г., Добровольская Т. Г., Полянская Л. М., Чернов И. Ю. Теоретические основы экологической оценки микробных ресурсов почв // Почвоведение. 1994. № 4. С. 65–73.
- Классификация и диагностика почв России / Авторы и составители: Л. С. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Клевенская И. Л. Микроборастительные ассоциации техногенных экосистем // Тез. докл. VIII Всесоюзн. съезда почвоведов. Новосибирск, 1989. С. 122–128.
- Клевенская И. Л., Трофимов С. С., Таранов С. А., Кандрашин Е. Р. Сукцессии и функционирование микробоценозов в молодых почвах техногенных экосистем Кузбасса // Микробоценозы почв при антропогенном воздействии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 3–21.
- Ковалева Н. М. Влияние низовых пожаров на почвенный покров в лиственничниках Нижнего Приангарья // Ботан. журн. 2014. № 11. С. 1269–1277.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Наплекова Н. М., Трофимов С. С., Кандрашин Е. Р., Фаткулин Ф. А., Баранник Л. П. Микробные ценозы техногенных экосистем Сибири // Техногенные экосистемы: организация и функционирование. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 38–69.
- Никитина З. И. Микробиологический мониторинг наземных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 219 с.
- Никитина З. И., Голодяев Г. П. Экология микроорганизмов и санация техногенных территорий. Владивосток: Дальнаука, 2003. 179 с.
- Паринкина О. М. Микрофлора тундровых почв: эколого-географические особенности и продуктивность. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 159 с.
- Помазкина Л. В., Котова Л. Г., Лубника Е. В., Зорина С. Ю., Лаврентьева А. С. Устойчивость агроэкосистем к загрязнению фторидами. Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН. 2004. 225 с.
- Сорокин Н. Д. Микробиологический мониторинг нарушенных наземных экосистем Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 6. С. 728–733.
- Таринов С. А., Кандрашин Е. Р., Фаткулин Ф. А., Шушуева М. Г., Родынюк И. С. Парцеллярная структура фитоценоза и неоднородность молодых почв техногенных ландшафтов // Почвообразование в техногенных ландшафтах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. С. 19–57.
- Трефилова О. В., Екимов Е. В., Шишикин А. С. Влияние узкочерепной полевки *Microrus gregalis* Pall. на свойства реплантоземов Канской лесостепи // Вестн. ТГУ. Биол. 2014. № 3. С. 115–129.
- Трефилова О. В., Ефимов Д. Ю. Изменение растительного покрова и почв при естественном зарастании вырубок пихтарников Енисейского края // Почвоведение. 2015. № 8. С. 910–920.
- Шишикин А. С. Классификация техногенных территорий // Лесн. таксация и лесоустройство. 2012. № 1(47). С. 142–148.
- Шишикин А. С., Абаимов А. П., Онучин А. А. Методология и принципы организации исследований природных экосистем в регионах с экстремальным техногенным воздействием // Сиб. экол. журн. 2014а. № 6. С. 863–871.
- Шишикин А. С., Екимов Е. В., Орешков Д. Н., Углова Е. С. Население мелких млекопитающих на вырубках темных хвойных лесов Енисейского края // Лесоведение. 2014б. № 6. С. 56–61.

- 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.
- Anderson T.-H., Domsch K. H. Soil microbial biomass: the eco-physiological approach // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. P. 2039–2043.
- Bastida F., Monero J. L. A., Hernandez T., Garcia C. Past, present and future of soil quality indices: a biological perspective // *Geoderma.* 2008. V. 147. P. 159–171.
- Conrad R. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OSC, N₂O and NO) // *Microbiol. Rev.* 1996. V. 60. P. 609–640.
- DIN ISO 14240-1. Soil quality – determination of soil microbial biomass. Pt 1: substrate-induced respiration method. Berlin-Wien-Zurich: Beuth, 1997.
- McRae D. J., Conard S. G., Ivanova G. A., Sukhinin A. I., Baker S. P., Samsonov Y. N., Blake T. W., Ivanov V. A., Churkina T. V., Hao W. M., Koutzenogij K. P., Kovaleva N. M. Variability of fire behavior, fire effects and emissions in scotch pine forests of Central Siberia // *Mitigation and Adaptive Strategy for Global Change.* 2006. V. 11 (1). P. 45–74.
- Pietikainen J., Fritze H. Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification // *Soil Biol. Biochem.* 1995. V. 27. P. 101–109.
- Winding A., Hund-Rinke K., Rutgers M. The use of microorganisms in ecological soil classification and assessment concept // *Ecotoxicology and Environ. Safety.* 2005. V. 62. P. 230–248.

MICROBIOLOGICAL ASSESSMENT OF TECHNOGENICALLY DISTURBED FOREST ECOSYSTEMS IN CENTRAL SIBERIA

A. V. Bogorodskaya

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: anbog@ksc.krasn.ru

The state of soil microbial complexes of forest ecosystems of Central Siberia, disturbed by cutting, fires, emissions of pollutants and mining was investigated. The most appropriate indicators for early diagnosis of the condition and sustainability assessment of soils were the contents of microbial biomass, the intensity of the basal respiration and microbial metabolic quotient. Recorded time quantitative and structural-taxonomic restructuring of ecological trophic groups of microorganisms exhibited orientation of the elementary soil-biological processes and allowed detail to assess the state of soils of disturbed forest ecosystems. Successions of soil microorganisms reflected stages of plant succession after cutting. Structural and functional changes in the microbial soil complexes marked by only one-two years after cutting of coniferous forests. For the grassy stage in deciduous young stands, there was an increase in soil microbial activity that accompanied the development of the sod process. Microbiological processes were balanced and comparable to the control at the stage of closed 30-year-old stands. Post-fire recovery of the microbial soil complexes was determined by fire severity and by the properties of soils and vegetation succession. Functional activity of microbial soil complexes were recovered in one or two years after a low-intensity fires, whereas after high-intensity fires – was not recovered in eight years. Indicative responses of soil microorganisms in the sustainable impact of aggressive pollutants tundra zone of the Norilsk industrial region were registered at the functional and at the structural level. In areas of moderate and weak disturbances of vegetation, there were quantitative changes, whereas strong disturbances and constant exposure to pollutants marked structural and taxonomic adjustment of microbial soil complexes, disturbed dynamic processes of synthesis-mineralization and reduced adaptive capacity saprophytic microorganisms as to the existence of low temperatures, and to the effects of pollutants. Successional development microorganisms of dumps of different ages defined as properties of soils, surface slope, and the development of vegetation. Reclamation of dumps with the application of topsoil accelerated the development of meadow vegetation and succession microbial complexes.

Keywords: *disturbed forest ecosystems, microbial soil complexes, ecological trophic groups of microorganisms, microbial biomass, basal respiration, microbial metabolic quotient, Krasnoyarsk Krai.*

How to cite: *Bogorodskaya A. V. Microbiological assessment of technogenically disturbed forest ecosystems in Central Siberia // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 2: 71–84 (in Russian with English abstract).*