

КАТАЛАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ КОРЕННОГО ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО И РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫХ СООБЩЕСТВ

Е. М. ПЕРМИНОВА,

младший научный сотрудник,

Е. М. ЛАПТЕВА,

кандидат биологических наук, доцент, заведующая отделом,

Институт биологии Коми НЦ Уральского отделения Российской академии наук

(167000, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: perminova@ib.komisc.ru, lapteva@ib.komisc.ru)

Ключевые слова: средняя тайга, еловые леса, вырубки, подзолистые почвы, ферментативная активность почв, каталаза.

Определены закономерности изменения каталитической активности в подзолистых текстурно-дифференцированных почвах среднетаежных еловых лесов и разновозрастных лиственно-хвойных насаждений, сформировавшихся после проведения сплошнолесосечных рубок. Установлено, что максимальной каталитической активностью ($8,4\text{--}16,9\text{ см}^3\text{ O}_2\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$) характеризуются верхние органогенные горизонты почв исследуемых участков, отличающиеся несколько меньшей кислотностью (в среднем 4,7 ед. pH) по сравнению с минеральными подзолистыми горизонтами (4,0 ед. pH) и максимальным содержанием органического углерода и азота (в среднем 36,4 % и 1,56 % соответственно). Для них выявлен средний уровень обогащенности ферментом каталазы, в то время как минеральные подзолистые горизонты относятся к категории почв с бедным и очень бедным уровнем каталазной активности. Вклад ферментативной (каталазной) составляющей в суммарную каталитическую активность варьируется в почвах от 47 до 63 %. В минеральной части почвенного профиля каталазная активность в зависимости от участка снижается в 6,8–10,2 раза, в связи с чем ведущую роль в суммарной каталитической активности начинают играть катализаторы неферментативной природы (72–74 %). На стадии развития молодого лиственно-хвойного сообщества достоверные отличия в параметрах каталитической активности органогенного горизонта почвы вырубки с аналогичным горизонтом почвы коренного елового леса отсутствуют. При этом отчетливо прослеживается тенденция к увеличению как в целом суммарной каталитической активности, так и активности фермента каталазы в органогенном горизонте спелого березняка разнотравного, сформировавшегося спустя четыре десятилетия после рубки ельника зеленомошного. Величина коэффициента каталазной активности почв, рассчитываемого как отношение каталазной активности в подзолистом горизонте к сумме активностей каталазы в минеральном и органогенном горизонтах, является нестабильным показателем, варьирующимся в подзолистых текстурно-дифференцированных почвах в зависимости от срока отбора от нулевых значений до 8–12 %. На основе многофакторного дисперсионного анализа установлено, что основными факторами, влияющими на уровень каталазной активности почв, являются климатические условия года, почвенный горизонт и конкретные сроки отбора образцов. Тип фитоценоза на активность фермента каталазы существенного влияния не оказывает.

CATALASE ACTIVITY OF PODZOLIC SOILS IN THE NATIVE SPRUCE BILBERRY FOREST AND DECIDUOUS-SPRUCE FOREST STANDS OF DIFFERENT AGE

Е. М. PERMINOVA,

junior researcher,

Е. М. LAPTEVA,

doctor of biological sciences, associate professor, head of department,

Institute of Biology Komi SC, Russian Academy of Science, Ural branch

(28 Kommunisticheskaya str., 167000, Syktyvkar; e-mail: perminova@ib.komisc.ru, lapteva@ib.komisc.ru)

Keywords: middle taiga, spruce forests, clear cutting, podzolic soils, enzymatic activity of soils, catalase.

The paper reveals the mechanism of catalytic activity changes in podzolic texturally-different soils from middle taiga spruce and different-aged deciduous-coniferous stands after clear cutting. The highest catalytic activity level ($8.4\text{--}16.9\text{ cm}^3\text{ O}_2\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) attributes to upper organic soil horizons which are not as acidic (pH 4.7) as mineral podzolic part (pH 4.0) but contain large amounts of organic carbon and nitrogen (about 36.4 % and 1.56 % respectively). Organic soil horizons contain average amounts of catalase whereas mineral horizons are poor or even extremely poor by catalase. Share of enzyme (catalase) component in total catalytic activity varies from 47 to 63 %. In mineral soil part, catalase activity decreases by 6.8–10.2 times and, consequently, non-enzyme catalysts preferably respond for total catalytic activity. There are no significant differences by catalytic activity parameters in organic soil horizon between young deciduous-spruce after-cut and native spruce forest. But both total catalytic activity and catalase activity tend to increase in organic soil horizon under mature birch herbaceous stand which is forty years old. The catalase soil activity coefficient calculated as the ratio of catalase activity in podzolic horizon to total catalase activity in organic and mineral soil parts is an instable value which varies from zero to 8–12 % depending on collection terms. By ANOVA (analysis of variance), the main factors affecting the soil catalase activity level are weather, soil horizon, and collection terms. Type of community does not seriously impact the activity of catalase enzyme.

Положительная рецензия представлена Н. Т. Чеботаревым, доктором сельскохозяйственных наук, старшим научным сотрудником, ведущим научным сотрудником Научно-исследовательского института сельского хозяйства Республики Коми.

Введение

При изучении природных и антропогенно нарушенных экосистем особое значение придается оценке параметров биологической активности почв. Для этой цели предложены интегральные показатели, позволяющие на основе комплекса биотических и физико-химических параметров адекватно оценивать экологическое состояние почв как компонентов экосистем [1]. Из параметров биологической активности почв наиболее широко используются биохимические показатели, в первую очередь показатели ферментативной активности, поскольку почвы являются «каталитической матрицей биосферы» [2]. Наиболее информативны показатели активности ферментов, относящихся к классу оксидоредуктаз (каталаза, дегидрогеназа, пероксидаза, полифенолоксидаза) и классу гидролаз (инвертаза, уреазы, фосфатаза, протеаза), уровень которых четко отражает степень воздействия антропогенеза [1], в частности лесозаготовительной деятельности [3–7].

Анализ оценки применимости показателей ферментативной активности в биодиагностике и мониторинге почв свидетельствует о высокой чувствительности метода определения каталазной активности почв, его хорошей воспроизводимости, стабильности получаемых результатов и простоте выполнения [8]. Каталаза – фермент, относящийся к классу оксидоредуктаз, широко распространен в природе, встречается почти во всех живых клетках, присутствует в почве [1, 9]. Наиболее ярко каталазную активность проявляют органогенные горизонты почв, а в лесных сообществах – горизонты лесной подстилки [10, 11], где активно протекают процессы трансформации органического вещества и гумусообразования [12]. Биосферная значимость каталазы, простота и воспроизводимость методов ее определения обусловили широкое применение показателя каталазной активности почв в фундаментальных и прикладных исследованиях [2, 13].

Цель и методика исследований

Цель данной работы – определение каталазной активности почв ненарушенного ельника чернично-лиственнично-хвойных сообществ послерубочного происхождения и оценка возможности использования данного показателя в качестве диагностического признака нарушения почвенно-экологических условий при проведении сплошнолесосечных рубок в подзоне средней тайги.

Изучение уровня каталазной активности подзолистых почв проводили на базе почвенного стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Республика Коми, Усть-Куломский район). Исследованные лесные фитоценозы приурочены к подзоне средней тайги. Они располагаются на южной окраине Тиманской гряды (возвышенность Джемжимпарма), где в автоморфных условиях широко распространены типич-

ные подзолистые почвы. В границах данного стационара выделены три участка: участок коренного ельника черничного (ПП1); участок молодого лиственнично-хвойного сообщества I класса возраста (ПП2); участок спелого березняка разнотравного (ПП3). Фитоценозы участков ПП2 и ПП3 сформировались после проведения в зимний период сплошных рубок еловых чернично-зеленомошных лесов в 2001–2002 и 1969–1970 гг. соответственно. Почвы выделенных участков относятся к подзолистым текстурно-дифференцированным, развитым на крупнопылеватых покровных суглинках. Детальная характеристика особенностей геолого-морфологического строения, климата и растительности района исследования, морфологического строения, физико-химических свойств почв и их режимов представлена в ранее опубликованных работах [14, 15, 16].

Отбор проб для определения ферментативной активности почв проводили в период с 2008 по 2013 г. в 8–10-кратной повторности на каждом выделенном участке. Физико-химические исследования выполняли в лаборатории биологии почв и проблем природовосстановления отдела почвоведения и ЦКП «Хроматография» экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Содержание органического углерода $\omega(\text{Сорг})$ и азота общего $\omega(\text{Nобщ})$ определяли газохроматографическим методом на CNHS-O анализаторе EA-1110 фирмы Carlo Erba. Определение pH водной (pH_{водн.}) и солевой (pH_{сол.}) вытяжек проводили потенциометрическим методом на иономере «Анион-4100» со стеклянным и проточным хлорсеребряным электродами. Каталазную активность измеряли газометрическим методом [9], который позволяет определить не только суммарную каталитическую активность (ΣКА), но и оценить вклад ферментативной (КАф) и неферментативной (КАнф) ее составляющих. Важность их разграничения обусловлена тем, что каталитическая активность почв по отношению к перекисям определяется как биотическими факторами, в частности наличием в почвах фермента каталазы (КАф), так и абиотическими, благодаря присутствию в почвах различных соединений, в том числе неорганических, способных катализировать эти реакции (КАнф) [17]. На основе данных измерения объема кислорода, выделившегося через одну и две минуты после взаимодействия почвенной пробы с перекисью водорода, рассчитывали коэффициент каталазной активности почвы (ККП, %) как отношение активности каталазы в минеральном подзолистом горизонте к сумме активностей каталазы во всех исследованных горизонтах почвенного профиля [10]. Статистическую обработку полученного массива данных осуществляли с помощью пакета компьютерных программ «STATISTICA» и «GRAPHS».

Некоторые химические параметры почв ельника черничного (ПП1) и лиственнично-хвойных насаждений, сформировавшихся на вырубке 2001–2002 (ПП2) и 1969–1970 гг. (ПП3)

Table 1

Some chemical parameters of soils of the spruce bilberry forest (site 1) and deciduous-coniferous forest stands, formed on cutting of 2001–2002 (site 2) and 1969–1970 (site 3)

| Участок Site | Параметр Parameter | Генетический горизонт почвы Genetic horizon of the soil | | | |
|-----------------|--------------------------------|--|------------|------------|--------------|
| | | O1 | O2 | O3 | EL[e(g)]** |
| ПП1 | Зольность, % Ash content, % | 13,1 ± 3,4' | 12,0 ± 2,9 | 26,8 ± 4,6 | 94,5 ± 1,3 |
| | pH _{водн.} , ед. pH | 5,1 ± 0,2 | 4,4 ± 0,4 | 4,3 ± 0,2 | 3,9 ± 0,3 |
| | pH _{сол.} , ед. pH | 4,6 ± 0,1 | 3,5 ± 0,3 | 3,4 ± 0,3 | 3,2 ± 0,1 |
| | C _{орг.} , % | 39,7 ± 4,1 | 42,1 ± 3,0 | 34,3 ± 4,3 | 2,4 ± 0,5 |
| | N _{общ.} , % | 1,7 ± 0,2 | 1,9 ± 0,2 | 1,5 ± 1,2 | 0,15 ± 0,03 |
| | C/N | 23,1 ± 1,6 | 22,5 ± 1,8 | 23,3 ± 1,4 | 15,8 ± 0,9 |
| ПП2 | Зольность, % Ash content, % | 12,0 ± 3,4 | 12,6 ± 1,9 | 23,6 ± 3,1 | 95,0 ± 0,9 |
| | pH _{водн.} , ед. pH | 4,8 ± 0,2 | 4,4 ± 0,1 | 4,1 ± 0,2 | 4,0 ± 0,1 |
| | pH _{сол.} , ед. pH | 4,2 ± 0,3 | 3,6 ± 0,2 | 3,2 ± 0,2 | 3,2 ± 0,1 |
| | C _{орг.} , % | 36,8 ± 4,9 | 41,5 ± 1,7 | 36,1 ± 4,1 | 2,0 ± 0,3 |
| | N _{общ.} , % | 1,4 ± 0,2 | 1,6 ± 0,1 | 1,3 ± 0,2 | 0,11 ± 0,02 |
| | C/N | 26,9 ± 2,6 | 25,9 ± 1,2 | 27,9 ± 1,9 | 19,2 ± 1,4 |
| ПП3 | Зольность, % Ash content, % | 15,2 ± 7,1 | 20,0 ± 6,0 | 42,7 ± 8,1 | 95,6 ± 0,6 |
| | pH _{водн.} , ед. pH | 5,2 ± 0,3 | 5,6 ± 0,2 | 4,6 ± 0,5 | 4,2 ± 0,1 |
| | pH _{сол.} , ед. pH | 3,8 ± 0,2 | 4,7 ± 0,1 | 3,3 ± 0,1 | 5,2 ± 0,5 |
| | C _{орг.} , % | 36,7 ± 7,3 | 35,0 ± 5,7 | 25,6 ± 7,5 | 1,87 ± 0,3 |
| | N _{общ.} , % | 1,7 ± 0,4 | 1,8 ± 0,3 | 1,18 ± 0,2 | 0,123 ± 0,02 |
| | C/N | 22,2 ± 2,9 | 19,9 ± 0,8 | 21,6 ± 4,1 | 15,2 ± 0,5 |

* Среднее значение показателя ± границы доверительного интервала для $p = 0,95$, $n = 8-10$;

** EL[e] – подзолистый горизонт без признаков оглеения (ПП1, ПП3); EL[e, g] – подзолистый горизонт с признаками поверхностного оглеения (ПП2)

* Average value of the indicator ± confidence interval, $p = 0.95$, $n = 8-10$;

** EL [e] – podzolic horizon without gleying (site 1, site 3); EL [e, g] – podzolic horizon with surface gleying (site 2)

Результаты исследований

В наземных биогеоценозах лесные подстилки являются связующим звеном между растительностью и почвой [12]. Их свойства достаточно четко отражают сукцессионные процессы в послерубочный период [18]. На исследованных нами участках органомный (подстилочно-торфяной) горизонт подзолистых почв четко дифференцирован в зависимости от степени разложения растительных остатков на подгоризонты: O1 – очес мхов (ПП1 и ПП2) и листовой опад древесных растений (ПП3); O2 – подгоризонт ферментации (средне разложенная часть оторфованной лесной подстилки); O3 – подгоризонт гумификации (хорошо разложенная часть подстилки с включением минеральных компонентов почвы). Мощность подстилки варьирует от $5,9 \pm 0,7$ см (участок ПП3) до $12,1 \pm 2,3$ см (ПП2). В коренном ельнике (ПП1) она занимает промежуточное положение и составляет $7,8 \pm 1,1$ см. Возрастание мощности подстилочно-

торфяного горизонта на участке ПП2 связано с усилением поверхностного гидроморфизма, отмечаемого на первых этапах послерубочной сукцессии [15], и активным развитием мохового яруса из политриховых и сфагновых мхов. Ее уменьшение на участке ПП3 обусловлено последовательным формированием древостоя из лиственных пород, изменением вследствие этого количественных и качественных характеристик опада [14], активизацией микробиологической деятельности [19].

Сукцессионная смена растительности в процессе ее восстановления на вырубках обусловила соответствующие изменения физико-химических свойств лесных подстилок подзолистых почв (табл. 1). На участке ПП3 наблюдаются снижение в нижней части подстилки актуальной кислотности, содержания органического углерода и азота, величины C/N и, как было показано ранее [14, 20], возрастание обменных оснований (Ca^{2+} и Mg^{2+}). На участке ПП2 отмече-

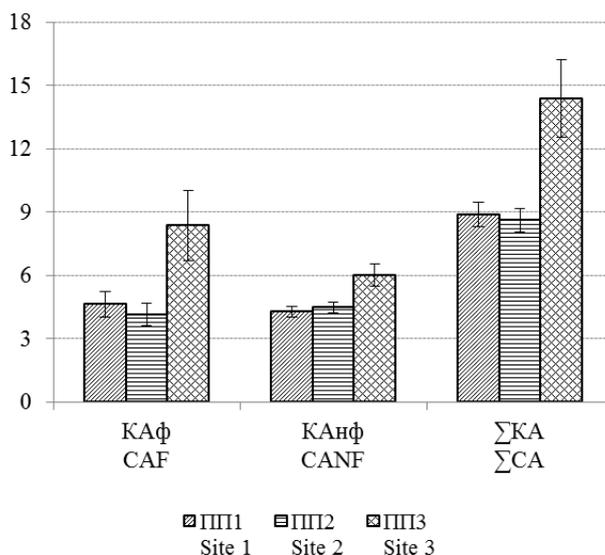


Рис. 1. Показатели ($\text{cm}^3 \text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) суммарной ($\Sigma\text{КА}$), ферментативной (КАф) и неферментативной (КАнф) каталитической активности почв коренного ельника (ПП1), молодого лиственнично-хвойного сообщества (ПП2) и спелого березняка разнотравного (ПП3). Планками погрешности показаны границы доверительного интервала для $p = 0,95$

Fig. 1. Indicators ($\text{cm}^3 \text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) of the total (ΣCA), enzymatic (CAF) and non-enzymatic (CANF) catalytic activity of soils of the native spruce forest (site 1), young deciduous-coniferous community (site 2) and mature birch stand of herb type (site 3). Error bars indicate the boundaries of the confidence interval for $p = 0.95$

но расширение соотношения C/N на фоне снижения в органогенном горизонте содержания азота и увеличения органического углерода, свидетельствующих о заторможенности процессов разложения растительных остатков в почве данного участка. На всех участках прослеживается увеличение зольности от верхней части подстилки к нижней с максимальной выраженностью этой закономерности в лесной подстилке участка ПП3. Выявленные различия в той или иной мере оказывают влияние на функционирование почвенных микроорганизмов – основного фактора биохимической активности почв.

Изучение специфики проявления каталитической активности в почвах коренного елового леса (ПП1) и лиственнично-хвойных сообществ (ПП2, ПП3) показало следующее. В среднем, по данным за все сроки отбора, почвы участков ПП1 и ПП2 оказались близки по величинам суммарной каталитической активности ($\Sigma\text{КА}$), ее ферментативной (КАф) и неферментативной (КАнф) составляющим (рис. 1). На участке ПП3 отмечено достоверное увеличение величин КАф (в два раза), КАнф (в 1,4 раза) и $\Sigma\text{КА}$ (практически в два раза) по сравнению с ПП1 и ПП2. Возрастание каталазной активности на участке спелого березняка разнотравного может быть следствием изменения состава опада [14] и снижения кислотности среды. Известно, что уровень кислотности оказывает существенное влияние на активность каталазы: оптимальные условия для проявления активности каталазы – это нейтральная и слабощелочная реакция среды, в то время как ее подкисление оказывает ингибирующее действие на активность каталазы.

В рассмотренных почвах суммарная каталитическая активность варьируется в широких пределах (табл. 2). Максимальной каталитической активностью характеризуются подгоризонты лесной подстилки. Сокращение биомассы и разнообразия микроорганизмов в подзолистых горизонтах [21] приводит к резкому снижению каталитической активности. Аналогичная картина отмечена и в наших исследованиях при анализе минеральных подзолистых горизонтов на всех рассмотренных участках, где суммарная каталитическая активность варьируется от 0,2 до 5,2 $\text{cm}^3 \text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ и по сравнению с органогенными горизонтами в среднем снижена в 6,8–10,2 раза.

Внутрипрофильное распределение активности фермента каталазы (КАф) в подстилке коренного ельника при сравнительно близких значениях данного показателя по подгоризонтам имеет тенденцию возрастания ее вклада в суммарную каталитическую активность в направлении от верхней (50,6 %) части подстилки к нижней (54,6 %) (рис. 2). В органогенном горизонте участка молодого лиственнично-хвойного сообщества (ПП2) доля КАф относительно выровнена по подгоризонтам и составляет соответственно 49,3 %, 48,0 % и 47,1 %. Для подгорizonтов лесной подстилки почвы средневозрастного хвойно-лиственничного сообщества (ПП3) отмечена обратная картина. В верхней части подстилки доля КАф максимальна (63 %), в нижней – снижается до 55 %. В минеральных горизонтах основной вклад в величину $\Sigma\text{КА}$ вносят катализаторы неферментативной природы (72–74 %), роль которых может быть весьма значимой в почвенных системах [17].

Таблица 2

Пределы варьирования каталитической активности в почвах коренного ельника черничного (ПП1), молодого лиственно-хвойного сообщества, сформировавшегося на вырубке 2001–2002 гг. (ПП2), и спелого березняка разнотравного (ПП3), см³ O₂ · г⁻¹ · мин⁻¹

Table 2

Limits of the variation of catalytic activity in the soils of the native bilberry spruce forest (site 1), young deciduous-coniferous community, formed on the clear cutting of 2001–2002 (site 2), and mature birch stand of herb type (site 3), cm³ O₂ · g⁻¹ · min⁻¹

| Горизонт почвы Horizon of the soil | Суммарная каталитическая активность (ΣКА) Total catalytic activity | | | Активность каталазы (КАф) Enzymatic activity | | | Неферментативная каталитическая активность (КАнф) Non-enzymatic catalytic activity | | |
|---------------------------------------|---|-----------|------------|---|-----------|------------|---|-----------|-----------|
| | ПП1 | ПП2 | ПП3 | ПП1 | ПП2 | ПП3 | ПП1 | ПП2 | ПП3 |
| O1 | 9,0 ± 1,5 | 8,5 ± 1,2 | 16,9 ± 4,4 | 4,6 ± 1,5 | 4,2 ± 1,1 | 10,6 ± 4,1 | 4,5 ± 0,5 | 4,3 ± 0,5 | 6,3 ± 1,2 |
| | 4,0–19,0 | 2,8–18,2 | 6,6–39,0 | 0,0–14,4 | 0,2–12,2 | 0,4–35,0 | 2,0–7,2 | 2,6–6,2 | 3,8–16,4 |
| O2 | 8,6 ± 0,8 | 9,1 ± 1,1 | 16,5 ± 3,9 | 4,5 ± 0,9 | 4,2 ± 1,1 | 9,8 ± 3,43 | 4,1 ± 0,4 | 4,8 ± 0,6 | 6,7 ± 1,2 |
| | 5,0–13,8 | 5,2–16,2 | 8,0–31,6 | 0,6–10,4 | 0,2–10,0 | 1,2–27,2 | 2,2–6,6 | 2,8–8,4 | 3,8–14,6 |
| O3 | 9,2 ± 1,0 | 8,4 ± 0,8 | 13,0 ± 2,6 | 5,0 ± 1,1 | 3,9 ± 0,9 | 7,2 ± 2,4 | 4,2 ± 0,6 | 4,3 ± 0,4 | 5,8 ± 1,0 |
| | 4,4–14,0 | 5,2–12,6 | 5,4–28,8 | 1,4–9,8 | 1,0–9,0 | 1,4–24,6 | 2,4–7,0 | 2,8–6,8 | 4,0–11,6 |
| EL[e(g)] | 2,3 ± 0,5 | 2,3 ± 0,5 | 3,2 ± 0,4 | 0,6 ± 0,3 | 0,6 ± 0,3 | 0,9 ± 0,3 | 1,7 ± 0,4 | 1,7 ± 0,4 | 2,3 ± 0,3 |
| | 0,2–3,6 | 0,3–4,5 | 0,7–5,2 | 0,0–1,9 | 0,0–2,6 | 0,0–2,7 | 0,1–3,2 | 0,2–3,4 | 0,7–3,8 |

Примечание: в числителе: среднее значение показателя ± границы доверительного интервала для p = 0,95 (n = 24–30); в знаменателе: минимальное и максимальное значение показателя

Note: in the numerator: the average value of the indicator ± confidence interval for p = 0.95 (n = 24–30); in the denominator: the minimum and maximum value of the indicator

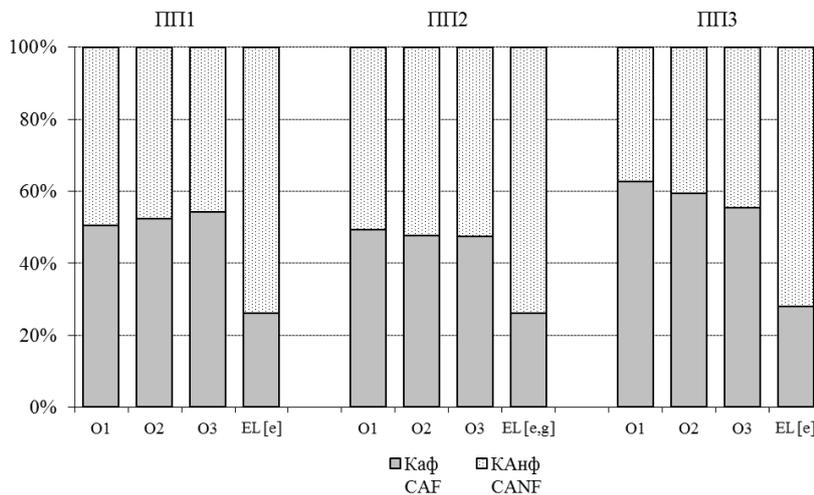


Рис. 2. Доля показателей ферментативной (КАф) и неферментативной (КАнф) каталитической активности почв в суммарной каталитической активности коренного ельника (ПП1), молодого лиственно-хвойного сообщества (ПП2) и спелого березняка разнотравного (ПП3)

Fig. 2. Percentage of the enzymatic (CAF) and non-enzymatic (CANF) catalytic activity of soils in the total catalytic activity of the native spruce forest (site 1), young deciduous-coniferous community (site 2) and mature birch stand of herb type (site 3)

В целом ферментативная активность подзолистых почв на рассмотренных нами участках невелика. В соответствии со шкалой Д. Г. Звягинцева, предложенной для оценки степени обогащенности почв ферментами, подгоризонты лесных подстилок имеют среднюю степень обогащенности каталазой. Однако в отдельные сроки отбора они соответствовали категории почв, богатых этим ферментом. В первую очередь это относится к лесной подстилке почвы участка ПП3, для которой в 2013 г. отмечены максимальные значения величины КАф (11,7–24,7 см³ O₂ · г⁻¹ · мин⁻¹). Последнее обусловлено, скорее всего, благоприятными погодными условиями, сложившимися в летний период этого года. По сравнению с предыдущими годами наблюдений, летний период 2013 г. отличался

максимально высокими температурами (среднелетняя температура + 16,7 °С) и небольшим недобором осадков (75 % от нормы), что обеспечило оптимальные условия для функционирования аэробной микрофлоры и накопления фермента каталазы в лесной подстилке участка ПП3, представленной преимущественно продуктами разложения лиственного опада. В минеральных подзолистых горизонтах всех рассмотренных почв значения величины КАф характеризуют почвы по величине активности каталазы как бедные и очень бедные, что в принципе типично для почв подзолистого типа.

Расчет величины коэффициента каталазной активности (ККП), выполненный по результатам определения объема кислорода, выделившегося спустя

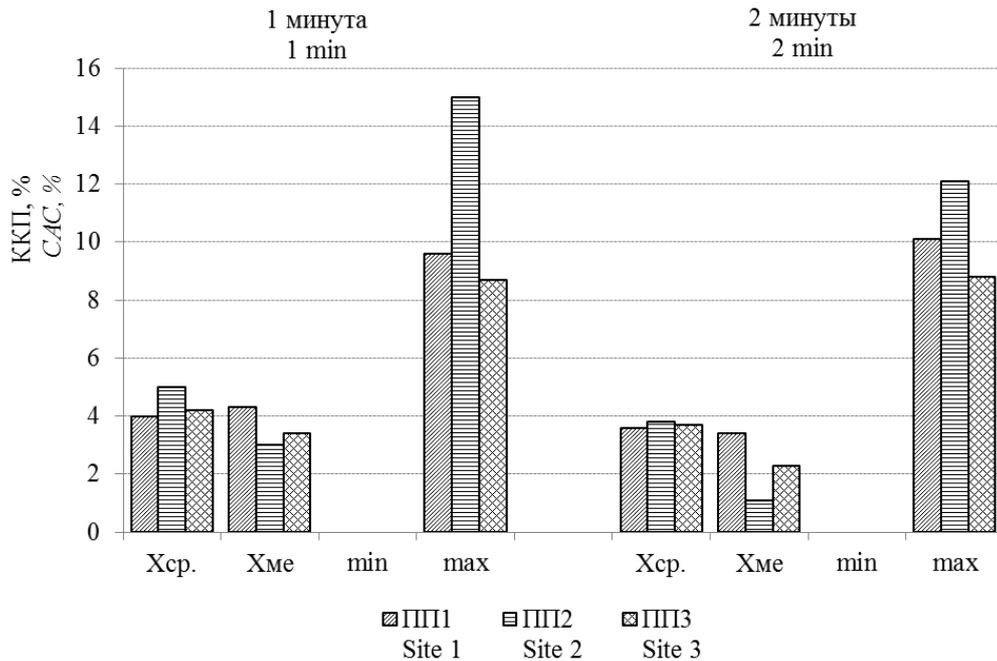


Рис. 3. Изменение коэффициента каталазной активности (ККП, %) в почвах коренного елового леса (ПП1), молодого лиственнично-хвойного сообщества (ПП2) и спелого березняка разнотравного (ПП3): Хсп. – среднеарифметическое, Хме – медианное, min – минимальное, max – максимальное значение ККП

Fig. 3. Variation of catalase activity coefficient of (%) in the soils of the native spruce forest (site 1), young deciduous-coniferous community (site 2) and mature birch stand of herb type (site 3). Хав – average, Хме – median, min – minimum, max – maximum value of the catalase activity coefficient

1 и 2 мин взаимодействия перекиси водорода с образцами почв, показал сходную картину в изменении этого показателя для почв разных участков (рис. 3). Это свидетельствует о возможности использования данных как за 1 мин, так и за 2 мин для анализа экологической ситуации по величине ферментативной активности. Как видно из графиков (рис. 3), для подзолистых почв величина ККП является нестабильным показателем. Она варьируется на всех участках с размахом по датам отбора от нулевых значений до 9–15 % (1 мин) или 8–12 % (2 мин), что связано с крайне низкими значениями активности каталазы в подзолистых горизонтах и значительным варьированием этого показателя в подгоризонтах лесных подстилок. Однако расчет средних значений ККП (Хсп.) для разных участков показывает их сходство по данному параметру, особенно при использовании значений, полученных за 2 мин взаимодействия. Следует отметить, что в этом случае более показательны не среднеарифметические значения ККП (Хсп.), которые на всех рассмотренных участках оказались близки (соответственно 3,6, 3,8, 3,7 %), а значения медианы (Хме). В почвах вырубок величины Хме ниже (1,1–2,3 %) по сравнению с почвой коренного елового леса (3,4 %). При этом в почве участка ПП2, где становление лиственного древостоя находится на начальных стадиях восстановления и где на первых этапах послерубочной сукцессии наблюдается временное переувлажнение почв, медианное значение ККП минимально (1,1 %). Это свидетельствует

о том, что в 50 % случаев (в половине рассмотренных дат отбора) почвообразовательные процессы на участке молодого лиственного сообщества (ПП2) протекают в условиях более резкого подавления биологических процессов, нежели на участке спелого березняка разнотравного (ПП3) в сравнении с почвой коренного елового леса (ПП1), не нарушенной порубочной деятельностью. В целом рассчитанные величины ККП позволяют говорить о существенно более низкой биологической активности рассмотренных нами подзолистых почв по сравнению, например, с почвами Национального парка «Смоленское поозерье» и серых лесных почв сосновых насаждений Свердловской области, средние значения ККП для которых составили соответственно 16,1 и 20,6 % [10], что связано со спецификой их формирования и биологической активности их органогенных и минеральных горизонтов.

Проведенный кластерный анализ выявил четкую специфику в проявлении каталитической активности почв исследованных нами участков (рис. 4). Первый кластер объединил все подгоризонты лесных подстилок почв коренного ельника и молодого лиственнично-хвойного сообщества (ПП1 и ПП2). По всей видимости, сходство в проявлении каталитической активности этих двух участков обусловлено однотипностью состава и строения их органогенных горизонтов. Лесные подстилки почв ПП1 и ПП2 представлены в первую очередь продуктами трансформации (разложения) мхов напочвенного покрова. Второй кластер

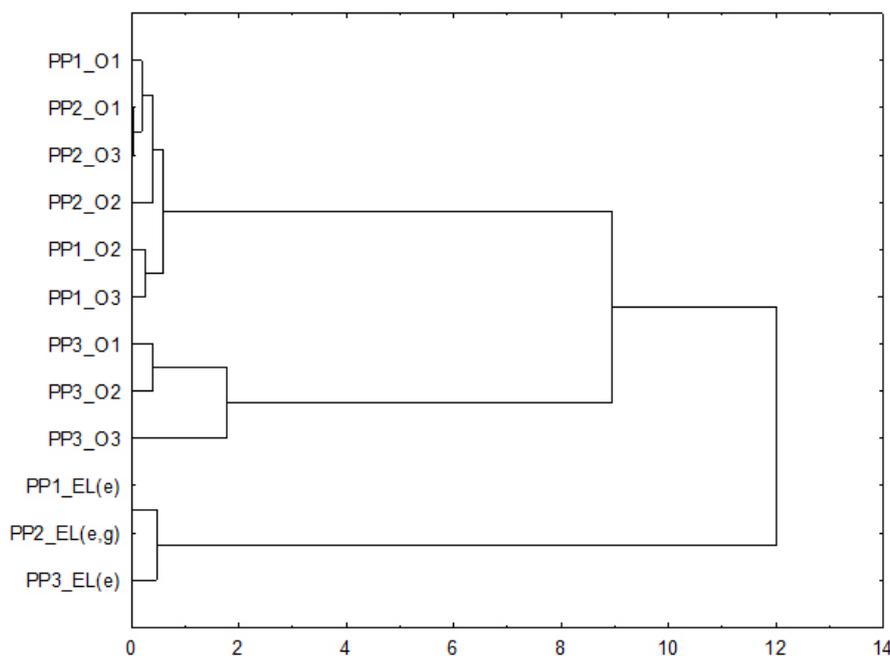


Рис. 4. Дендрограмма сходства почв коренного ельника черничного (PP1), молодого лиственно-хвойного сообщества (PP2) и спелого березняка разнотравного (PP3) по показателям ферментативной и неферментативной каталитической активности (предварительная стандартизация данных, количество переменных – 12, количество наблюдений – 24, кластеризация методом Уорда, метрика расстояния – Манхэттенское расстояние)

Fig. 4. Horizontal similarity dendrogram in the manifestation of enzymatic and non-enzymatic catalytic activity in the soils of the native spruce forest (site 1), young deciduous-coniferous community (site 2) and mature birch stand of herb type (site 3) (preliminary standardization of data, number of variables – 12, number of observations – 24, Ward clustering, distance metric – Manhattan distance)

включил все подгоризонты лесной подстилки почвы участка спелого березняка разнотравного (ППЗ), что подтверждает специфичность формирования органогенного горизонта в почве вырубки, прошедшей определенный период становления лиственного древостоя. Третий кластер представлен минеральными подзолистыми горизонтами почв всех трех рассмотренных участков. Это свидетельствует о том, что в биоклиматических условиях средней тайги на биологическую активность подзолистых горизонтов почв еловых ненарушенных лесов и лиственно-хвойных насаждений, сформировавшихся после сплошнолесосечных рубок, характер данного антропогенного воздействия, возраст и состав древостоя на вырубках существенного влияния не оказывают.

Однако многофакторный дисперсионный анализ, включающий в комплекс независимых факторов тип фитоценоза (градация: коренной ельник, молодое лиственно-хвойное сообщество, спелый березняк разнотравный), генетический горизонт (градация: подгоризонты подстилки, подзолистый горизонт), срок отбора (градация: месяцы отбора образцов), год (градация: год отбора образцов), показал следующее. Максимальной величиной критерия Фишера характеризуется фактор года ($F = 42,04; p \leq 1 \cdot 10^{-6}$), значительное влияние на активность каталазы оказывает также генетический горизонт ($F = 23,63; p \leq 1 \cdot 10^{-6}$) и несколько меньше, но достоверно, влияет срок отбора образцов почв ($F = 16,01; p \leq 1 \cdot 10^{-6}$). Тип фитоце-

ноза, а следовательно, характер растительного опада, поступающий на поверхность почвы в процессе естественного лесовосстановления на вырубках еловых лесов, не оказывают существенного влияния на проявление каталазной активности почв ($F = 0,09; p = 0,77$), по сравнению с погодными условиями года. Таким образом, наибольшее влияние на изменение показателей каталазной активности оказывают погодные условия года отбора образцов, генетический горизонт почвы и срок отбора (рис. 5).

Выводы. Рекомендации

1. Установлены параметры каталитической активности для подзолистых текстурно-дифференцированных почв среднетаежного коренного ельника черничного и его разновозрастных лиственно-хвойных производных, сформировавшихся после проведения сплошнолесосечных рубок. Показано, что органогенные горизонты подзолистых почв отличаются средним уровнем обогащенности ферментом каталазы, минеральные подзолистые – бедным и очень бедным. При благоприятных погодных условиях года каталазная активность органогенных горизонтов в подзолистых почвах может достигать величин, соответствующих категории почв, богатых этим ферментом.

2. Для органогенных горизонтов подзолистых текстурно-дифференцированных почв характерен примерно равнозначный (47–63 %) вклад ферментативной и неферментативной (абиотической) составляющих в суммарную каталитическую активность, в то

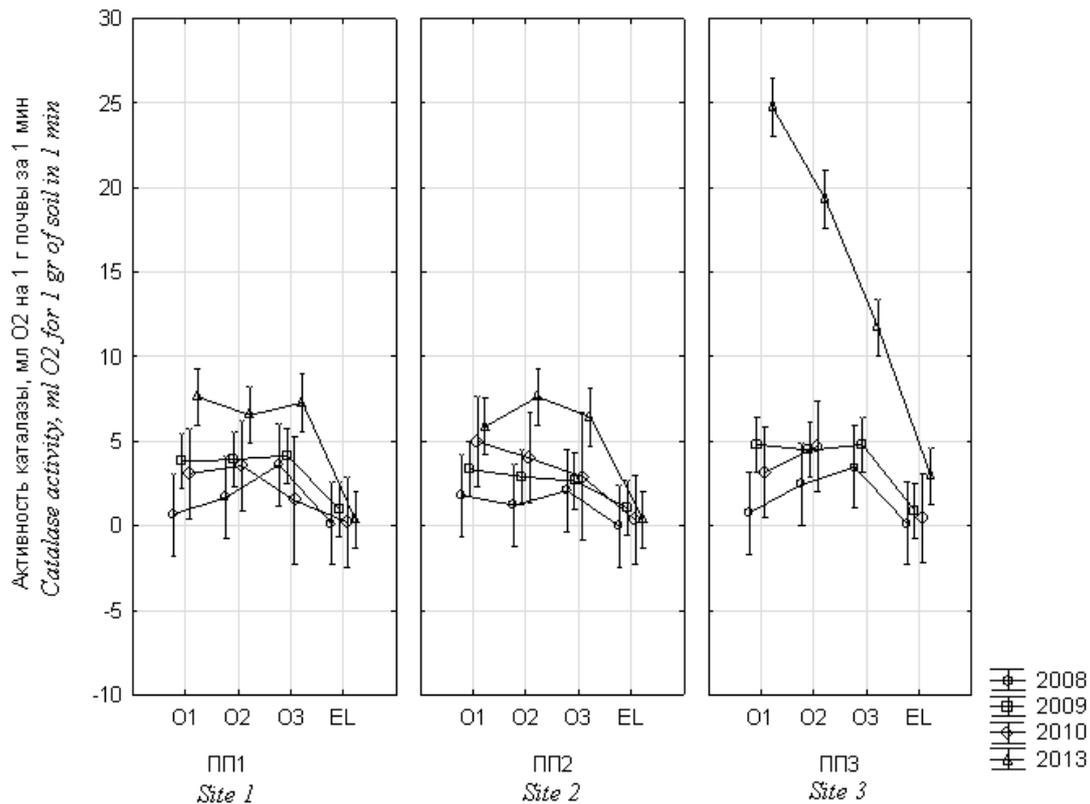


Рис. 5. Изменение активности фермента каталазы по годам наблюдений в подгоризонтах лесной подстилки (O1, O2, O3) и подзолистом горизонте (EL) в почвах коренного елового леса (ПП1), молодого лиственно-хвойного сообщества (ПП2) и спелого березняка разнотравного (ПП3)

Fig. 5. Variation of enzymatic catalase activity by the years of observations in the soil sub-horizons of forest litter O1, O2, O3 and podzolic horizon EL of the native spruce forest (site 1), young deciduous-coniferous community (site 2) and mature birch stand of herb type (site 3)

время как в минеральных подзолистых горизонтах наблюдается преобладающая роль катализаторов неферментативной природы (72–74 %).

3. Коэффициент каталазной активности почв (ККП), рассчитываемый как отношение каталазной активности в подзолистом (EL) горизонте к сумме активностей каталазы в минеральном и органогенном горизонтах (O1+O2+O3+EL) почв, является нестабильной величиной, варьирующей в подзолистых почвах елового леса и разновозрастных лиственно-хвойных насаждений, сформировавшихся на вырубках, в зависимости от срока отбора от нулевых значений до 8–12 %. При оценке экологического состояния почв более показательны не сред-

неарифметические значения ККП, а их медианные значения.

4. В биоклиматических условиях подзоны средней тайги изменения экологических условий на участках сплошнолесосечных рубок еловых зеленомошных лесов не оказывают значимого влияния на параметры каталазной активности подзолистых почв, находящихся на ранних этапах естественного самовосстановления древесного покрова (на стадии формирования молодого лиственно-хвойного сообщества I класса возраста). Первоочередное влияние на изменение показателей каталазной активности оказывают погодные условия года, специфические особенности генетических горизонтов почв и срок отбора.

Литература

1. Казеев К. Ш., Колесников С. И. Биодиагностика почв: методология и методы исследований. Ростов н/Д : Изд-во Южного федерального университета, 2012. 260 с.
2. Хазиев Ф. Х. Функциональная роль ферментов в почвенных процессах // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. 2015. Т. 20. № 2. С. 14–24.
3. Сорокин Н. Д., Афанасова Е. Н. Микробиологическая диагностика состояния почв и филлосферы лесных экосистем Сибири // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2012. № 1. С. 100–108.
4. Фахрутдинов А. И., Ямпольская Т. Д. Ферментативная активность и питательный режим почв на лесных вырубках // Известия Самарского науч. центра РАН. 2016. Т. 18. № 2(2). С. 530–533.
5. Медведева М. В., Кудинова Ю. С. Изменение биологической активности почв в процессе естественного лесовосстановления соснового древостоя // Вестник ПГТУ. Лес. Экология. Природопользование. 2017. № 1 (33). С. 17–25.

6. Geng Y., Dighton J., Gray D. The effects of thinning and soil disturbance on enzyme activities under pitch pine soil in New Jersey Pinelands // *Applied Soil Ecology*. 2012. No. 62. P. 1–7.
7. Adamczuk B., Adamczuk S., Kukkola M., Tamminen P., Smolander A. Logging residue harvest may decrease enzymatic activity of boreal forest soils // *Soil Biology & Biochemistry*. 2015. No. 82. P. 74–80.
8. Даденко Е. В., Денисова Т. В., Казеев К. Ш., Колесников С. И. Оценка применимости показателей ферментативной активности в биодиагностике и мониторинге почв // *Поволжский экологический журн.* 2013. № 4. С. 385–393.
9. Хазиев Ф. Х. Методы почвенной энзимологии. М. : Наука, 2005. 252 с.
10. Неверова О. П., Щербаков И. В. Суммарная каталазная активность почв и ККП в Национальном парке «Смоленское поозерье» // *Аграрный вестник Урала*. 2011. № 2. С. 66–68.
11. Щербаков И. В. Активность каталазы в подгоризонтах лесной подстилки и верхнем горизонте почвы // *Аграрный вестник Урала*. 2011. № 6. С. 49–51.
12. Богатырев Л. Г., Смагин А. В., Акишина М. М., Витязев В. Г. Географические аспекты функционирования лесных подстилок // *Вестник Московского университета. Сер. 17. Почвоведение*. 2013. № 1. С. 30–36.
13. Антонов Г. И., Безкоровайная И. Н., Климченко А. В., Семенякин Д. А. Ферментативная активность почв после первого приема выборочной рубки в сосняках Красноярской лесостепи // *Вестник КрасГАУ*. 2011. № 7. С. 61–66.
14. Дымов А. А., Бобкова К. С., Тужилкина В. В., Ракина Д. А. Растительный опад в коренном ельнике и лиственнично-хвойных насаждениях // *ИВУЗ «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 журн.* 2015. № 5. С. 64–76.
16. Дымов А. А., Старцев В. В. Изменение температурного режима подзолистых почв в процессе естественного лесовозобновления после сплошнолесосечных рубок // *Почвоведение*. 2016. № 5. С. 599–608.
17. Зубкова Т. А., Карпачевский Л. О. Катализаторы в почве // *Химия и жизнь – XXI век*. 2008. № 6. С. 26–29.
18. Лиханова Н. В. Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на вырубках средней тайги // *Лесной журн.* 2014. № 3. С. 52–66.
19. Использование микробиологических показателей и параметров ферментативной активности для оценки влияния сплошных рубок на подзолистые почвы средней тайги / Е. М. Перминова, Ю. А. Виноградова, В. А. Ковалева, Е. М. Лаптева // *Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем : сб. мат. XIII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Киров, 1–2 декабря 2015 г.)*. Киров, 2015. С. 294–298.
20. Лаптева Е. М., Бондаренко Н. Н., Виноградова Ю. А., Кубик О. С., Шамрикова Е. В., Пунегов В. В. Влияние сукцессии растительного покрова на состав водорастворимых органических соединений в почвах вырубок // *Известия Самарского науч. центра РАН*. 2015. № 4 (4). С. 673–680.
21. Гродницкая И. Д., Сорокин Н. Д., Евграфова С. Ю., Антонов Г. И., Сырцов С. Н., Александров Д. Е., Трусова М. Ю., Коробан Н. В. Микробиологическая трансформация углерода CH_4 и CO_2 в криогенных почвах тундровых и лесных экосистем Сибири // *Лесоведение*. 2017. № 2. С. 111–127.

References

1. Kazeev K. Sh., Kolesnikov S. I. Biodiagnostic of soils: the methodology and methods of researches. Rostov-on-Don : Publishing of Southern Federal University, 2012. 260 p.
2. Khaziev F. Kh. Functional role of enzymes in soil processes // *Bulletin of the Academy of sciences of the Republic of Bashkortostan*. 2015. Vol. 20. No. 2. P. 14–24.
3. Sorokin N. D., Afanasova E. N. Microbiological diagnostics of soil stage in the phyllosphere of the woodland ecosystem of Siberia // *Ecology*. 2012. No. 1. P. 100–108.
4. Fakhrutdinov A. I., Yampolskaya T. D. Enzymatic activity and nutritious mode of soils at forest cuttings // *News of Samara scientific center of RAS*. 2016. Vol. 18. No. 2(2). P. 530–533.
5. Medvedeva M. V., Kudinova Iu. S. Change in Biological Activity of Soil in the Process of Pinery Natural Regeneration // *Bulletin of Volga State University of Technology. Ser. Forest. Ecology. Nature Management*. 2017. No. 1 (33). P. 17–25.
6. Geng Y., Dighton J., Gray D. The effects of thinning and soil disturbance on enzyme activities under pitch pine soil in New Jersey Pinelands // *Applied Soil Ecology*. 2012. No. 62. P. 1–7.
7. Adamczuk B., Adamczuk S., Kukkola M., Tamminen P., Smolander A. Logging residue harvest may decrease enzymatic activity of boreal forest soils // *Soil Biology & Biochemistry*. 2015. No. 82. P. 74–80.

8. Dadenko E. V., Denisova T. V., Kazeev K. Sh., Kolesnikov S. I. Applicability of enzyme activity indices for soil bioindication and monitoring // Povolzhskiy journal of ecology. 2013. No. 4. P. 385–393.
9. Khaziev F. Kh. Methods of soil enzymology. M. : Nauka, 2005. 252 p.
10. Neverova O. P., Shherbakov I. V. The total catalase activity of soils and CCS in the National Park «Smolenskoye Lake District» // Agrarian Bulletin of the Urals. 2011. No. 2 (81). P. 66–68.
11. Shherbakov I. V. Catalase activity in subhorizons in forest litter and in the upper soil horizon // Agrarian Bulletin of the Urals. 2011. No. 6. P. 49–51.
12. Bogatyrev L. G., Smagin A. V., Akishina M. M. Geographical aspects of the litter // Moscow University Soil Science Bulletin. 2013. No. 1. P. 30–36.
13. Antonov G. I., Bezkorovaynaya I. N., Klimchenko A. V., Semenyakin D. A. Soil enzyme activity after first set selection cutting in the Krasnoyarsk forest-steppe pine forests // Bulletin of KrasGAU. 2011. No. 7. P. 61–66.
14. Dymov A. A., Bobkova K. S., Tuzhilkina V. V., Rakina D. A. Tree Waste in an Aboriginal Spruce Forest and Mixed Stands // IVUZ «Forest journal». 2012. No. 3. P. 7–18.
15. Lapteva E. M., Vtjurin G. M., Bobkova K. S., Kaverin D. A., Dymov A. A., Simonov G. A. Soil and Soil Cover Changes in Spruce Forests after Final Logging // Sibirskij forest journal. 2015. No. 5. P. 64–76.
16. Dymov A. A., Starcev V. V. Changes in the temperature regime of podzolic soils in the process of natural regeneration after clear-cuttings // Eurasian soil science. 2016. No. 5. P. 599–608.
17. Zubkova T. A., Karpachevskij L. O. Catalysts in the soil // Chemistry and life – XXI century. 2008. No. 6. P. 26–29.
18. Lihanova N. V. The Role of Tree Waste in the Litter Layer Formation in Cutting Areas of Middle Taiga Spruce Forests // Forest journal. 2014. No. 3. P. 52–66.
19. Use of microbiological parameters and parameters of enzymatic activity to assess the effect of clear cuttings on podzolic soils of the middle taiga / E. M. Perminova, Ju. A. Vinogradova, V. A. Kovaleva, E. M. Lapteva // Actual problems of regional ecology and biological diagnostics of living systems : collectin of materials of XIII All-Russian scientific-practical conf. with international participation (Kirov, December 1–2, 2015). Kirov, 2015. P. 294–298.
20. Lapteva E. M., Bondarenko N. N., Vinogradova Yu. A., Kubik O. S., Shamrikova E. V., Punegov V. V. Vegetation cover succession and its role in composition of water-soluble organic compounds in soil of cut areas // News of Samara scientific center of RAS. 2015. No. 4 (4). P. 673–680.
21. Grodnitskaya I. D., Sorokin N. D., Evgrafova S. Yu., Antonov G. I., Syrtsov S. N., Aleksandrov D. E., Trusova M. Yu., Koroban N. V. Microbial transformation of carbon CH₄ and CO₂ in permafrost-affected soils in tundra and forest ecosystems in Siberia // Contemporary Problems of Ecology Russian Forest Sciences. 2017. No. 2. P. 111–127.