

Биохимическая активность подзолистых почв на вырубках среднетаёжных еловых лесов

© 2023. Е. М. Перминова, м. н. с., Н. Н. Бондаренко, инженер-химик,
Т. Н. Щемелинина, к. б. н., с. н. с., Е. М. Лаптева, к. б. н., зав. отделом,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: perminova@ib.komics.ru

Выявлены особенности сезонного изменения активности почвенных ферментов (каталазы, дегидрогеназы, инвертазы) в органогенных и верхних минеральных горизонтах почв коренного ельника чернично-зеленомошного и его разновозрастных листовенно-хвойных производных. Установлено, что ферменты класса оксидоредуктаз (каталаза, дегидрогеназа) имеют тенденцию к увеличению активности к концу вегетационного периода. В проявлении инвертазной активности сезонная динамика выражена слабо. Применение широкого спектра методов статистического анализа показало, что, несмотря на отсутствие существенной разницы в параметрах активности отдельных ферментов, экологические условия формирования почвы на ранних этапах послерубочной сукцессии (участок ПП2) отличаются от участков коренного ельника (ПП4) и спелого березняка разнотравного (ПП3). Расчёт интегральных показателей (ИПБС и *GMea*) выявил возрастание биохимических параметров в верхней части органогенных горизонтов почв вырубок и их снижение – в минеральной части почвы по сравнению с почвой коренного ельника. Анализ полученных данных методом главных компонент показал, что физико-химические и биохимические свойства подзолистых почв в биоклиматических условиях средней тайги, в первую очередь, определяются спецификой (строением, составом и свойствами) подгоризонтов лесной подстилки, а также стадией послерубочной сукцессии (или возрастом фитоценоза).

Ключевые слова: таёжные леса, вырубки, подзолистые почвы, почвенные ферменты, интегральный показатель, среднее геометрическое ферментативной активности (*GMea*).

Biochemical activity of podzolic soils at the cuttings in middle taiga spruce forest

© 2023. E. M. Perminova ORCID: 0000-0002-8650-2524, N. N. Bondarenko ORCID: 0000-0001-5609-3283
T. N. Shchemelinina ORCID: 0000-0002-4052-6424, E. M. Lapteva ORCID: 0000-0002-9396-7979
Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: perminova@ib.komics.ru

The features of seasonal changes in the activity of soil enzymes (catalase, dehydrogenase, invertase) in the organogenic and upper mineral soil horizons of the bilberry spruce forest and its uneven-aged deciduous-coniferous derivatives were revealed. It has been established that enzymes of the oxidoreductase class (catalase, dehydrogenase) tend to increase in activity by the end of the growing season. No seasonal dynamics was revealed in the manifestation of invertase activity. The use of a wide range of statistical analysis methods showed that, despite the absence of a significant difference in the parameters of the activity of individual enzymes, the environmental conditions of soil formation at the early stages of post-cutting succession (S2) differ from the areas of bilberry spruce forest (S1) and ripe birch forb forest (S3). The calculation of the integral indicators (IIBS and *GMea*) revealed an increase in biochemical parameters in the upper part of the organic horizons of the felled soils and their decrease in the mineral part of the soil compared to the soil of the indigenous spruce forest. The analysis of the obtained data using the principal component method showed that the physicochemical and biochemical properties of podzolic soils under the bioclimatic conditions of the middle taiga are primarily determined by the specificity (structure, composition, and properties) of the subhorizons of the forest litter, as well as the stage of post-cutting succession (or the age of the phytocenosis).

Keywords: middle taiga, cuttings, podzolic soils, soil enzymes, integral indicator, geometric mean of enzymatic activity (*GMea*).

Оценка состояния почвы как биокосной системы, определяющей устойчивое функционирование биогеоценоза, сопряжена с трудностями в плане выбора наиболее информативных показателей. К таким показателям относят параметры активности в почвах различных ферментов [1, 2]. Ферменты играют важную роль в процессах почвообразования, они не только участвуют в биохимических процессах, но и осуществляют взаимосвязь между всеми компонентами экосистемы [3, 4]. Комплексный анализ ферментативной активности (ФА) почв, характеризующейся, с одной стороны, высокой чувствительностью к внешним воздействиям, с другой – простотой определения и низкой погрешностью методов, даёт представление об экологическом состоянии такой сложной природной системы, как почва [2, 5].

В диагностических целях ФА почв активно используют при изучении влияния различных видов антропогенного воздействия на почвы. В настоящее время рассмотрены особенности ответной реакции ферментного пула почв на их загрязнение нефтью и нефтепродуктами [6, 7], тяжёлыми металлами (ТМ) и фтором [8, 9], на различные способы лесопользования [10, 11]. Отмечено снижение активности таких ферментов, как каталаза, инвертаза, дегидрогеназа, фосфатаза, липаза при загрязнении почв нефтепродуктами, ТМ и фтором. Однако данные, полученные при оценке влияния рубок леса на ФА почв, носят весьма противоречивый характер.

Известно, что интенсивность проявления активности ферментов в почвах тесно связана с особенностями функционирования растений

и их корневых систем, качеством растительного опада, влажностью и температурой почв, их окислительно-восстановительным режимом. Эти параметры имеют чётко выраженную сезонную динамику, что требует при оценке ФА почв учёта динамических аспектов изменения измеряемых показателей [12, 13].

Цель данной работы – оценка ферментативной активности почв и её сезонной динамики в ходе самовосстановительной сукцессии растительного покрова после проведения сплошнолесосечных рубок на территории средней тайги Республики Коми.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили на базе почвенного стационара ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (Республика Коми, Усть-Куломский р-н, средняя тайга). На стационаре проводятся долговременные исследования по изучению влияния промышленной заготовки древесины на автоморфные подзолистые почвы. Подробное описание геолого-геоморфологических и климатических условий, растительности, структуры почвенного покрова изучаемого района дано в работах [14, 15]. Краткое описание объектов исследования – коренного ельника черничного (ПП1), молодого лиственно-хвойного сообщества (ПП2) и спелого березняка разнотравного (ПП3) – приведено в таблице 1.

Исследования проводили в летне-осенний период через 8 лет после проведения рубки на участке ПП2 и через 40 лет – на участке ПП3. На каждом участке выполнен отбор образцов

Таблица 1 / Table 1

Краткая характеристика объектов исследования
Brief description of the objects of study

Показатель Indicator	Объект исследования / Object of study		
	ПП1 / S1	ПП2 / S2	ПП3 / S3
Растительность Vegetation	ельник черничный	лиственно-хвойный молодняк I класса возраста	спелый березняк разнотравный
Время проведения рубки Cutting time	не проводилась	зимний период 2001–2002 гг.	зимний период 1969–1970 гг.
Состав древостоя Stand composition	6Е4Пх+Б	5Б4Е1Пх	7Б2Е1Пх
Возраст древостоя, лет Stand age	60–230	7	36
Тип, подтип почвы Soil type	подзолистая с микропрофилем подзола глубокоглееватая	подзолистая с микропрофилем подзола поверхностно-глееватая	подзолистая глубокоглееватая
Строение профиля Soil profile	O-EL[e-hf]-ELf-BEL- BT-BCg-Cg	O-EL[e,hi-hf,g]-ELf- BEL-BT-BC(g)	O-EL(n,g)-ELf-BEL- BT-BCg-Cg

органогенных (с разделением на подгоризонты O_1, O_2, O_3) и минеральных (подзолистых) горизонтов в 8–10 кратной повторности. Из них готовили смешанные образцы для физико-химических и биохимических исследований.

Полевую влажность почв определяли весовым методом, рН водной ($pH_{\text{водн.}}$) и солевой ($pH_{\text{сол.}}$) вытяжек – в соответствии с ГОСТ 26423-85. Содержание в образцах почв общего углерода ($C_{\text{общ.}}$) и азота ($N_{\text{общ.}}$) измеряли на элементном анализаторе EA-1110 (Carlo Erba), углерода ($C_{\text{вов.}}$) и азота ($N_{\text{вов.}}$) водорастворимых соединений – на анализаторе ТОС-VCPN (Япония, Shimadzu) в ЦКП «Хроматография» ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Активность ферментов каталазы (КА), дегидрогеназы (ДГА) и инвертазы (ИА) исследовали в соответствии с методическими руководствами [1, 16].

Совокупность полученных показателей оценивали на основе расчёта интегрального показателя биологического состояния почвы (ИПБС) [1, 2], относительного показателя активности отдельно взятого фермента – *Cat* [7] и среднего геометрического значения – *GMea* [2, 4, 7, 17, 18] в соответствии с формулами 1, 2 и 3:

$$\text{ИПБС} = \frac{B_{\text{ср.}}}{B_{\text{ср.к}}} \cdot 100\%, \quad (1)$$

где $B_{\text{ср.}}$ – средний оценочный балл изученных показателей; $B_{\text{ср.к}}$ – средний оценочный балл всех показателей для почвы контрольного участка.

$$\text{Cat} = \frac{\text{Cat}_{\text{ф}}}{\text{Cat}_{\text{к}}} \cdot 100, \quad (2)$$

где *Cat* – относительный оценочный балл показателя, %; $\text{Cat}_{\text{ф}}$ – фактическое значение показателя; $\text{Cat}_{\text{к}}$ – значение показателя для почвы коренного ельника черничного.

$$\text{GMea} = \sqrt[3]{\text{Cat} \cdot \text{Deh} \cdot \text{Inv}}, \quad (3)$$

где *GMea* – среднее геометрическое ферментативной активности, %; *Cat* – относительный показатель активности каталазы, %; *Deh* – дегидрогеназы, %; *Inv* – инвертазы, %.

Статистическую обработку данных проводили с применением пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2010 и статистического пакета R для обработки данных в экологии [19].

Результаты и обсуждение

Особенности строения и свойств почв вырубок. В биоклиматических условиях сред-

ней тайги в первые годы после проведения рубок (участок ПП2) происходит временное переувлажнение почв [14, 15]. Активизация в этих условиях роста долгомошных и сфагновых мхов в напочвенном покрове обусловила возрастание мощности органогенных горизонтов подзолистых почв на участке ПП2 и сохранение их сходства по качеству органического вещества, морфологическому строению и физико-химическим параметрам с аналогичными горизонтами целинных подзолистых почв контрольного участка ПП1 (табл. 2).

Восстановление древостоя на вырубках (участок ПП3) ведёт, с одной стороны, к последовательному восстановлению гидрологического режима почв и снижению поверхностного гидроморфизма; с другой – к изменению качественного состава поступающего на поверхность почв растительного опада, представленного преимущественно листовым опадом берёзы и осины, а также остатками травянистых растений напочвенного покрова [14]. Последнее способствует активизации функционирования почвенной биоты и уменьшению мощности органогенного горизонта до $5,9 \pm 0,7$ см. Для сравнения, на участке ПП1 мощность органогенного горизонта составила $7,8 \pm 1,1$ см, на участке ПП2 – $12,1 \pm 2,3$ см.

Сукцессионная смена растительности на вырубках в подзоне средней тайги и изменение качества растительного опада находят своё отражение в снижении на ранних стадиях сукцессии (ПП2) доли азота как в составе почвенного органического вещества в целом ($C/N = 29,3–31,9$), так и в составе водорастворимых органических соединений ($C/N = 35,4–46,3$) (табл. 2). По мере восстановления древостоя на вырубках (участок ПП3) на фоне снижения кислотности органогенных горизонтов почв наблюдается некоторое возрастание обеспеченности азотом почвенного органического вещества и его водорастворимых компонентов (C/N соответственно 23,1–24,8 и 24,1–32,8).

Активность фермента каталазы. Одним из значимых параметров для диагностики экологического состояния почв является активность фермента каталазы (КА), который принимает участие в разложении перекиси водорода, образующейся в процессе дыхания живых организмов, на воду и молекулярный кислород [1, 16]. Согласно полученным нами данным, КА органогенного горизонта почвы коренного ельника (ПП1) в среднем составляет 4,2; молодого лиственно-хвойного сообщества (ПП2) – 3,1; спелого березняка разнотравного (ПП3) – $4,8 \text{ см}^3 \text{O}_2 / (\text{г} \cdot \text{мин})$, что соответствует средней

Таблица 2 / Table 2

Химические показатели почв исследуемых участков ($\bar{x} \pm \Delta$)*
 Chemical values of soils the studied areas ($\bar{x} \pm \Delta$)*

Горизонт Horizon	pH		C _{общ.} C _{total}	N _{общ.} N _{tot}	C/N	C _{воб.} C _{wsoc}	N _{воб.} N _{wsoc}	C/N
	H ₂ O	KCl						
ПП1 (коренной ельник черничный) / S1 (bilberry spruce forest)								
O ₁	5,2±0,3	4,5±0,3	36,2±7,9	1,6±0,4	26,4	16,5±5,6	0,65±0,58	29,7
O ₂	4,6±0,6	3,6±0,6	39,4±4,8	1,7±0,4	27,0	11,4±1,3	0,43±0,19	31,2
O ₃	4,3±0,4	3,2±0,2	32,4±5,3	1,4±0,3	27,0	10,1±1,0	0,36±0,18	32,8
EL[e]	3,9±0,3	3,1±0,2	2,7±0,5	0,2±0,04	15,8	1,2±0,1	0,03±0,02	53,7
ПП2 (молодое лиственно-хвойное сообщество) S2 (deciduous-spruce young growth)								
O ₁	4,9±0,4	4,4±0,7	32,6±12,5	1,3±0,5	29,3	13,1±6,3	0,43±0,35	35,4
O ₂	4,5±0,3	3,6±0,5	40,2±1,0	1,5±0,1	31,3	8,5±2,0	0,26±0,21	38,0
O ₃	4,0±0,3	3,0±0,2	32,8±5,3	1,2±0,2	31,9	9,8±1,8	0,25±0,15	46,3
EL[e],hi,g	4,0±0,1	3,1±0,1	2,1±0,5	0,1±0,01	24,5	1,2±0,3	0,02±0,02	57,1
ПП3 (спелый березняк разнотравный) / S3 (ripe birch forb forest)								
O ₁	5,7±0,3	5,2±0,8	36,5±15,6	1,8±0,8	23,7	13,3±2,4	0,64±0,51	24,1
O ₂	5,4±0,3	4,7±0,3	37,6±6,8	1,9±0,2	23,1	10,9±3,2	0,59±0,43	21,4
O ₃	4,7±0,2	3,7±0,2	25,5±11,0	1,2±0,3	24,8	8,8±2,7	0,31±0,28	32,8
EL	4,2±0,4	3,3±0,2	1,8±0,9	0,12±0,06	17,5	0,8±0,5	0,02±0,02	50,2

Примечание: * \bar{X} – среднее арифметическое; $\pm\Delta$ – границы доверительного интервала для $P > 0,95$ ($n = 8-9$).
 Note: * \bar{X} – arithmetical mean; $\pm\Delta$ – the confidence limits for $P > 0,95$ ($n = 8-9$).

степени обогащённости почв каталазой по [20]. Элювиальные (подзолистые) горизонты почв всех участков характеризуются очень бедным и бедным уровнем обогащённости ферментом каталазой – параметры КА варьируют в разные сроки отбора от нулевых значений до 2,6 см³ O₂ / (г · мин).

Исследованные нами почвы значительно различаются по параметрам КА в летний (июнь-июль) и осенний (сентябрь-октябрь) периоды (табл. 3). К концу вегетационного сезона отмечено существенное возрастание КА на всех участках. Такая динамика КА характерна для почв лесных экосистем, обусловлена поступлением свежего растительного опада и стимуляцией в связи с этим жизнедеятельности почвенных микроорганизмов [21]. Максимальными значениями КА практически во все сроки отбора отличались органогенные горизонты почвы спелого березняка разнотравного. Для минеральных горизонтов существенной разницы, за исключением отдельных дат отбора, в величине КА между участками не выявлено (табл. 3).

Активность фермента дегидрогеназы. Дегидрогеназы катализируют окислительно-восстановительные реакции путём дегидрирования органических веществ. В почвах

объектом дегидрирования могут быть как неспецифические органические соединения (углеводы, аминокислоты, спирты, жиры, фенолы и т. д.), так и специфические (гумусовые) вещества [1]. Минимальными значениями ДГА в рассмотренном нами ряду почв характеризуются горизонты лесной подстилки почвы коренного ельника (табл. 3). В среднем за все сроки отбора величина активности дегидрогеназы составила здесь 3,9; в то время как на участках молодого лиственно-хвойного сообщества и спелого березняка – 6,0 и 4,6 мгТФФ / (г · 24 ч) соответственно. Более высокие значения ДГА на участке ПП3 по сравнению с ПП1 обусловлены в первую очередь различиями в качестве органического материала, поступающего с опадом на поверхность почвы и включающегося в процессы его трансформации [14], а на участке ПП2 – присутствием порубочных остатков [22], являющихся дополнительным и долговременным источником поступления органических веществ [10]. В минеральной части почв всех рассмотренных участков параметры ДГА резко снижаются и составляют на участке ПП1 не более 13% от таковой в лесной подстилке, на участках ПП2 и ПП3 – не более 7,6 и 4,2% соответственно (табл. 3). Степень

Таблица 3 / Table 3

Сезонное изменение показателей ферментативной активности почв ($\bar{X} \pm \sigma$)* спелого ельника черничного (ПП1), лиственно-елового молодняка (ПП2) и спелого березняка разнотравного (ПП3)
 Season changes in indicators of soil enzymatic activity: bilberry spruce forest (S1), deciduous-spruce young growth (S2) and ripe birch forb forest (S3)

Участок Site	Горизонт Horizon	Июнь June	Июль July	Сентябрь September	Октябрь October
Каталаза, см ³ O ₂ /(г · мин) / Catalase, O ₂ cm ³ /(g · min)					
ПП1 S1	O ₁	1,9±0,3	2,0±0,1	5,7±0,6	7,4±0,2
	O ₂	2,3±0,3	2,3±0,4	6,0±0,3	5,1±0,4
	O ₃	3,1±0,4	2,2±0,8	5,3±0,3	5,9±0,3
	EL[e]	0,6±0,2	0,1±0,0	1,8±0,1	1,6±0,2
ПП2 S2	O ₁	3,0±0,5	1,9±0,1	4,9±0,1	3,6±0,2
	O ₂	1,6±0,2	1,0±0,3	4,4±0,2	4,7±0,4
	O ₃	1,9±0,1	1,5±0,7	4,3±0,3	2,8±0,2
	EL[e],hi,g	0,4±0,2	0,0±0,0	2,4±0,2	1,5±0,2
ПП3 S3	O ₁	4,7±0,1	3,8±0,3	6,9±0,2	3,4±1,1
	O ₂	4,0±0,2	3,5±0,7	6,2±0,2	4,3±0,4
	O ₃	1,7±0,3	4,1±0,1	6,4±0,2	7,0±0,4
	EL	0,1±0,0	0,6±0,1	1,4±0,1	1,4±0,1
Дегидрогеназа, мг ТФФ/(г · 24 ч) / Dehydrogenase, mg TPP/(g · 24 h)					
ПП1 S1	O ₁	5,09±0,25	4,87±0,24	5,55±0,28	4,51±0,23
	O ₂	4,19±0,21	4,37±0,22	4,51±0,23	3,88±0,19
	O ₃	2,71±0,14	2,52±0,13	2,16±0,11	2,71±0,14
	EL[e]	0,72±0,04	0,54±0,03	0,34±0,02	0,54±0,03
ПП2 S2	O ₁	5,19±0,26	5,50±0,28	3,16±0,16	6,90±0,35
	O ₂	5,82±0,29	5,95±0,30	7,89±0,39	7,71±0,39
	O ₃	4,55±0,23	5,68±0,28	8,03±0,40	4,82±0,24
	EL[e],hi,g	0,45±0,02	0,59±0,03	0,49±0,02	0,41±0,02
ПП3 S3	O ₁	5,91±0,30	5,50±0,28	4,69±0,23	7,22±0,36
	O ₂	4,33±0,22	5,09±0,25	4,15±0,21	4,42±0,22
	O ₃	4,15±0,21	3,79±0,19	4,55±0,23	1,44±0,07
	EL	0,22±0,01	0,32±0,02	0,27±0,01	0,13±0,01
Инвертаза, мг глюкозы/(г · 24 ч) / Invertase, mg glucose/(g · 24 h)					
ПП1 S1	O ₁	20,6±0,9	22,9±0,3	13,8±0,8	18,1±0,2
	O ₂	24,2±0,5	24,4±1,7	13,3±0,7	23,1±1,0
	O ₃	25,2±1,6	21,3±1,6	20,4±2,2	20,2±1,7
	EL[e]	2,4±0,3	2,8±0,6	3,7±0,4	2,1±0,5
ПП2 S2	O ₁	16,3±1,0	16,1±2,2	18,4±1,2	19,5±1,6
	O ₂	20,8±0,5	18,1±3,1	20,3±1,9	17,9±0,1
	O ₃	24,9±3,5	23,1±0,6	24,8±1,4	24,9±0,7
	EL[e],hi,g	1,7±0,5	2,4±0,4	3,0±0,5	2,5±0,2
ПП3 S3	O ₁	26,6±4,8	27,7±0,9	25,7±0,6	22,8±2,0
	O ₂	28,1±0,3	28,9±3,2	25,4±0,8	23,0±0,5
	O ₃	17,5±1,1	28,4±1,8	23,1±2,7	19,9±2,7
	EL	1,5±0,9	2,5±0,04	2,2±0,2	2,1±0,7

Примечание: * \bar{X} – среднее арифметическое; ±σ – границы стандартного отклонения; n = 8–9.
 Note: * \bar{X} – arithmetical mean; ±σ – the limits of the standard deviation; n = 8–9.

обогащённости рассмотренных нами почв дегидрогеназой в минеральных горизонтах соответствует бедному или среднему уровню обогащённости ферментом, в органогенном – богатому или очень богатому [20].

В течение вегетационного сезона ДГА в подгорizontах лесной подстилки (гор. О) почвы коренного ельника (ПП1) варьирует незначительно, отмечен чёткий тренд снижения данного параметра во все сроки отбора от верхних подгорizontов подстилки к нижним (табл. 3). В почвах вырубок эта закономерность нарушена за счёт возрастания величины ДГА к нижней части органогенного горизонта (участок ПП2) и к концу вегетации (участки ПП2 и ПП3).

Активность фермента инвертазы. Проявление ИА в почвах тесно связано с образованием и трансформацией легко мобилизуемых органических соединений. Под действием инвертазы осуществляется процесс расщепления сахаров на глюкозу и фруктозу [16, 20] – основу функционирования микробного сообщества почв. Органогенные горизонты рассмотренных нами почв характеризуются средним уровнем обогащённости данным ферментом – в зависимости от участка и от подгорizontа подстилки величина ИА варьирует от $17,5 \pm 2,6$ до 26 ± 4 мг глюкозы/(г · 24 ч). Минеральные горизонты относятся к категории очень бедного уровня обогащённости инвертазой – в среднем величина ИА в под-

золистых горизонтах варьирует от $2,0 \pm 0,6$ до $2,8 \pm 1,1$ мг глюкозы/(г · 24 ч).

В отличие от КА и ДГА, параметры ИА наиболее стабильны в течение сезона в почве участка ПП2 – здесь отмечено минимальное варьирование этого показателя по срокам отбора (табл. 3). Это может быть обусловлено относительно более стабильными условиями поверхностного переувлажнения почвы на ранних этапах послерубочной сукцессии в течение вегетационного периода. На участках ПП1 и ПП3 наблюдается тенденция снижения величины ИА в осенний период, что может быть связано с естественными процессами вегетационного развития растений и снижением поступления в этот период корневых выделений на фоне активизации жизнедеятельности почвенной микробиоты [23].

Статистический анализ данных. Кластерный анализ полученных данных о величине ФА (4 срока отбора, 4 горизонта/подгорizontа, количество переменных – 12, количество наблюдений – 72) позволил выделить три кластера (рис. 1). Первый кластер объединил все показатели ФА почвы участка ПП2 по всем срокам отбора. Это свидетельствует о специфике сезонной динамики ФА подзолистой почвы на ранних стадиях послерубочной сукцессии (ПП2).

Второй и третий кластеры объединили данные ФА, полученные для участков ПП1 и ПП3, соответственно в летний (июнь, июль)

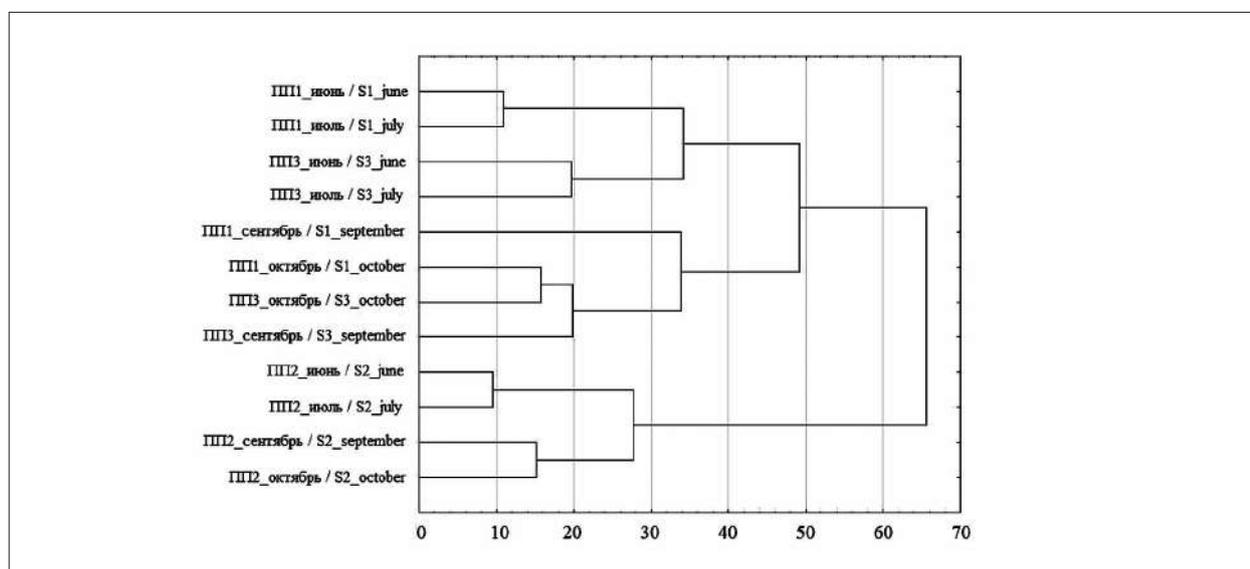


Рис. 1. Дендродиаграмма сходства сезонной динамики ферментативной активности почв: ПП1 – коренной ельник черничный; ПП2 – молодое лиственно-хвойное сообщество; ПП3 – спелый березняк разнотравный (кластеризация методом Уорда, метрика расстояния – Манхэттенское расстояние)
Fig. 1. Dendrogram of the similarity of the seasonal dynamics of the enzymatic activity of soils: S1 – bilberry spruce forest; S2 – deciduous-spruce young growth; S3 – ripe birch forb forest (Ward clustering, distance metric – Manhattan distance)

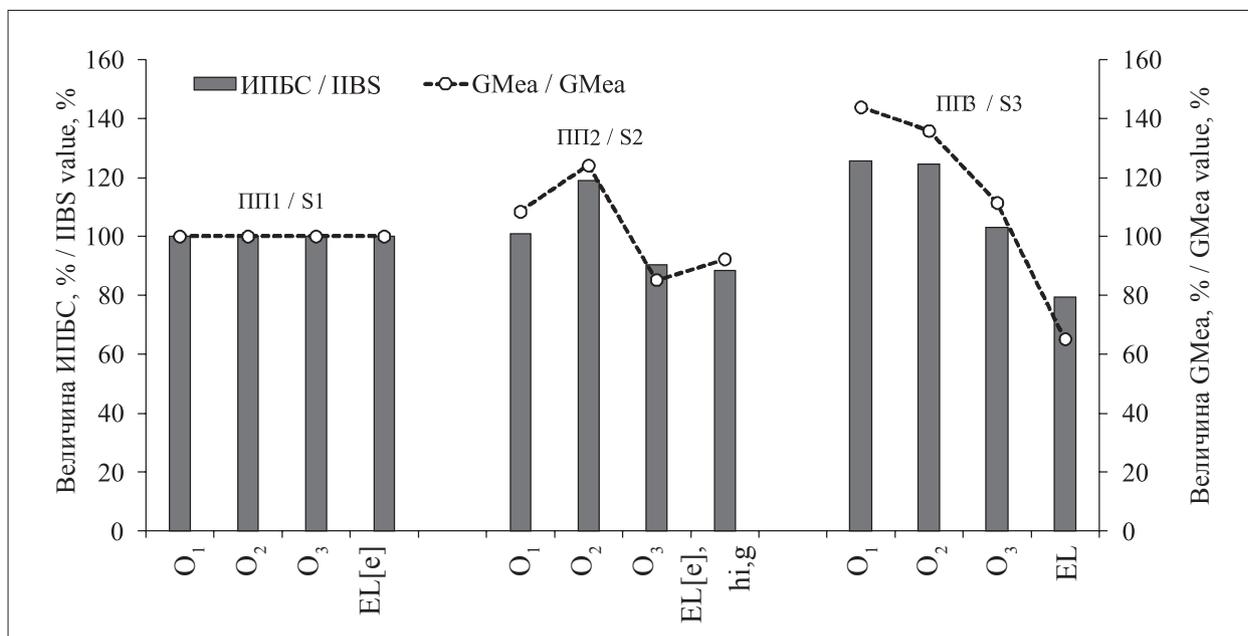


Рис. 2. Изменение параметров интегрального показателя биологического состояния почв (ИПБС) и среднего геометрического значения ферментативной активности (*GMea*) в исследованном ряду почв
Fig. 2. Change settings of Integral indicator of the biological state of the soil (PBS) and Geometric mean of enzymatic activity (*GMea*) in the studied soils

и осенний (сентябрь, октябрь) периоды. По всей видимости, последовательный рост и развитие древостоя на вырубках, сопровождающиеся на более поздних этапах послерубочной сукцессии восстановлением гидрологического режима почв и функционирования почвенной биоты, приводят к постепенному восстановлению особенностей сезонной динамики ФА подзолистых почв. Несмотря на сохраняющуюся на данном этапе существенную разницу в характере и свойствах органогенных горизонтов почв коренного ельника черничного (ПП1) и спелого березняка (ПП3), формирующегося на вырубке, динамические аспекты функционирования ферментного пула в почве вырубки приближаются к таковым почвы ненарушенного участка.

Расчёт показателей ИПБС и *GMea*, используемых для комплексной оценки ФА почв [1, 2, 4, 7, 17, 18], показал следующее. В почвах вырубок параметры ИПБС и *GMea* в верхней части органогенных горизонтов (ПП2, ПП3) выше, а в их нижней части (ПП2) и минеральных горизонтах (ПП2, ПП3) – ниже, по сравнению с почвой коренного ельника (ПП1) (рис. 2). Это свидетельствует о нарушении естественных процессов функционирования подзолистых почв на этапах послерубочной сукцессии. Изменение физико-химических и биологических (биохимических) свойств почв вырубок адекватно отражает эти нарушения.

Анализ полученных данных методом главных компонент позволил оценить вклад каждого фактора (свойства) в различие между изучаемыми объектами и структурировать всё многообразие полученных данных. На рисунке 3А показано, как каждая из 9 выбранных переменных воспроизводится главными компонентами 1 (горизонтальная ось, 31,48%) и 2 (вертикальная ось, 20,68%). На активность фермента каталазы преимущественное влияние оказывают параметры кислотности почв, а также содержание углерода и азота водорастворимых органических соединений. Параметры дегидрогеназной активности в большей степени связаны с общим содержанием органического углерода в почвах и уровнем влажности почв. Наименьшее влияние на разделение исследуемых объектов оказывает каталитическая активность, обусловленная наличием в почвах соединений неорганической природы, способных катализировать реакцию расщепления перекиси водорода.

Группировка результатов по подгоризонтам лесной подстилки для всех участков по всем датам отбора выявила следующую закономерность. Фактор 1 (линия с максимальной дисперсией) чётко отделил нижние подгоризонты лесных подстилок всех исследованных почв (рис. 3В, левый нижний квадрант), а фактор 2 (линия с максимальной дисперсией остаточных данных) – данные по всем

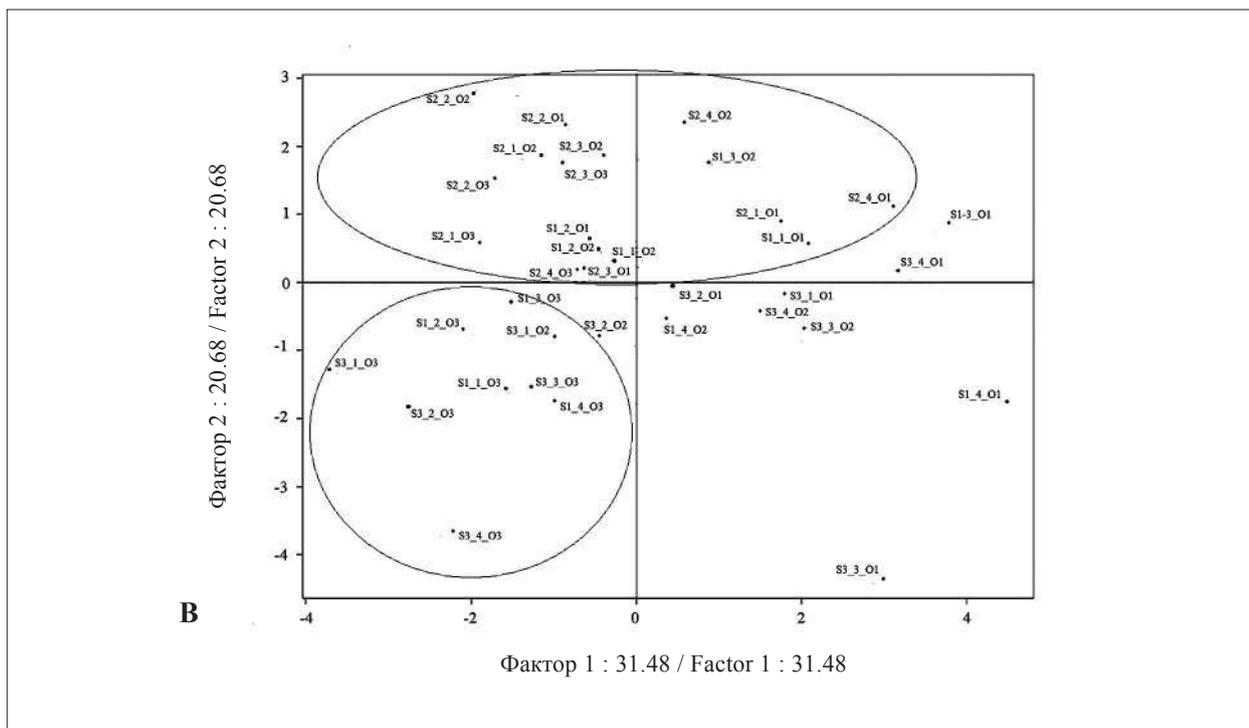
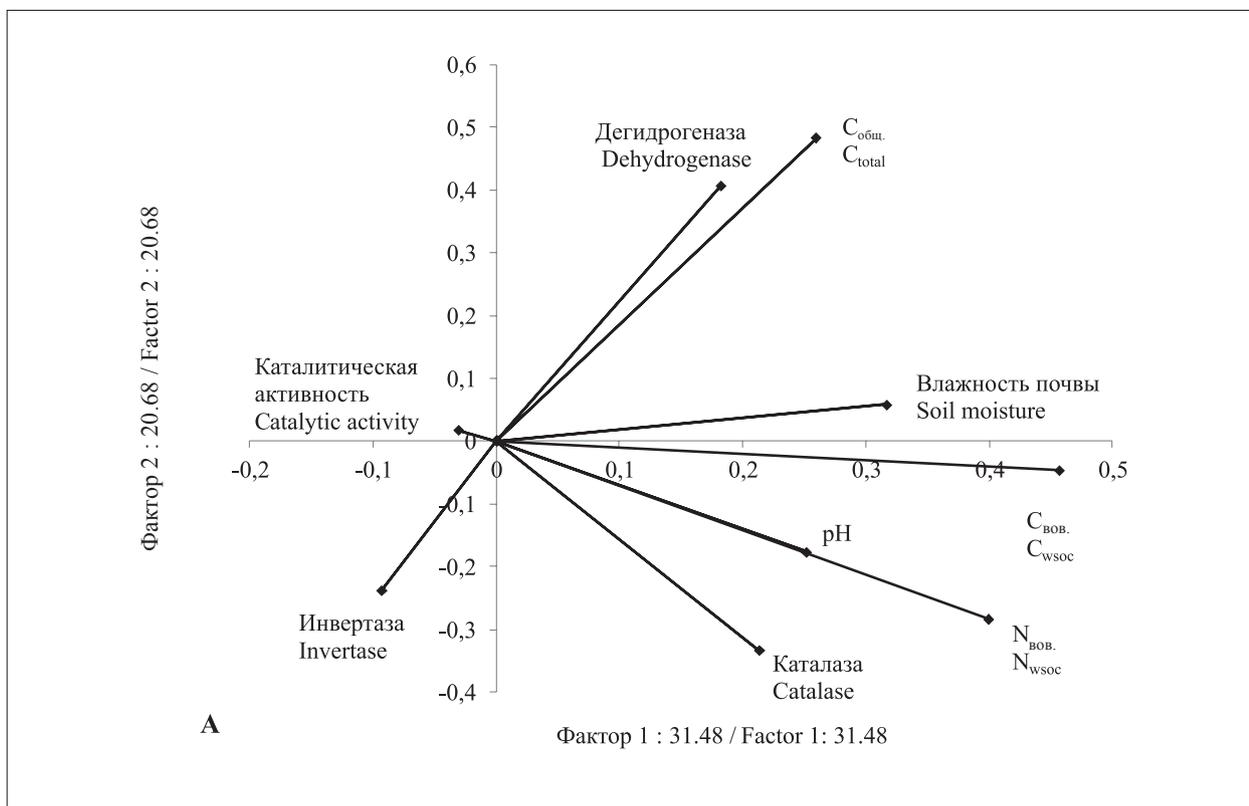


Рис. 3. Результаты анализа данных методом главных компонент: проекция главных компонент на факторную плоскость (А) и проекция наблюдений на факторную плоскость (В): ПП1 – коренной ельник черничный, ПП2 – молодое лиственно-хвойное сообщество, ПП3 – спелый березняк разнотравный. Даты отбора: 1 – июнь, 2 – июль, 3 – сентябрь, 4 – октябрь. Подгоризонты лесной подстилки: O₁, O₂, O₃

Fig. 3. Results of data analysis by principal component analysis: projection of principal components onto the factorial plane (A) and projection of observations onto the factorial plane (B): S1 – bilberry spruce forest; S2 – deciduous-spruce young growth; S3 – ripe birch forb forest. Dates: 1 – June, 2 – July, 3 – September, 4 – October. Forest litter subhorizons: O₁, O₂, O₃

горизонтам и датам отбора для почвы участка ПП2 (рис. 3В, верхние квадранты). Это свидетельствует о том, что физико-химические и биохимические свойства подзолистых почв в биоклиматических условиях средней тайги в первую очередь определяются спецификой (строением, составом и свойствами) подгоризонтов лесной подстилки, а также стадией послерубочной сукцессии (возрастом фитоценоза).

Заключение

В результате проведённых исследований установлено, что для органогенных горизонтов автоморфных подзолистых почв еловых лесов и почв вырубок (молодое листовенно-хвойное сообщество, спелый березняк разнотравный) характерен средний (каталаза, инвертаза) и богатый (дегидрогеназа) уровни обогащённости ферментами. Минеральные горизонты почв отличаются очень бедным/бедным (каталаза, инвертаза) или бедным/средним (дегидрогеназа) уровнем обогащённости ферментами. Отмечено возрастание активности ферментов класса оксидоредуктаз (каталазы и дегидрогеназы) в исследованном ряду почв к концу вегетационного периода, что обусловлено дополнительным поступлением органического вещества с растительным опадом. Тенденция к снижению активности инвертазы к концу вегетации отмечена только для коренного леса (ПП1) и поздней стадии послерубочной сукцессии (ПП3). На ранних стадиях сукцессии (ПП2) сезонная динамика в активности инвертазы отсутствует.

Применение широкого спектра методов статистической обработки данных, а также использование расчётных показателей – интегрального показателя биологического состояния почвы (ИПБС) и среднего геометрического значения ферментативной активности (*GMea*) – позволили выявить особенности в проявлении биохимической активности почв вырубок. Установлено, что по мере восстановления древостоя на вырубках биохимическая активность возрастает в органогенных горизонтах почв и снижается в минеральных по сравнению с подзолистой почвой коренного елового леса. Ферментная система подзолистой почвы на ранних стадиях послерубочной сукцессии (молодое листовенно-хвойное сообщество), несмотря на сходство морфологического строения и свойств её органогенного горизонта с почвой коренного елового леса, функционирует в особых условиях и отлича-

ется параметрами и особенностями сезонной динамики ферментов от почв коренного леса и спелого березняка разнотравного. Об этом свидетельствуют данные кластерного анализа и статистического анализа данных методом главных компонент, которые выделяют почву листовенно-хвойного насаждения в отдельную группу. Таким образом, в биоклиматических условиях средней тайги физико-химические и биохимические свойства подзолистых почв, в первую очередь, определяются спецификой (строением, составом и свойствами) подгоризонтов лесной подстилки, а также стадией послерубочной сукцессии (возрастом фитоценоза).

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (регистрационный номер: 122040600023-8).

Литература

1. Казеев К.Ш., Колесников С.И. Биодиагностика почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета, 2012. 260 с.
2. Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Почвенные ферменты и загрязнение почв: биodeградация, биоремедиация, биоиндикация // *Агрохимия*. 2020. № 3. С. 83–93.
3. Хазиев Ф.Х. Экологические связи ферментативной активности почв // *Экобиотех*. 2018. Т. 1. № 2. С. 80–92.
4. García-Ruiz R., Ochoa V., Hinojosa M.B., Carreira J.A. Suitability of enzyme activities for the monitoring of soil quality improvement in organic agricultural systems // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. V. 40. No. 9. P. 2137–2145.
5. Хазиев Ф.Х. Функциональная роль ферментов в почвенных процессах // *Вестник Академии наук Республики Башкортостан*. 2015. Т. 20. № 2. С. 14–24.
6. Новоселова Е.И., Киреева Н.А. Ферментативная активность почв в условиях нефтяного загрязнения и её биодиагностическое значение // *Теоретическая и прикладная экология*. 2009. № 2. С. 4–12.
7. Anchugova E.M., Melekhina E.N., Markarova M.Yu., Shchemelinina T.N. Approaches to the assessment of efficiency of remediation of oil-polluted soil // *Eurasian Soil Science*. 2016. V. 49. No. 2. P. 234–237.
8. Пятакова Л.П. Изменение биологической активности почв в зависимости от содержания тяжёлых металлов и увлажнения // *Агрохимический вестник*. 2008. № 4. С. 37–39.
9. Zamulina I.V., Gorovtsov A.V., Minkina T.M., Mandzhieva S.S., Bauer T.V., Burachevskaya M.V. The influence of long-term Zn and Cu contamination in spolic technosols on water-soluble organic matter and soil biological activity // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021. V. 208. Article No. 111471.

10. Фахрутдинов А.И., Ямпольская Т.Д. Ферментативная активность и питательный режим почв на лесных вырубках // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 2 (2). С. 530–533.

11. Казеев К.Ш., Солдатова В.П., Шхапавцев А.К., Шевченко Н.Е., Грабенко Е.А., Ермолаева О.Ю., Колесников С.И. Изменение свойств дерново-карбонатных почв после сплошной рубки в хвойно-широколиственных лесах северо-западного Кавказа // Лесоведение. 2021. № 4. С. 426–436.

12. Closa I., Goicoechea N. Seasonal dynamics of the physicochemical and biological properties of soils in naturally regenerating, unmanaged and clear-cut beech stands in northern Spain // European Journal of Soil Biology. 2010. V. 46. No. 3. P. 190–199.

13. Puissant J., Cecillon L., Mills R.T.E., Robroek B.J.M., Gavazov K., Danieli S.D., Spiegelberger T., Buttler A., Brun J.-J. Seasonal influence of climate manipulation on microbial community structure and function in mountain soils // Biology and Biochemistry. 2015. V. 80. P. 296–305.

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

15. Лаптева Е.М., Втюрин Г.М., Бобкова К.С., Каверин Д.А., Дымов А.А., Симонов Г.А. Изменение почв и почвенного покрова еловых лесов после сплошнолесосечных рубок // Сибирский лесной журнал. 2015. № 5. С. 64–76.

16. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.

17. Gao Y.C., Wang J., Xu J., Kong X., Zhao L., Zeng D.H. Assessing the quality of oil-contaminated saline soil using two composite indices // Ecological Indicators. 2013. V. 24. P. 105–112.

18. Hinojosa M.B., García-Ruiz R., Viñegla B., Carreira J.A. Microbiological rates and enzyme activities as indicators of functionality in soils affected by the Aznalcóllar toxic spill // Soil Biology and Biochemistry. 2004. V. 36. No. 9. P. 1637–1644.

19. Новаковский А.Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 3 (197). С. 26–33.

20. Звягинцев Д.Г., Асеев И.В., Бабьева И.П., Мирчинк Т.Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1980. 224 с.

21. Переверзев В.Н. Современные почвенные процессы в биогеоценозах Кольского полуострова. М.: Наука, 2006. 153 с.

22. Osipov A.F., Tuzhilkina V.V., Dymov A.A., Bobkova K.S. Phytomass and organic carbon stocks in the middle taiga spruce forests during restoration after clear cutting // Biology Bulletin. 2019. V. 46. No. 2. P. 210–218.

23. Brackin R., Robinson N., Lakshmanan P., Schmidt S. Microbial function in adjacent subtropical for-

est and agricultural soil // Soil Biology and Biochemistry. 2013. V. 57. P. 68–77.

References

1. Kazeev K.Sh., Kolesnikov S.I. Biodiagnostic of soil: the methodology and methods of researches. Rostov-on-Don: Publishing house of Southern Federal University, 2012. 260 p. (in Russian).

2. Polyak Yu.M., Sukharevich V.I. Soil enzymes and soil pollution: biodegradation, bioremediation, bioindication // Agricultural Chemistry. 2020. No. 3. P. 83–93 (in Russian). doi: 10.31857/S0002188120010123

3. Khaziev F.Kh. Ecological relations of the enzymatic activity of soil // Ecobiotech Journal. 2018. V. 1. No. 2. P. 80–92. doi: 10.31163/2618-964X-2018-1-2-80-92

4. Garcia-Ruiz R., Ochoa V., Hinojosa M.B., Carreira J.A. Suitability of enzyme activities for the monitoring of soil quality improvement in organic agricultural systems // Soil Biology and Biochemistry. 2008. V. 40. No. 9. P. 2137–2145. doi: 10.1016/j.soilbio.2008.03.023

5. Khaziev F.Kh. Functional role of enzymes in soil processes // Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan. 2015. V. 20. No. 2. P. 14–24 (in Russian).

6. Novocelova E.I., Kireeva N.A. Enzymatic activity of soils under conditions of oil pollution and its biodiagnostic significance // Theoretical and Applied Ecology. 2009. No. 2. P. 4–12 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2009-2-004-012

7. Anchugova E.M., Melekhina E.N., Markarova M.Yu., Shchemelinina T.N. Approaches to the assessment of efficiency of remediation of oil-polluted soil // Eurasian Soil Science. 2016. V. 49. No. 2. P. 234–237. doi: 10.1134/S1064229316020022

8. Pyatakova L.P. Changes in the biological activity of soils depending on the content of heavy metals and moisture // Agrokhimicheskiy vestnik. 2008. No. 4. P. 37–39 (in Russian).

9. Zamulina I.V., Gorovtsov A.V., Minkina T.M., Mandzhieva S.S., Bauer T.V., Burachevskaya M.V. The influence of long-term Zn and Cu contamination in spolic technosols on water-soluble organic matter and soil biological activity // Ecotoxicology and environmental safety. 2021. V. 208. Article No. 111471. doi: 10.1016/j.ecoenv.2020/111471

10. Fakhrutdinov A.I., Yampolskaya T.D. Enzymatic activity and nutritious mode of soils at forest cuttings // Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2016. V. 18. No. 2 (2). P. 530–533 (in Russian).

11. Kazeev K.Sh., Soldatov V.P., Shkhapavtsev A.K., Shevchenko N.Ye., Grabenko Ye.A., Yermolaeva O.Yu., Kolesnikov S.I. Changes in the properties of calcareous soils after clearcutting in the coniferous-deciduous forests of the Northwestern Caucasus // Russian Journal of Forest Science. 2021. No. 4. P. 426–436 (in Russian). doi: 10.31857/S0024114821040069

12. Closa I., Goicoechea N. Seasonal dynamics of the physicochemical and biological properties of soils in naturally regenerating, unmanaged and clear-cut beech stands in northern Spain // *European Journal of Soil Biology*. 2010. V. 46. No. 3. P. 190–199. doi: 10.1016/j.ejsobi.2010.04.003
13. Puissant J., Cecillon L., Mills R.T.E., Robroek B.J.M., Gavazov K., Danieli S.D., Spiegelberger T., Buttler A., Brun J.-J. Seasonal influence of climate manipulation on microbial community structure and function in mountain soils // *Biology and Biochemistry*. 2015. V. 80. P. 296–305. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.10.013
14. Dymov A.A., Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V., Rakina D.A. Plant litter in the primary spruce forest and deciduous-coniferous plantations // *Lesnoy Zhurnal*. 2012. No. 3. P. 7–18 (in Russian).
15. Lapteva E.M., Vtyurin G.M., Bobkova K.S., Kaverin D.A., Dymov A.A., Simonov G.A. Changes in soils and soil cover of spruce forests after clear-cutting // *Siberian Journal of Forest Science*. 2015. No. 5. P. 64–76 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20150505
16. Khaziev F.Kh. *Methods of soil enzymology*. Moskva: Nauka, 2005. 252 p. (in Russian).
17. Gao Y.C., Wang J., Xu J., Kong X., Zhao L., Zeng D.H. Assessing the quality of oil-contaminated saline soil using two composite indices // *Ecological Indicators*. 2013. V. 24. P. 105–112. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.06.005
18. Hinojosa M.B., García-Ruiz R., Viñegla B., Carreira J.A. Microbiological rates and enzyme activities as indicators of functionality in soils affected by the Aznalcóllar toxic spill // *Soil Biology and Biochemistry*. 2004. V. 36. No. 9. P. 1637–1644. doi: 10.1016/j.soilbio.2004.07.006
19. Novakovskiy A.B. Interaction between excel and statistical package r for ecological data analysis // *Vestnik IB Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2016. No. 3 (197). P. 26–33 (in Russian).
20. Zvyagintsev D.G., Aseev I.V., Babeva I.P., Mirchink T.G. *Methods of soil microbiology and biochemistry*. Moskva: Izd-vo MGU, 1980. 224 p. (in Russian).
21. Pereverzev V.N. *Modern soil processes in the biogeocenoses of the Kola Peninsula*. Moskva: Nauka, 2006. 153 p. (in Russian).
22. Osipov A.F., Tuzhilkina V.V., Dymov A.A., Bobkova K.S. Phytomass and organic carbon stocks in the middle taiga spruce forests during restoration after clear cutting // *Biology Bulletin*. 2019. V. 46. No. 2. P. 210–218. doi: 10.1134/S1062359019020109
23. Brackin R., Robinson N., Lakshmanan P., Schmidt S. Microbial function in adjacent subtropical forest and agricultural soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. V. 57. P. 68–77. doi: 10.1016/j.soilbio.2012.07.015