АРИДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, 2022, том 28, № 1 (90), с. 107-114

ОТРАСЛЕВЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОСВОЕНИЯ ЗАСУШЛИВЫХ ЗЕМЕЛЬ

УДК 631.46

РЕАКЦИЯ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ КСЕРОФИТНЫХ ЛЕСОВ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА НА ПИРОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ

© 2022 г. В.В. Вилкова*, К.Ш. Казеев*, А.К. Шхапацев, С.И. Колесников***

**Южный федеральный университет, Академия биологии и биотехнологии*
Россия, 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, д. 194/1. E-mail: kamil_kazeev@mail.ru
***Майкопский государственный технологический университет*
Россия, 385000, Республика Адыгея, г. Майкоп, ул. Первомайская, д. 19

Поступила в редакцию 15.07.2021. После доработки 07.09.2021. Принята к публикации 01.10.2021

В последние годы увеличилось распространение природных пожаров в России и мире. Пожары оказывают катастрофическое воздействие на лесные экосистемы, а также значительное влияние на биоту и биологическую активность почв. В последние годы была проведена оценка ферментативной активности коричневых почв ксерофитных лесов черноморского побережья Кавказа после воздействия пожаров. Исследуемая территория расположена на Абраусском полуострове черноморского побережья России в государственном природном заповеднике «Утриш». Распространенные здесь ксерофитные леса и редколесья состоят из различных видов можжевельников, дубов, фисташки и других пород; почвенный покров представлен сочетанием коричневых почв разной степени мощности, каменистости, карбонатности и гумусированности. Исследованные постпирогенные участки различаются разным периодом восстановления (0-11 лет). Почвенные образцы были отобраны с трех разных глубин (0-3, 3-10 и 20-30 см) в трехкратной повторности. Показано значительное долговременное влияние пожаров на активность ферментов (каталаза, инвертаза, пероксидаза, уреаза) в коричневых субтропических почвах. Содержание органического углерода непосредственно после пожара в поверхностном горизонте возрастает вследствие накопления пирогенного углерода золы, пепла и сажи на поверхности почв. Через год после пожара содержание углерода в почвах уменьшается на 47%, а через 11 лет приближается к контрольным значениям. Активность каталазы, уреазы и фосфатазы коричневых постпирогенных почв сразу после пожара была уменьшена на 43-69% по сравнению с почвой контрольного участка. Активность пероксидазы, наоборот, была простимулирована пожаром. В дальнейшем степень инактивации ферментов и изменение содержания органического углерода в постпирогенных почвах зависело от времени постпирогенного восстановления экосистем и вида фермента. Выявлены особенности изменения активности ферментов при восстановлении постпирогенных коричневых почв. Полного восстановления ферментативной активности постпирогенных коричневых почв не произошло и через 11 лет после пожара. Установлено изменение корреляционных связей активности ферментов и содержанием в почве органического углерода в постпирогенных коричневых почвах разного возраста.

Ключевые слова: почвенные ферменты, пирогенное воздействие, пожары, биоиндикация.
DOI: 10.24412/1993-3916-2022-1-107-114

В последние десятилетия не только на территории России, но и во всем мире увеличивается частота пожаров в природных экосистемах, что наносит катастрофический экономический и экологический ущерб. Вследствие пирогенного воздействия изменяются биохимические свойства почвы и почвенные процессы, лежащие в основе функционирования экосистемы в целом. Подобные изменения являются большой угрозой для местной флоры и фауны. Основной причиной возгораний называют человеческий фактор. Несомненно, для борьбы с последствиями пирогенного воздействия необходим научный анализ последствий пожаров и влияния разных факторов пирогенного воздействия (огня, высоких температур, дыма), которые могут оказывать значительное влияние на различные компоненты экосистемы и, в частности на почву (Kazeev et al., 2020).

Регулярно повторяющиеся лесные пожары нарушают естественное равновесие наземных экосистем, влияют на изменение типа растительности, динамику растительных ассоциаций, а также на состояние почвенного покрова. Пожар не только нарушает химический состав почв, ухудшает водопроницаемость, влияет на pH, но и уничтожает часть микроорганизмов на определенное время (Сорокин и др., 1983; Магзанова, Хиялиева, 2013; Медведева и др., 2020; Whitman et al., 2019). Уменьшение доли травяной растительности в напочвенном покрове, господство мхов, лишайников и кустарничков характерно для лесных территорий, многократно подвергавшихся пирогенному воздействию (Кулешова и др., 1996).

Пирогенное воздействие имеет комплексный характер, и снижение значений биологических параметров зависит от нескольких факторов: температуры, продолжительности, интенсивности воздействия, дыма и золы продуктов горения, влажности почв (Kazeev et al., 2019, 2020). Выявлена высокая степень зависимости ферментативной активности от длительности воздействия огня. Биологические процессы на гарях при низкой интенсивности пожаров увеличиваются, а при высокой интенсивности снижаются (Вальков и др., 1996). Также степень снижения показателей зависит от вида и характеристик пожара, наличия растительных органических остатков на поверхности почвы.

Постпирогенные экосистемы и почвы изучены недостаточно, особенно на территории юга России. К тому же большинство почв Предкавказья и Причерноморья не имеют нетронутых эталонов сравнения, что сильно затрудняет проведение исследований почвенного покрова и его мониторинга. Особенно это касается воздействия пожаров на свойства и биологическую активность почв ксерофитных лесов Крыма и Кавказа.

Целью работы является исследование реакции ферментативной активности почв ксерофитных лесов черноморского побережья Кавказа на пирогенное воздействие. Для выполнения исследований были проведены полевые исследования постпирогенных почв заповедника «Утриш» и определена активность почвенных ферментов (каталаза, инвертаза, пероксидаза, уреаза).

Объекты и методы исследования

В западной части Северо-Черноморской провинции Большого Кавказа находится территория государственного природного заповедника «Утриш». Заповедник представляет собой естественный природный резерват. На российском черноморском побережье это один из последних участков естественных сухих средиземноморских субтропиков. Экосистемы Абраусского полуострова уникальны и являются ценными объектами охраны. Растительный покров Утришско-Туапсинского варианта характеризуется высокой видовой насыщенностью растительных сообществ, достигающей максимальных значений в приморском поясе фисташково-можжевеловых и пушистодубовых лесов и редколесий. С ним связан оптимум произрастания видов со средиземноморским распространением. К таким видам относятся доминанты лесных и редколесных сообществ: фисташка туполистная (*Pistacia mutica*[1]), можжевельник высокий (*Juniperus excelsa*), сосна крымская (*Pinus pallasiana*), сосна пицундская (*Pinus pityusa*), иглица колючая (*Ruscus aculeatus*) и др. Характерен высокий уровень эндемизма (Огуреева и др., 2020).

Ранее проведенные исследования показали, что не только на территории полуострова Абрау, но и на территории заповедника «Утриш» распространены коричневые почвы (Казеев и др., 2015). Коричневые почвы отличаются от других типов почв по следующим признакам: коричневый цвет профиля, интенсивное текстурное оглинивание средней части профиля почвы, элювиально-иллювиальный тип декарбонизации, близкая к нейтральной реакция среды, богатство почвы элементами минерального питания. При этом большинство почв заповедника относят к неполноразвитым родам коричневых почв по причине их формирования на плотных породах разного состава. В связи с этим коричневые почвы отличаются высокой степенью скелетности, то есть содержат значительное количество обломков плотных пород в своем профиле (Опанасенко, Евтушенко, 2019).

В 2019-2020 гг. были проведены исследования постпирогенных экосистем на территории заповедника «Утриш» на трех участках (рис. 1), отличающихся временем восстановления с момента пожаров (табл.).

[1] Латинские названия растений приводятся по работе С.К. Черепанова (1995).

На участке № 1 в сентябре 2020 г. были проведены полевые исследования сразу (через 20 суток) после пирогенного воздействия на нескольких площадках в районе приморской части Базовой щели. Здесь для изучения влияния сильного верхового пожара на биологическую активность почв были заложены 21 почвенный разрез и прикопки на 6 площадках с разной степенью повреждения пожаром. Образцы почв отбирали в трехкратной повторности с глубины 0-3, 3-10 и 20-30 см. Уровень воздействия пожара на площадках была определена визуально согласно полевому руководству (Parson et al., 2010). Растительность исследуемой территории представлена сосной пицундской и можжевельником высоким, под пологом которых растет иглица понтийская. На поверхности почвы площадок с сильной степенью повреждения обнаружен слой золы 3-4 мм. Согласно традиционной «Классификации и диагностике почв СССР» (1977), почвы диагностированы как коричневые выщелоченные на элювии окарбоначенного песчаника.

В 2019 году были проведены полевые исследования в окрестностях устья Широкой щели на мониторинговом участке № 2, который пострадал в результате пожара 2018 года. Площадки с разной степенью пирогенного воздействия находятся на территории смешанного леса, где произрастает сосна пицундская, граб, дуб, фисташка, а также иглица и держидерево. Здесь были заложены 11 почвенных разрезов и прикопок. Почвы диагностированы как коричневые карбонатные каменистые неполноразвитые на элювии песчаников.

Таблица. Описание исследуемых участков.

Номер участка	Местоположение	Рельеф	Крутизна и экспозиция склонов	Высота н.у.м. БС, м	Время после пожара, лет
1	Базовая щель	приморская терраса	20º ЮВ	77	0
2	Широкая щель	приморская терраса	20-25º З	17-32	1
3	Водопадная щель	верхняя часть склона от хребта Навагир	20-25º ЮВ	105-117	11

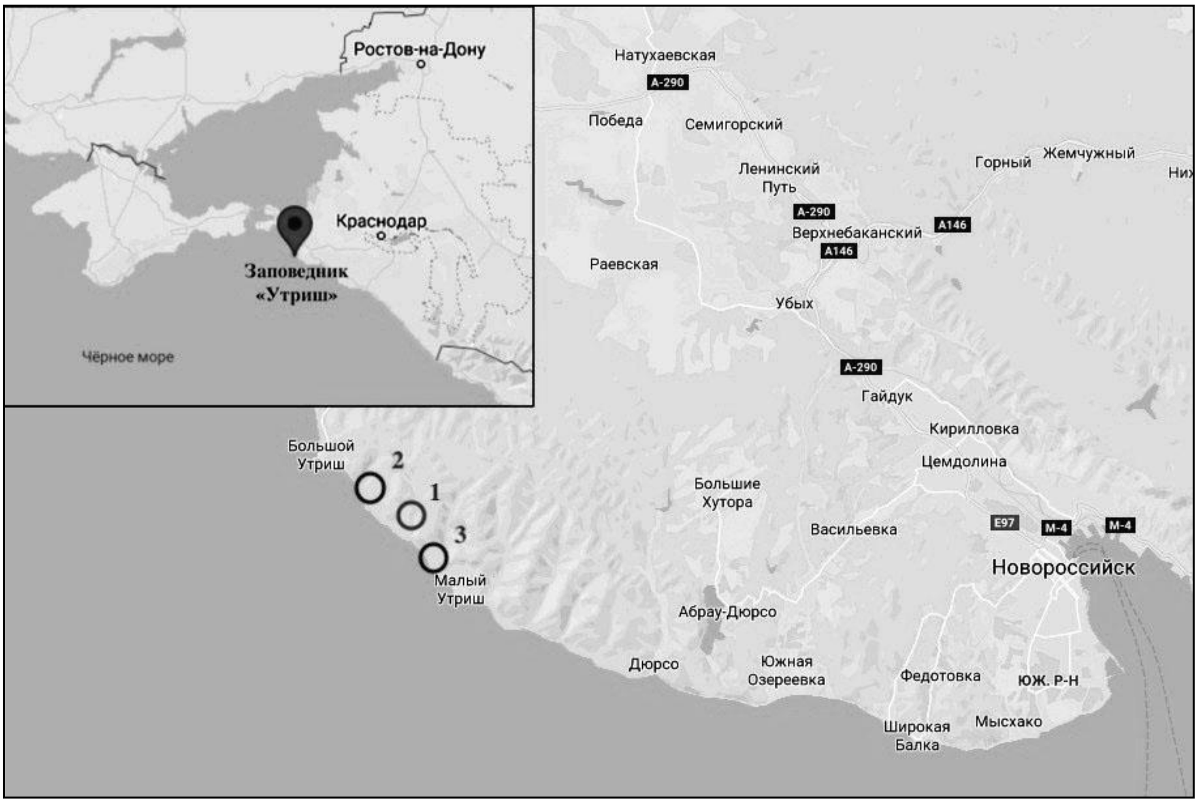

Рис. 1. Местоположение исследуемых участков.

На участке № 3 расположены мониторинговые площадки для исследований последствий пожара 2009 года в районе Водопадной щели. Спустя 11 лет после пожара на пожарище выросла густая разнотравно-злаковая растительность, местами древесно-кустарниковый подрост высотой до 3 м дуба, граба, самшита и других кустарников. Для исследования данной территории были заложены 12 почвенных разрезов и прикопок. Почва – коричневая каменистая на элювии песчаников. Контрольным участком послужила фоновая территория можжевелового редколесья.

В лабораториях кафедры экологии и природопользования Южного федерального университета были выполнены аналитические исследования с использованием распространенных в биологии и почвоведении методов (Казеев и др., 2016). Определение активности каталазы почв произведено волюметрическим методом А.Ш. Галстяна (1978) и основано на учете количества, переработанного в процессе реакции субстрата. Активность пероксидазы была установлена по методу Л.А. Карягиной и Н.А. Михайловой (1986). В качестве акцепторов кислорода использовали гидрохинон. Активность уреазы определяли с помощью реактива Несслера по количеству образующегося при гидролизе мочевины аммиака по методике А.Ш. Галстяна. Активность инвертазы определяли модифицированным колориметрическим методом с реактивом Феллинга. Активность почвенных ферментов изучали при естественной pH почвы, как предложено для целей биодиагностики (Галстян, 1978; German et al., 2011). Содержание органического углерода определяли методом И.В. Тюрина в модификации Б.А. Никитина по окисляемости хромовой смесью со спектрофотометрическим окончанием. Статистическая обработка данных выполнена с применением дисперсионного анализа для оценки достоверности различий и корреляционного анализа для изучения тесноты и формы связи между показателями эколого-биологического состояния почв.

Результаты и обсуждение

Как показали проведенные исследования коричневые почвы фоновых участков лесов и можжевеловых редколесий исследуемой территории обладают высокой биологической активностью. Ферментативная активность этих почв высока и близка к значениям черноземных почв равнин юга России и предгорий Кавказа (Gorobtsova et al., 2017; Kazeev et al., 2020). Активность каталазы в поверхностных горизонтах почв фоновых участков заповедника «Утриш» по шкалам Д.Г. Звягинцева (1978) отнесена к очень высокому уровню обогащенности. O_2 на участке № 1 – 16.1±0.9 мл/г·мин, на участке № 3 – 15.1±0.2 мл/г·мин, только на участке № 2 с маломощными коричневыми почвами обогащенность каталазой средняя – O_2 – 8.8±2.4 мл/г·мин. Активность уреазы также на очень высоком уровне со значительным варьированием NH_3 на разных участках, от 317.7±7.7 мг/10 г·24 час до 114.2±7.9 мг/10 г·24 час на участке № 3. Активность инвертазы в почвах контрольных участков средняя:глюкозы – 2.1-6.8 мг/24 час. Активность пероксидазы варьирует в почвах фоновых участков в меньших пределах: бензохинона – 29.8-31.5 мг/г·30 мин. Содержание органического углерода в почвах контрольных участков очень высокое на участках № 1 и № 3 – 11.6±1.0% и 10.1±0.7% соответственно. Участок № 2, расположенный на окраине приморской террасы, характеризуется средними значениями содержания углерода, со значительным диапазоном величин в почвах – 6.7±3.6%, что объясняется разницей в уклонах местности и неоднородностями произрастающей растительности.

Во всех постпирогенных почвах заповедника «Утриш» отмечено отклонение в значениях активности исследуемых ферментов в сравнении с контрольными образцами почв. Наибольшее ингибирование таких ферментов, как каталаза, инвертаза и уреаза отмечено непосредственно после сильного пожара на участке № 1 (рис. 2). Активность инвертазы здесь снижена на 69%, уреазы также на 69% и каталазы на 43% по сравнению с контрольными образцами. В целом уровень подавления ферментативной активности зависел от степени повреждения огнем исследуемой территории. Сильное пирогенное воздействие приводит к существенным изменениям растительности, микробного сообщества и биологической активности (Whitman et al., 2019). Снижение ферментативной активности напрямую связано с пирогенным воздействием: увеличением температуры на поверхности почвы, при котором белковые структуры ферментов разрушаются.

Участок № 2 в окрестностях пос. Малый Утриш пострадал от пожара за год до проведения исследований. На исследуемом участке установлено ингибирующее воздействие пожара на ферменты класса оксидоредуктаз и стимулирующее воздействие на активность ферментов класса гидролаз.

Активность инвертазы и уреазы выше на 36-37% по сравнению с контрольным участком (рис. 2).

Это свидетельствует о происходящей активной трансформации подвижных форм углерода и азота, в циклах превращений которых участвуют эти ферменты. В то время как активность ферментов оксидаз – пероксидазы и каталазы относительно контрольного участка снижена на 13% и 44% соответственно.

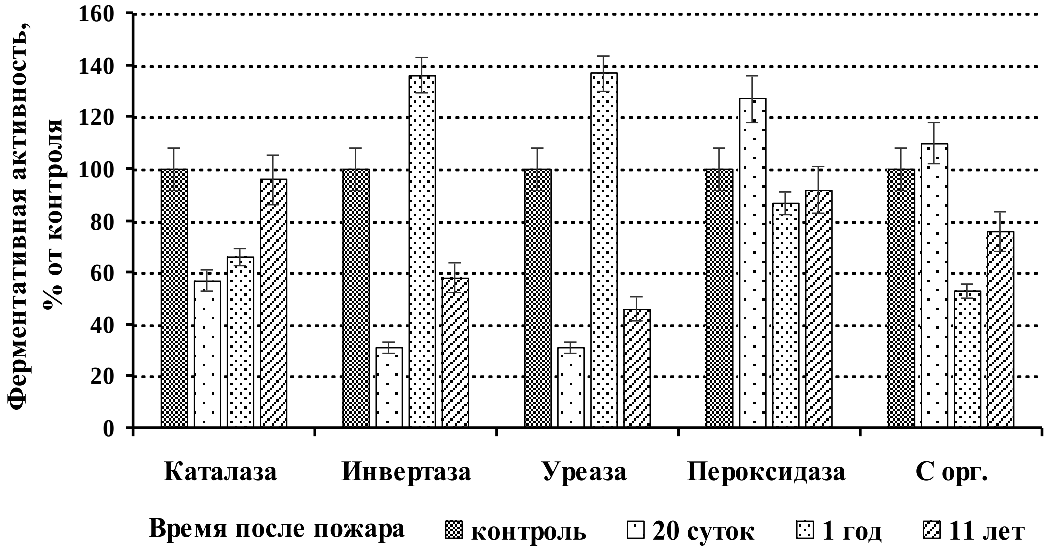

Рис. 2. Динамика активности каталазы, инвертазы, уреазы и пероксидазы постпирогенных почв в процентах от контроля.

Исследование активности пероксидазы постпирогенных почв участка № 1 показали, что активность данного фермента выше относительно контрольных значений на 27%. Повышение активности пероксидазы произошло вследствие участия соединений углерода из золы в качестве дополнительного субстрата, в ближайшие годы ожидается проявление ингибирующего эффекта (Ефремова, Овчинникова, 2007).

Ферментативная активность почв участка № 3, где на момент исследований пожар произошел 11 лет назад, полностью противоположна значениям для участков с недавними пожарами. Здесь наблюдали существенное ингибирование активности инвертазы и уреазы, значения которых были снижены относительно контроля на 42% и 54% соответственно. Активность пероксидазы и каталазы снижена незначительно по сравнению с контролем, что обусловлено повышением биологической активности почв в результате восстановительной сукцессии. Следовательно, в постпирогенных почвах ферменты из класса оксидоредуктаз восстановились быстрее, чем ферменты из класса гидролаз.

По сравнению с контрольными почвами содержание общего органического углерода на участке № 1 сразу после пожара выше на 10%, а для двух других участков пожарищ содержание общего органического углерода снижено на 47% через год после пожара и на 24% через 11 лет (рис. 3).

Приближение содержания органического углерода к контрольным значениям через 11 лет после пожара связано с трендом повышения биологической активности почв при усилении дернового процесса почвообразования, активное участие в котором принимает травянистая растительность начальных этапов восстановительной сукцессии. А увеличение содержания органического углерода непосредственно после пожара напрямую зависит от большого количества пирогенного углерода, образующегося в результате пожаров (Liu et al., 2014). Исследования на участке № 1 через 20 суток после пожара 2020 года обнаружили много золы и пепла от сгоревшей растительности, которые покрывали поверхность почвы сплошным слоем. При этом пирогенный углерод было практически невозможно полностью удалить из почвенных образцов поверхностных горизонтов. Ранее некоторые исследователи отмечали повышение гумусности и улучшение некоторых свойств почв после пожаров низкой интенсивности (Федоров, Тарасов, 2013; Kumar et al., 2013; Kazeev et al., 2019). Однако восстановление содержания гумуса и биологической активности почв может быть затруднено при повторных пожарах, которые еще больше дестабилизируют экологическое состояние постпирогенных почв (Nichols et al., 2021).

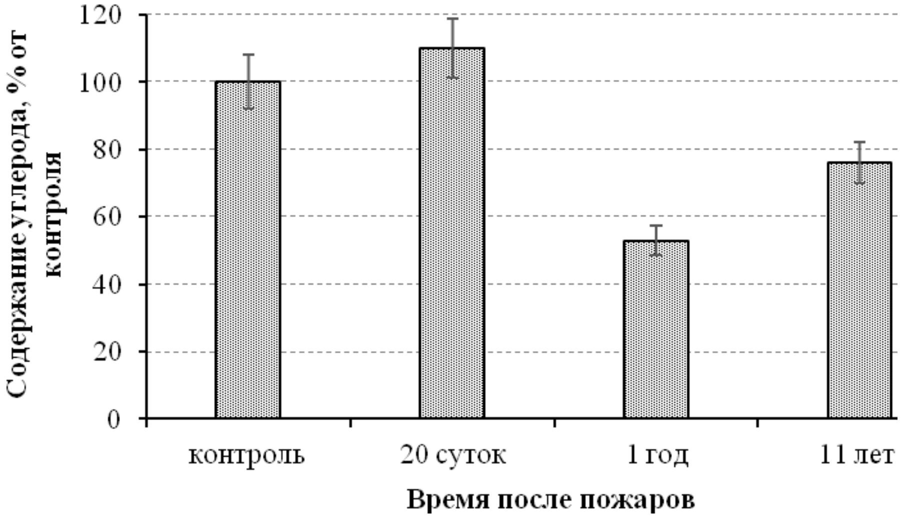

Рис. 3. Содержание органического углерода в постпирогенных почвах, в процентах от содержания в почве контрольного участка леса.

Полученные в ходе этого исследования результаты оценки активности ферментов почв с разным периодом постпирогенного восстановления сравнивали с литературными данными, полученными разными исследователями для коричневых, каштановых и черноземных почв (Kazeev et al., 2019, 2020; Семененко и др., 2020). Сравнение результатов подтвердило чувствительность каталазы к воздействию высоких температур. Максимальное ингибирование активности этого фермента отмечено сразу после пожара, однако ее активность восстанавливается относительно быстро. Положительный тренд повышения активности каталазы отмечен уже спустя 30 суток после пирогенного воздействия малой интенсивности на чернозем (Kazeev et al., 2020). Для каштановых и черноземных почв было отмечено приближение значений активности каталазы к контрольным значениям уже на 2 год после пожара (Семененко и др., 2020). Восстановление активности инвертазы в коричневых и каштановых почвах неодинаково, так даже спустя 11 лет активность данного фермента в коричневых почвах существенно отличается от контрольных, в то время как в каштановых почвах уже спустя 2 года значения близки к контрольным. Через год после воздействия пожаров активность инвертазы каштановых почвы снизилась на 16.4%, а в коричневых почвах, наоборот, повысилась на 36%.

Подобное отличие наблюдается в динамике активности уреазы. В каштановых почвах отмечено приближение значений активности фермента к контрольному варианту уже на 2 год, что не характерно для коричневых почв. В каштановых почвах через год после возгорания отмечается снижение активности на 4.8% в слое почвы 0-10 см, в коричневых почвах спустя год после пожара активность фермента выше относительно контрольных значений на 37%.

Так как биологическая активность обычно определяется содержанием гумуса в почве (Казеев и др., 2016), в настоящем исследовании был проведен корреляционный анализ для определения зависимости ферментативной активности от содержания органического углерода. В результате отмечено отсутствие зависимости между активностью ферментов и содержанием органического углерода на участке № 1 непосредственно после пожара ($r = -0.4 - -0.2$). Высокая положительная корреляционная связь отмечается на участке № 2 между активностью ферментов класса оксидоредуктаз (каталаза, пероксидаза) и содержанием органического углерода ($r = 0.77$-0.81). Для активности ферментов класса гидролаз (инвертаза, уреаза) эта связь отрицательна ($r = -0.64 - -0.97$). На третьем участке спустя 11 лет после пожара обнаружена положительная связь между активностью гидролаз (инвертазы, уреазы) и содержанием органического углерода ($r = 0.86$-0.84) и отсутствие связи с активностью оксидаз (каталазы, пероксидазы) (r = 0.45-0.14). Особенности поведения активности ферментов разных классов определяется их разной устойчивостью к пирогенному фактору (Казеев и др., 2020). На возможное отсутствие тесной связи разных ферментов с содержанием органического углерода указывали и другие исследователи (Trasar-Cepeda et al., 2018). В исследуемых почвах оценка корреляционных связей осложнена присутствием в почвах пирогенного углерода.

Заключение

В ходе исследования была изучена реакция ферментативной активности постпирогенных почв ксерофитных лесов черноморского побережья Кавказа с разным периодом восстановления. На территории заповедника «Утриш» максимальные различия в активности ферментов отмечены в постпирогенных коричневых почвах непосредственно после сильного верхового пожара. В целом активность каталазы и пероксидазы в постпирогенных почвах снижена, а поведение активности инвертазы и уреазы отличается в почвах с разным сроком после пожара. Участки с пожаром однолетней и одиннадцатилетней давности восстанавливаются естественным образом в ходе восстановительных постпирогенных сукцессий. Но биологические параметры постпирогенных коричневых почв отличаются от контрольных значений даже спустя 11 лет. Также выявлены некоторые отличия в реакции почвенных ферментов на воздействие высоких температур для разных типов почв (коричневые и каштановые). Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что процессы самовосстановления коричневых и каштановых почв после пожаров имеют разную скорость.

Финансирование. Исследование выполнено при государственной поддержке ведущей научной школы Российской Федерации «Агроэкологическое состояние почв при различных антропогенных воздействиях» (НШ-2511.2020.11).

Благодарности. Авторы выражают благодарность замдиректора по научной работе ГПЗ «Утриш» О.Н. Быхаловой за обеспечение проведения исследований на территории заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вальков В.Ф., Казадаев А.А., Кременица А.М., Супрун В.А., Суханова В.М., Тащиев С.С. 1996. Влияние сжигания стерни на биоту чернозема // Почвоведение. № 12. С. 1517-1522.

Галстян А.Ш. 1978. Унификация методов исследования активности ферментов почв // Почвоведение. № 2. С. 107-114.

Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М. 2007. Оценка методами многомерной статистики состояния органического вещества осушенных торфяных почв в связи с условиями среды // Почвоведение. № 12. С. 1452–1462.

Звягинцев Д.Г. 1978. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых ее показателей // Почвоведение. № 6. С. 48-54.

Казеев К.Ш., Колесников С.И., Акименко Ю.В., Даденко Е.В. 2016. Методы биодиагностики наземных экосистем. Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета. 356 с.

Казеев К.Ш., Черникова М.П., Колесников С.И., Быхалова О.Н. 2015. Почвенный покров заповедника «Утриш». Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета. 104 с.

Карягина Л.А., Михайлова Н.А. 1986. Определение активности полифенолоксидазы и пероксидазы // Вестник АН БССР. Серия сельскогаспад. наук. № 2. С. 40-41.

Классификация и диагностика почв СССР. 1977. М.: Колос. 225 с.

Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А., Евстигнеев О.И., Козенко А.Б., Русанова О.М. 1996. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 100. № 4. С. 3-15.

Магзанова Д.К., Хиялиева Р.Г. 2013. Исследование влияния полевых пожаров на состояние микробиоценозов почв // Успехи современного естествознания. № 4. С. 160-161.

Медведева М.В., Бахмет О.Н., Ананьев В.А., Мошников С.А., Мамай А.В., Мошкина Е.В., Тимофеева В.В. 2020. Изменение биологической активности почв в хвойных насаждениях после пожара в средней тайге Карелии // Лесоведение. № 6. С. 560-574.

Огуреева Г.Н., Бочарников М.В., Суслова Е.Г. 2020. Структура ботанического разнообразия Утришско-Туапсинского варианта Крымско-Новороссийского оробиома // Аридные экосистемы. Т. 26. № 4 . С. 10-17. [*Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V., Suslova E.G.* 2020. Structure of the Botanical Diversity of the Utrish-Tuapse Variant of the Crimean-Novorossiysk Orobiom // Arid Ecosystems. Vol. 10. No. 4. P. 261-268.]

Опанасенко Н.Е., Евтушенко А.П. 2019. О классификации скелетных агрокоричневых почв низких таксонов и интегральных показателях их плодородия // Бюллетень государственного Никитского ботанического сада. № 130. С. 42-51.

Семененко С.Я., Морозова Н.В., Марченко С.С. 2020. Исследования влияния пирогенного воздействия на ферментативную активность каштановых и черноземных почв // Аридные экосистемы. Т. 26. № 4. С. 144-149. [*S.Ya. Semenenko, N.V. Morozova, S.S. Marchenko.* 2020. Studies of the Effects of Pyrogenic Exposure on the Enzymatic Activity of Chestnut and Chernozem Soils // Arid Ecosystems. Vol. 10. No. 4. P. 384-389.]

Сорокин Н.Д. 1983. Влияние лесных пожаров на биологическую активность почв // Лесоведение. № 4. С. 24-28.

Федоров П.В., Тарасов П.А. 2013. О пирогенном влиянии на физико-химические характеристики почвы // Молодые ученые в решении актуальных проблем науки. Красноярск. Т. 1. С. 3-5.

*Черепанов С.К. 1*995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Спб.: Мир и семья. 992 с.

German D.P., Weintraub M.N., Grandy A.S., Lauber C.L., Rinkes Z.L., Allison S.D. 2011. Optimization of Hydrolytic and Oxidative Enzyme Methods for Ecosystem Studies // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 43. P. 1387-1397.

Gorobtsova O.N., Uligova T.S., Tembotov R.K., Khakunova E.M. 2017. Assessment of Biological Activity in Agrogenic and Natural Chernozems of Kabardino-Balkaria // Eurasian Soil Science. Vol. 50. No. 5. P. 589-596.

Kazeev K.Sh., Odabashian M.Yu., Trushkov A.V., Kolesnikov S.I. 2020. Assessment of the Influence of Pyrogenic Factors on the Biological Properties of Chernozems // Eurasian Soil Science. Vol. 53. No. 11. P. 1610-1619.

Kazeev K.Sh., Poltoratskaya T.A., Yakimova A.S., Odobashyan M.Yu., Shkhapatsev A.K., Kolesnikov S.I. 2019. Post-fire Changes in the Biological Properties of the Brown Soils in the Utrish State Nature Reserve (Russia) // Nature Conservation Research. Vol. 4. Suppl. 1. P. 93-104.

Kumar M., Sheikh M.A., Bhat J.A., Bussmann R.W. 2013. Effect of fire on soil nutrients and understorey vegetation in Chir pine forest in Garhwal Himalaya, India // Acta Ecologica Sinica. Vol. 33(1): P. 59-63.

Liu Y., Goodrick S., Heilman W. 2014. Wildland Fire Emissions, Carbon, and Climate: Wildfire-Climate Interactions // Forest Ecology and Management. Vol. 317. P. 80-96.

Nichols L., Shinneman D.J., McIlroy S.K., Graaff M.A. 2021. Fire Frequency Impacts Soil Properties and Processes in Sagebrush Steppe Ecosystems of the Columbia Basin // Applied Soil Ecology. Vol. 165. P. 103967.

Parson A., Robichaud P.R., Lewis S.A., Napper C., Clark J.T. 2010. Field Guide for Mapping Post-Fire Soil Burn Severity. General Technical Reports. RMRS-GTR-243. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 49 p.

Trasar-Cepeda C., Leiro M.C., Gil-Sotres F. 2008. Hydrolytic Enzyme Activities in Agricultural and Forest Soils. Some Implications for Their Use as Indicators of Soil Quality // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 40. P. 2146-2155.

Whitman T., Whitman E., Woolet J., Flannigan M.D., Thompson D.K., Parisien M.A. 2019. Soil Bacterial and Fungal Response to Wildfires in the Canadian Boreal Forest across a Burn Severity Gradient // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 138. P. 107571.