

УДК 631.466:632.122

ПОЧВЕННЫЕ ФЕРМЕНТЫ И ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВ: БИОДЕГРАДАЦИЯ, БИОРЕМЕДИАЦИЯ, БИОИНДИКАЦИЯ

© 2020 г. Ю. М. Поляк^{1,2,*}, В. И. Сухаревич¹

¹ Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН
197110 Санкт-Петербург, ул. Корпусная, 18, Россия

² Санкт-Петербургский государственный университет
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, Россия

*E-mail: yulipolyak@mail.ru

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.

После доработки 13.06.2019 г.

Принята к публикации 10.10.2019 г.

Рассмотрена роль почвенных ферментов в очищении почв от самых разнообразных по химическому составу и свойствам ксенобиотиков. Почвенные ферменты не только играют ведущую роль в биодеградации загрязняющих почву веществ, но могут быть надежным и чувствительным индикатором загрязнения, что позволяет оценить уровень загрязнения и состояние почвенной экосистемы до, после и в процессе ее восстановления, и способствует разработке мер по реабилитации загрязненных экосистем.

Ключевые слова: почвенные ферменты, загрязнение почв, биодеградация, биоремедиация, биоиндикация.

DOI: 10.31857/S0002188120010123

ВВЕДЕНИЕ

Определение биологической активности почвы наряду с изучением физико-химических свойств является важнейшим диагностическим признаком ее состояния [1–3]. Почвенные экосистемы загрязнены многими химическими соединениями с различной структурой, свойствами и уровнем токсичности, попадающими в почву в результате антропогенного воздействия. Основные источники загрязнения – это промышленные предприятия, теплоэнергетический комплекс, коммунальные стоки, сельское хозяйство, включая животноводство и растениеводство [4–6]. Многие из загрязнителей накапливаются в почве, оказывая негативное действие на окружающую среду [7].

На загрязнение почвы первой реагирует микробиота, при этом уже на начальных стадиях загрязнения могут изменяться состав, численность микроорганизмов, их метаболизм, активность почвенных ферментов [8–12]. Почвенная среда обладает уникальной природной способностью к очищению от загрязнений. Очищение происходит в результате многих физико-химических процессов, таких, как дисперсия, сорбция, испарение, гидролиз, окислительно-восстановительные

реакции и др., но наиболее важную роль в разложении поллютантов играет биодеградация.

Ключевым звеном в процессах биодеградации поллютантов являются почвенные ферменты. Роль ферментов различного происхождения в осуществлении биогеохимических циклов широко исследуют и обсуждают в последние десятилетия [13–16]. Почвенные ферменты катализируют специфические реакции, необходимые для восстановления загрязненных почв, причем скорость ферментативных процессов часто превышает скорость процессов с участием химических катализаторов [17].

Основная функция ферментов в загрязненных почвах заключается в трансформации поллютантов до простых и менее токсичных продуктов [18]. Высокую практическую значимость почвенных ферментов определяют техногенез, урбанизация, изменения климата, которые постоянно негативно воздействуют на почву, и окружающую среду в целом [19].

ПОЧВЕННЫЕ ВНЕКЛЕТОЧНЫЕ ФЕРМЕНТЫ

Важная роль ферментов в процессах очищения почв от загрязнителей достаточно хорошо из-

вестна [4]. Почвенные внеклеточные ферменты являются важнейшим и необходимым компонентом почвы, принимающим непосредственное участие в трансформации или полной деградации загрязнителей. В почве содержится значительное количество самых разнообразных ферментов. В настоящее время известно более 1000 ферментов, в том числе участвующих в биодеградации загрязняющих веществ и во всех типах обмена веществ живых организмов [17, 20].

Большинство внеклеточных ферментов находится в иммобилизованном состоянии на глинистых минералах, гумусе, органо-минеральных коллоидах, что позволяет им сохранять свою активность в течение длительного времени [13]. Активность связанных ферментов обычно ниже, чем свободных, т.к. иммобилизация ограничивает доступность субстрата, вызывает конформационные и другие изменения [21]. Тем не менее, иммобилизованные ферменты намного дольше сохраняются в почве, являются значительным резервом ферментативной активности и могут чутко реагировать на изменение свойств загрязненной почвы [22].

Ферментативная активность почв – интегральный показатель функциональной активности почвенной биоты и ее способности к разнообразным биохимическим превращениям. Этот показатель биологической активности почв относительно стабилен, характеризуется малой ошибкой, простотой определения, высокой чувствительностью к внешним воздействиям [23–26].

По мнению многих исследователей [27–29], почвенные ферменты могут быть использованы, как биосенсоры, позволяющие с высокой точностью определить начало загрязнения почв, оценить характер их восстановления. В ряде обзоров освещается множество методов, используемых в почвенной энзимологии для этих целей [30].

Основными источниками почвенных ферментов являются микроорганизмы, корневые системы растений, комплексы растений и микроорганизмов. Растения выделяют в почву пероксидазу, лакказу, монооксигеназу, протеазу, липазу, эстеразу [31]. Ферменты различных видов растений трансформируют полихлорированные бифенолы, полициклические ароматические углеводороды [32]. Пероксидазы могут обладать полифункциональностью, которая зависит от рН среды и природы донора электронов.

Микробные ферменты весьма разнообразны, и включают широкий ряд оксидоредуктаз и гидролаз [20]. Основным источником оксидоредуктаз являются грибы, такие как дереворазрушаю-

щие грибы, микоризные грибы, базидиомицеты, микромицеты [4]. Особый интерес представляют грибы – возбудители белой гнили, обладающие высокой ферментативной активностью, широкой субстратной специфичностью и способностью окислять многие загрязнители [33, 34]. Значительная часть публикаций посвящена базидиомицету *Phanerochaete chrysosporium*, обладающему способностью к биодеградации многих токсичных соединений [35].

Биоразлагаемость поллютантов зависит от их структуры, свойств, концентрации, степени устойчивости [4]. Синтетические вещества будут разлагаться лишь в том случае, если в почве найдется фермент (или комплекс ферментов), способный катализировать реакцию их разложения до промежуточных продуктов, которые могут быть использованы микроорганизмами [36]. Теоретически можно предсказать степень биоразлагаемости вещества, зная его структуру, наличие разветвленности, тип связи между атомами и т.п. [37].

Степень биоразлагаемости загрязняющих веществ может быть положена в основу их классификации [4]. Загрязнители типа алифатических углеводов C_1 – C_{15} , спирты, фенолы, кислоты легко подвергаются деструкции. Полихлорированные бифенилы, полициклические ароматические углеводороды, как и пестициды, разлагаются с трудом. Поллютанты, представляющие собой продукты биосинтеза – остатки растений и микроорганизмов, богаты такими веществами, как целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин, хитин, танин. Их разложение в почве происходит под действием целого комплекса ферментов, который объединяет многие ферменты различных микроорганизмов [38].

Особого внимания заслуживают ферменты термофильных и психрофильных микроорганизмов, адаптированных к жизнедеятельности в экстремальных условиях среды. Ферментные белки этих микроорганизмов устойчивы к различным денатурирующим агентам и проявляют повышенную каталитическую активность [39].

ПОЧВЕННЫЕ ФЕРМЕНТЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В БИОДЕГРАДАЦИИ ПОЛЛЮТАНТОВ

Биодеградация поллютантов в почве происходит под действием многих гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов. Некоторые ферменты, принимающие участие в разложении загрязняющих веществ, и их продуценты, представлены в табл. 1.

Таблица 1. Загрязняющие вещества и ферменты, участвующие в их разложении

Поллютант	Фермент	Продуцент	Источник
ПАУ, антрацен, пирен, асфальтены, фенолы	Лигнин-пероксидаза, Mn-пероксидаза, лакказы, хлорпероксидаза	<i>Nematoloma forwardii</i> , <i>Cerrena unicolor</i> и др. грибы белой гнили	[4, 30, 40, 41]
Карбофуран, карбарил	Карбамат-гидролаза	<i>Micrococcus</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Achromobacter</i> sp.	[4, 42]
Цианиды	Цианидаза, цианид-гидратаза	<i>Alcaligenes denitrificans</i> , <i>Pseudomonas pseudoalcaligenes</i> , некоторые грибы	[43–45]
Нитрилы	Нитрилаза, нитрил-гидролаза, амидаза	<i>Nocardia</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Rhodococcus</i> sp., <i>Fusarium solani</i>	[46–48]
Нейлон, полиуретаны, полиакрилаты	Mn-пероксидаза, целлобиоза-дегидрогеназа, эстераза	Грибы белой гнили, <i>Comamonas acidovorans</i> , <i>Corynebacterium</i>	[50, 51]
ПХФ, ДДТ, ПХБ, линдан	Дегалогеназа, лакказа	Грибы белой гнили и др. грибы и бактерии	[52, 53]
Пиретроиды, паратион, кумафос, диазинон	Карбоксилаза, перитроид-гидролаза, эстераза	<i>Agrobacterium</i> , <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Flavobacterium</i> sp., <i>Nocardia</i> sp., <i>Bacillus cereus</i> , некоторые грибы	[54–56]
Целлюлозо-содержащие материалы	Ксиланаза, β-ксилозидаза	<i>Bacillus pumilus</i> ; <i>Trichoderma reesei</i>	[57, 58]
Кератин	Кератиназа	<i>Chysosporium keratinophilum</i> ; <i>Alcaligenes</i> sp.	[59, 60]
Крахмал-содержащие соединения	Амилаза	<i>Bacillus licheniformis</i>	[61, 62]

Примечание. ПАУ – полиароматические углеводороды, ПХБ – полихлорированные бифенилы, ПХФ – пентахлорфенол.

Полиароматические углеводороды и фенольные соединения. Наиболее универсальным ферментом, участвующим в процессах биодegradации полиароматических углеводородов, фосфорорганических пестицидов и фенольных соединений, в т.ч. хлорфенолов, бисфенола А, алкилфенолов и их производных, является лакказа [53]. Вместе с лигнин-пероксидазой (*LiP*) и Mn-зависимой пероксидазой (*MnP*), лакказа образует комплекс лигнолитических ферментов грибов, который представляет собой мощную окислительную систему внеклеточных ферментов, обладающую широкой субстратной специфичностью и способную окислять многие загрязнители окружающей среды [40].

Лакказа катализирует окисление фенолов, анилинов и ароматических тиолов до соответствующих радикалов, которое сопровождается восстановлением молекулярного кислорода до воды. Молекулярный кислород необходим для проявления активности лакказы, в то время как активность пероксидаз – *LiP*, *MnP*, хлорпероксидазы, зависит от наличия пероксида водорода [17].

Активность ферментов в значительной степени зависит от природы поллютанта. Например, снижение концентрации пирена, антрацена и фенантрена в зависимости от продуцента и условий культивирования, под действием Mn-пероксида-

зы может составлять от 30 до 100% [17, 63]. Под действием лакказы концентрация антрацена снижается на 80, 2,4-дихлорфенола – на 96%.

Активность ферментов возрастает в присутствии модификаторов – синтетических и природных соединений, таких как 1-гидроксибензотриазол, ванилин, 2,4,6-триметилфенол или *n*-кумаровая кислота, которые выполняют функцию промежуточных субстратов для ферментов [4]. Например, при внесении в реакционную смесь 1-гидроксибензотриазола значительно возрастает активность лакказы гриба белой гнили *Marasmius quercophilus*, что позволяет сократить время, необходимое для биодegradации антрацена, до 6 ч [63].

Гормоноподобные соединения. В последние годы все более актуальной становится проблема загрязнения природной среды гормоноподобными соединениями группы нонилфенолов (**НФ**) [64–66]. Гормоноподобные соединения называют также эндокринными деструкторами, т.к. блокируя или модифицируя действие эндогенных гормонов, они могут влиять на механизмы регуляции репродуктивной функции. В разложении нонилфенолов активно участвуют ферменты Mn-пероксидаза и лакказа [17].

Гриб белой гнили – *Corioloopsis polyzona* – образует лакказу, активность которой возрастает в

присутствии модификатора 2,2'-азино-бис-(3-этилбензотиазолин-6-сульфоновой кислоты), что способствует увеличению скорости разложения нонилфенолов [65]. В результате эстрогенная активность НФ снижается, следовательно, уменьшается и их способность оказывать негативное действие на регуляцию репродуктивного процесса живых организмов.

Цианистые соединения. Большой интерес представляют ферменты, способные к деструкции цианистых соединений – нитрилов и цианидов. Нитрилы – органические соединения с общей формулой $R-C\equiv N$, не только широко распространены в природе, но и интенсивно используются в химической промышленности, фармакологии и других отраслях [46]. Большинство нитрилов высоко токсичны, обладают мутагенными и канцерогенными свойствами [4].

Среди микроорганизмов выявлены представители, как бактерий, так и грибов, способные к деструкции природных и синтетических нитрилов (табл. 1). Нитрилазы, образуемые микроорганизмами, обладают широкой субстратной специфичностью и способностью катализировать процессы биodeградации различных нитрилов, в т.ч. ароматических, алифатических и арилацетонитрилов [48]. Общим свойством участвующих в биodeградации нитрилов ферментов является стабильность в широком диапазоне температур и оптимум активности в щелочном диапазоне pH. Нитрилазы могут быть как конститутивными, так и индуцибельными [4].

Еще одна группа цианистых соединений, широко распространенных в окружающей среде, это цианиды – соли цианистоводородной (синильной) кислоты. Ферментативные реакции с участием ферментов цианидазы и цианид-гидратазы приводят к биodeградации HCN с образованием кислых продуктов. По сравнению с нитрилазами, цианидазы и цианид-гидратазы обладают более высокой субстратной специфичностью [67]. Все они активны преимущественно по отношению к HCN, но некоторые ферменты этой группы могут участвовать и в деградации нитрилов. Например, цианид-гидратаза микромицета *Fusarium lateritium* проявляет активность по отношению к бензонитрилу, пропионитрилу и ацетонитрилу [68].

Синтетические полимеры. Большую проблему представляют синтетические полимеры, широко используемые с самыми различными целями. К их числу относятся полиуретаны, полиакрилаты, полиактиды, нейлон, полимеры крахмала, смешанные композиции различных материалов, высоко устойчивые к действию ферментов.

В некоторых случаях деградация пластиков осуществляется внеклеточными ферментами типа эстераз и деполимераз. Например, твердый полиэстер – полиуретан разлагается внеклеточной эстеразой, которую образует граммотрицательная бактерия *Comamonas acidovorans* ТВ-35 [49]; синтетический полиамид – нейлон 6, разлагается грибами *Phanaerochaete chrysosporium*, *Trametes vesicolor*, *Bjerkandera adusta* под действием образуемых ими лигнолитических ферментов [50, 51].

Несмотря на ведущую роль ферментов в биodeградации загрязняющих веществ различной природы, их применение для биоремедиации загрязненных почв пока ограничено. Широкому использованию ферментов для очистки почв препятствует как одновременное присутствие в почве нескольких поллютантов, оказывающих синергетическое негативное действие на активность ферментов, так и высокая стоимость выделения и очистки ферментов и их низкая стабильность в природных условиях [4]. Для повышения стабильности ферментов в почве проводят их иммобилизацию на различных носителях, в т.ч. органического (целлюлоза, декстран, хитозан, агароза) и неорганического (цеолит, антрацит, глина) происхождения [69].

ФЕРМЕНТЫ – БИОИНДИКАТОРЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВ

Высокая эффективность мониторинга и диагностики состояния загрязненных почв с помощью показателей ферментативной активности доказана многолетними исследованиями многих авторов [17, 70, 71].

Нефть и нефтепродукты. Одним из самых распространенных загрязнителей почв является нефть, нефтяные углеводороды, многие нефтепродукты и содержащиеся в них тяжелые металлы. Токсичность нефти определяется главным образом наличием в ней летучих углеводородов (толуола, бензола, ксилола), нафталинов и других фракций, растворимых в воде [72]. Особую опасность представляют полиароматические углеводороды (ПАУ), многие из которых являются канцерогенами [73]. Такие соединения, как бенз[а]антрацен, бензпирен, овален обладают ярко выраженными мутагенными, канцерогенными и тератогенными свойствами.

Ингибирующему действию нефти и нефтепродуктов подвергаются многие почвенные гидролитические и окислительно-восстановительные ферменты, в т.ч. протеаза, целлюлаза, инвертаза, амилаза, ксиланаза, уреазы, каталаза, дегидрогеназа [74–76]. Органические вещества нефти на

длительный период подавляют активность ферментов фосфатазы, фитазы и др., участвующих в деградации органических фосфорсодержащих соединений [72, 77].

Важным диагностическим показателем интенсивности процессов мобилизации почвенного азота является активность ферментов азотного обмена [72]. Активность такого широко распространенного в почве фермента, как уреазы, зависит от степени загрязнения [78]. При загрязнении нефтью она возрастает, что коррелирует с ростом численности аммонифицирующих микроорганизмов.

Высокий уровень уреазной активности в нефтезагрязненной почве свидетельствует о высокой устойчивости этого фермента к нефти и нефтепродуктам [79, 80]. После завершения основных процессов деструкции нефти активность уреазы снижается, а активность каталазы возрастает [72]. По мнению авторов, эти ферменты могут быть использованы для диагностики нефтезагрязненных почв.

В биодеструкции нефти и нефтяных углеводородов участвуют окислительно-восстановительные ферменты – каталаза, фенолоксидаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, дегидрогеназа [77]. Дегидрогеназная активность наиболее чувствительна к нефтяному загрязнению и может служить биоиндикатором загрязнения экосистем [15, 81–83]. Основной вклад в ингибирование дегидрогеназы вносят накапливающиеся в почве продукты деградации нефти. Высокий уровень ингибирования дегидрогеназной активности (до 90%) может сохраняться в нефтезагрязненных почвах на протяжении многих лет [3].

Степень подавления дегидрогеназ и других почвенных ферментов зависит от концентрации загрязнителя. Например, низкие дозы нефти (0.5–1.0%) оказывают стимулирующее действие на активность сульфитоксидазы и сульфитредуктазы, в то время как более высокие дозы снижают активность ферментов [84].

Негативное действие нефти на почвенные ферменты обусловлено и присутствием в ее составе металлов – Pb, Zn, Ni, Cr, Cu, Ti, Sr, Sn [15, 71]. Очевидно, что многообразие компонентов нефти, оказывающих негативное действие на ферменты и образующие их микроорганизмы, способствует длительному сохранению поллютантов в почве.

Металлы. Характер действия металлов на ферменты зависит как от концентрации металла, так и от свойств фермента. Например, с увеличением в почве концентрации никеля, меди, марганца

больше фоновых показателей, но не превышающих 3-кратной величины ПДК, наблюдали стимуляцию активности уреазы и каталазы [85]. Цинк негативно влияет на инвертазу и фосфатазу, а медь снижает активность уреазы и инвертазы, но не оказывает влияния на фосфатазу [86]. Хром в концентрации, превышающей фоновые показатели, но в пределах ПДК, негативно влияет на каталазу [87].

Многие металлы, в том числе медь, никель, ртуть, кадмий, свинец подавляют активность дегидрогеназ, однако при этом наблюдается увеличение активности ферриредуктаз [72, 88]. Металлы могут оказывать негативное действие и на отдельные этапы микробного метаболизма, и на численность микроорганизмов, их видовой состав, следовательно, и на разнообразие образуемых ими ферментов [86].

Влияние металлов на активность ферментов в значительной степени зависит от их биодоступности. В почве металлы присутствуют в подвижном и связанном виде, и подвижные формы оказывают наибольшее воздействие как на почвенные микроорганизмы, так и на ферментативную активность почв [17]. В свою очередь, подвижность металлов зависит от многих факторов, в т.ч. гранулометрического состава, содержания органического вещества, pH и окислительно-восстановительных условий [89].

Антибиотики. В последние десятилетия усиливается интерес к такому типу загрязнителей почвы как антибиотики, к их действию на ферменты и микроорганизмы [90, 91]. Антибиотики – большой класс противомикробных соединений, обладающих высокой биологической активностью и специфичностью действия. По химическому составу они могут быть как простыми ациклическими, так и чрезвычайно сложными соединениями, типа полипептидов, актиномицинов и др. [92].

Основным источником антибиотиков в почве является сельское хозяйство, главным образом животноводство и растениеводство [93, 94]. В растениеводстве антибиотики используют в качестве гербицидов, инсектицидов, стимуляторов роста растений, в животноводстве – для борьбы с заболеваниями животных и улучшения их роста [6, 95]. Кроме того, источником загрязнения почвенных экосистем антибиотиками являются сточные воды фармацевтических предприятий и медицинских учреждений.

Антибиотики не только попадают в почву извне, но образуются и почвенными микроорганизмами. Однако по типу и количеству микроб-

ные антибиотики отличаются от привнесенных в почву [96]. Негативное действие антибиотиков связано с тем, что они могут накапливаться в корневой системе растений, замедляя их рост, и подавляют развитие многих микроорганизмов, в том числе и продуцентов полезных ферментов [97, 98].

В работе [91] в модельных экспериментах изучали влияние антибиотиков (бензилпенициллина, фармацина, нистатина) на изменение численности микроорганизмов в почве и активность ферментов класса гидролаз (фосфатазы, инвертазы) и оксидоредуктаз (каталазы, дегидрогеназы). В исследованных дозах (100 и 600 мг/кг) антибиотики подавляли как численность микроорганизмов, так и активность ферментов, на 30–70 и 20–70% соответственно. Скорость восстановления ферментативной активности зависела от концентрации антибиотика. По степени чувствительности к антибиотикам ферменты распределялись в ряд: фосфатаза < инвертаза < дегидрогеназа < каталаза.

Высокую чувствительность фосфатазы к действию антибиотиков отмечали и другие авторы. Антибиотики группы тетрациклинов в концентрации 300 мг/кг подавляли активность почвенных фосфатаз на 35–55% [99]. Тетрациклины и сульфаниламиды оказывали ингибирующее действие на активность фосфатазы и в значительно меньшей концентрации – 1–10 мг/кг почвы [100].

Пестициды. Изменение ферментативной активности почвы происходит под действием многих биоцидов. Анализ результатов, представленных в 186 публикациях, позволил суммировать данные о влиянии 120 пестицидов, в т.ч. производных мочевины, фосфорорганических соединений, триазолов, карбаматов и др., на активность 17 окислительно-восстановительных и гидролитических ферментов почв разных типов [70]. Общие закономерности выявить не удалось, т.к. результаты, полученные разными авторами, изучавшими особенности действия одних и тех же пестицидов, противоречили друг другу. Изменения ферментативной активности проявлялись как в виде ингибирования, так и в виде стимуляции, а также отсутствия эффекта.

Позднее сложный характер действия пестицидов, зависящий не только от свойств фермента и пестицида, но и типа почвы, и многих других факторов, был подтвержден другими исследователями [53]. Отсутствие стандартных, унифицированных методов определения активности почвенных ферментов затрудняет их использование в

целях биоиндикации и сравнение данных, полученных разными авторами [17].

Интегральные показатели ферментативной активности почвы. Проблемы, связанные с отсутствием стандартизации, могут быть преодолены при применении интегральных показателей, учитывающих активность не одного, а нескольких почвенных ферментов. Для оценки здоровья почв используют индексы, включающие комплекс биологических показателей почвы, и прежде всего, активность ферментов [101, 102].

Индекс, рассчитанный на основании активности 3-х ферментов – глюкозидазы, фосфатазы и уреазы, достаточно точно отражал изменения, произошедшие в различных почвах в условиях антропогенного воздействия, в т.ч. при загрязнении тяжелыми металлами и нефтепродуктами [17]. Формула для расчета интегрального индекса (А) была получена с использованием канонического дискриминантного анализа:

$$A = 7.87GLU - 8.22PHO - 0.49UR,$$

где GLU – активность глюкозидазы, PHO – фосфатазы и UR – уреазы.

Для оценки эколого-биологического состояния почвы может быть использован интегральный показатель (ИПБС) [103]. Формула для расчета ИПБС имеет следующий вид:

$$\text{ИПБС} = (B_{\text{ср}}/B_{\text{срmax}}) \times 100,$$

где $B_{\text{ср}}$ – средний оценочный балл всех показателей ($B_{\text{ср}} = (B_1 + B_2 + \dots + B_n)/N$), $B_{\text{срmax}}$ – максимальный оценочный балл всех показателей ($B_{\text{срmax}} = (B_{1\text{max}} + B_{2\text{max}} + \dots + B_{n\text{max}})/N$); $B_1, B_2 \dots$ – относительный балл каждого показателя (%), N – число показателей.

При расчете ИПБС и других индексов используют не любые, а наиболее информативные показатели биологической активности почвы, каждый из которых отражает определенное направление биологических и биохимических процессов. Снижение показателя ИПБС, как правило, находится в прямой зависимости от степени воздействия антропогенного фактора [103].

Наиболее широко в почвенной энзимологии используют показатель среднего геометрического ферментативной активности (GMea) [104], который рассчитывают по формуле:

$$GMea = \sqrt[n]{X_1 \times X_2 \times \dots \times X_n},$$

где $X_1, X_2 \dots X_n$ – относительные баллы для каждого из показателей ферментативной активности в %.

Для расчета относительных баллов используют формулу:

$$X_1 = (X_{1\text{факт}}/X_{1\text{незагр}}) \times 100\%,$$

где $X_{1\text{факт}}$ — фактическая величина показателя ферментативной активности, $X_{1\text{незагр}}$ — величина показателя ферментативной активности в незагрязненной почве.

Комплексный характер показателя GMea сглаживает разноплановость отклика отдельных ферментов и более точно отражает совокупность происходящих в почве процессов, что позволяет использовать его для биоиндикации и оценки состояния загрязненных почв [105]. Величина интегральных индексов и показателей загрязненных почв, как правило, снижается даже в тех случаях, когда активность отдельных почвенных ферментов возрастает [17].

Высокая чувствительность, точность и простота методов ферментативного анализа, возможность получить ценную информацию об интенсивности и направленности биохимических процессов, столь важных для здоровья почвы, свидетельствуют о перспективности использования показателей ферментативной активности в целях биодиагностики почвенного покрова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работах многих авторов убедительно показано важная, необходимая роль почвенных внеклеточных ферментов в очищении почв, загрязненных самыми разнообразными по химическому составу и свойствам ксенобиотиками. Почвенные ферменты обладают высокой активностью, способностью катализировать специфические реакции, которые были бы невозможны без их участия, в результате чего происходит разложение, как природных, так и неприродных соединений до простых и нетоксичных веществ.

Кроме этого, почвенные ферменты могут быть надежным и чувствительным индикатором загрязнения почв, что позволяет оценить уровень загрязнения и состояние почвенной экосистемы до, после и в процессе ее восстановления, и способствует разработке мер по реабилитации антропогенно-нарушенных экосистем. Использование активности почвенных ферментов в целях биодиагностики основано на их высокой чувствительности к внешним воздействиям, простоте определения, низкой ошибке экспериментов.

На образование и характер действия ферментов оказывают влияние не только загрязнители, но и сама почва. Почва — сложная динамическая система как с биологической, так и с физико-хи-

мической точки зрения, что существенно затрудняет оценку проходящих в ней микробиологических процессов. В связи с этим определить с достаточной точностью, какой фактор будет влиять на биохимические процессы в разных почвах и различных климатических условиях, в настоящее время не представляется возможным [106]. Решение этой и многих других задач зависит от эффективности теоретических и технологических разработок при взаимодействии специалистов различных дисциплин [107, 108].

В условиях усиливающегося антропогенного воздействия на почвенные экосистемы, особенно важно представлять, каким образом уровень загрязненности почв, их химические и биологические свойства влияют на синтез, активность и устойчивость ферментов, их выделение в окружающую среду и распределение в почве. Такая информация важна не только для почвенной энзимологии и экологии микроорганизмов, но и для оценки эффективности методов ремедиации антропогенно-нарушенных почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Killham K., Staddon W.J. Bioindicators and sensors of soil health and the application of geostatistics // *Enzymes in the Environment*. N.Y.: Marcel Dekker Inc., 2002. P. 391–405.
2. Напрасникова Е.В. Биологические свойства почв на угольных отвалах // *Почвоведение*. 2008. № 12. С. 1487–1493.
3. Polyak Y.M., Bakina L.G., Chugunova M.V., Mayachkina N.V., Gerasimov A.O., Bure V.M. Effect of remediation strategies on biological activity of oil-contaminated soil — A field study // *Int. Biodeter. Biodegrad.* 2018. V. 126. P. 57–68.
4. Gianfreda L., Rao M.A. Potential of extra cellular enzymes in remediation of polluted soils: a review // *Enz. Microb. Technol.* 2004. V. 35. P. 339–354.
5. Smukler S.M., Jackson L.E., Murphree L., Yokota R., Koike S.T., Smith R.F. Transition to largescale organic vegetable production in the Salinas Valley, California // *Ecosyst. Environ.* 2008. V. 126. P. 168–188.
6. Kuppusamy S., Kakarl D., Venkateswarlu K., Megharaj M., Yoon Y.-E., Lee Y.B. Veterinary antibiotics (VAs) contamination as a global agro-ecological issue: A critical view // *Agricult. Ecosyst. Environ.* 2018. V. 257. P. 47–59.
7. Alexander M. Biodegradation and bioremediation. San Diego: Academic Press, 1999. 453 p.
8. Медведева Н.Г., Поляк Ю.М., Зиновьева С.В., Зайцева Т.Б. Влияние иприта и продуктов его гидролиза на почвенную микробиоту // *Почвоведение*. 2000. № 8. С. 1023–1028.
9. Медведева Н.Г., Поляк Ю.М., Зиновьева С.В., Зайцева Т.Б., Сухаревич В.И. Ферментативная активность почв при загрязнении ипритом и продукта-

- ми его гидролиза // Почвоведение 2001. № 5. С. 628–631.
10. *Gil-Sotres F., Trasar-Cepeda C., LeirIs V.C.* Different approaches to evaluate soil quality using biochemical properties // *Soil Biol. Biochem.* 2005. V. 37. P. 877–887.
 11. *Степанов А.Л., Манучарова Н.А., Смагин А.В.* Характеристика биологической активности микробного комплекса городских почв // *Почвоведение.* 2005. № 8. С. 978–983.
 12. *Lehmann A., Stahr K.* Nature and significance of anthropogenic urban soils // *J. Soils Sediments.* 2007. V. 7. № 4. P. 247–260.
 13. *Tabatabai M.A., Dick W.A.* Enzymes in soil: research and developments in measuring activities // *Enzymes in the environment: Activity, ecology, and applications.* N.Y.: Marcel Dekker, 2002. P. 567–596.
 14. *Thavamani P., Malik S., Beer M., Megharaj M., Naidu R.* Microbial activity and diversity in long-term mixed contaminated soils with respect to polyaromatic hydrocarbons and heavy metals // *J. Environ. Manag.* 2012. V. 99. P. 10–17.
 15. *Поляк Ю.М., Губелин Ю.И., Шигаева Т.Д., Бакина Л.Г., Кудрявцева В.А., Дембска Г., Пазиковска-Санота Г.* Мониторинг Финского залива Балтийского моря: влияние антропогенных факторов на биогеохимические процессы в прибрежной зоне // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.* 2018. Т. XXIX. № 2. С. 99–117.
 16. *Steinweg J.M., Dukes J.S., Paul E.A., Wallenstein M.D.* Microbial responses to multi-factor climate change: effects on soil enzymes // *Front. Microbiol.* 2013. V. 4. P. 1–11.
 17. *Rao M.A., Scelza R., Acevedo F., Diez M.C., Gianfreda L.* Enzymes as useful tools for environmental purposes // *Chemosphere.* 2014. 107. P. 145–162.
 18. *Demarche P., Junghanns C., Nair R.R., Agathos S.N.* Harnessing the power of enzymes for environmental stewardship // *Biotechnol. Adv.* 2012. V. 30. P. 933–953.
 19. *Zak D.R., Pregitzer K.S., Burton A.J., Edwards I.P., Kellner H.* Microbial responses to a changing environment: implications for the future functioning of terrestrial ecosystems // *Fungal Ecol.* 2011. V. 4. P. 386–395.
 20. *Хазиев Ф.Х.* Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.
 21. *Quiquampoix H., Burns R.G.* Interactions between proteins and soil mineral surfaces: environmental and health consequences // *Elements.* 2007. V. 3. P. 401–406.
 22. *Burns R.G., Deforest J.L., Marxsen J., Sinsabaugh R.L., Stromberger M.E., Wallenstein M.D.* Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions // *Soil Biol. Biochem.* 2013. V. 58. P. 216–234.
 23. *Звягинцев Д.Г.* Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976. С. 176–190.
 24. *Галстян А.Ш.* Об устойчивости ферментов почв // *Почвоведение.* 1982. № 4. С. 108–110.
 25. *Даденко Е.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф.* Изменение ферментативной активности почвенных образцов при их хранении // *Почвоведение.* 2009. № 12. С. 1481–1486.
 26. *Акименко Ю.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И.* Изменение биохимических свойств чернозема обыкновенного при загрязнении биоцидами // *Агрохимия.* 2015. № 3. С. 81–87.
 27. *Zhao Z., Jiang H.* Enzyme-based electrochemical biosensors // *Biosensors.* Croatia: Intech, 2010. 302 p.
 28. *Liu J., Niu J., Yin L., Jiang F.* In situ encapsulation of laccase in nanofibers by electrospinning for development of enzyme biosensors for chlorophenol monitoring // *Analyst.* 2011. V. 136. P. 4802–4808.
 29. *Soldatkin O.O., Kucherenko I.S., Pyeshkova V.M., Kukla A.L., Jaffrezic-Renault N., Elskaya A.V., Dzyadevych S.V., Soldatkin A.P.* Novel conductometric biosensor based on three-enzyme system for selective determination of heavy metal ions // *Bioelectrochem.* 2012. V. 83. P. 25–30.
 30. *Burns R.G., Dick R.P.* Enzymes in the environment: Activity, ecology and applications. N.Y.: Marcel Dekker, 2002. 640 p.
 31. *Gramms G., Voigt K.D., Kirsche B.* Oxidoreductase enzymes liberated by plant roots and their effects on soil humic material // *Chemosphere.* 1999. V. 38. P. 1481–1494.
 32. *Chroma L., Mackova M., Kucerova P., Der Wiesche C., Burkhard J., Macek T.* Enzymes in plant metabolism of PCBs and PAHs // *Acta Biotechnol.* 2002. V. 22. P. 35–41.
 33. *Reddy C.A.* The potential for white-rot fungi in the treatment of pollutants // *Curr. Opin. Biotechnol.* 1995. V. 6. P. 320–328.
 34. *Pointing S.B.* Feasibility of bioremediation by white-rot fungi // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2001. V. 57. P. 20–32.
 35. *Cameron M.D., Timofeevski S., Aust S.D.* Enzymology of *Phanerochaete chrysosporium* with respect to the degradation of recalcitrant compounds and xenobiotics // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2000. V. 54. P. 751–758.
 36. *Safinowski M., Griebler C., Meckenstock R.U.* Anaerobic cometabolic transformation of polycyclic and heterocyclic aromatic hydrocarbons: evidence from laboratory and field studies // *Environ. Sci. Technol.* 2006. V. 40. P. 4165–4173.
 37. *Abhilash P.C., Jamil S., Singh N.* Transgenic plants for enhanced biodegradation and phytoremediation of organic xenobiotics // *Biotechnol. Adv.* 2009. V. 27. P. 474–488.
 38. *Gessner M.O., Swan C.M., Dang C.K., McKie B.G., Bardgett R.D., Wall D.H., Haettenschwiler S.* Diversity meets decomposition // *Trend. Ecol. Evolut.* 2010. V. 25. P. 372–380.
 39. *Rothschild L.J., Mancinelli R.L.* Life in extreme environments // *Nature.* 2001. V. 409. P. 1092–1101.
 40. *Cerniglia C.E., Sutherland J.B.* Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by fungi // *Handbook of hydrocarbon and lipid microbiology* / Ed. Timmis K.N. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. P. 2079–2110.
 41. *Eichlerová I., Šnajdr J., Baldrian P.* Laccase activity in soils: Considerations for the measurement of enzyme activity // *Chemosphere.* 2012. V. 88. № 10. P. 1154–1160.

42. *Ufarté L., Laville E., Duquesne S., Morgavi D., Robe P., Klopp C., Rizzo A., Pizzut-Serin S., Potocki-Veronese G.* Discovery of carbamate degrading enzymes by functional metagenomics. *PLoS One*. 2017. V. 12. № 12:e0189201.
43. *Barclay M., Hart A., Knowles C.J., Meenssen J.C.L., Tett V.A.* Biodegradation of metal cyanides by mixed and pure cultures of fungi // *Enzyme Microb. Technol.* 1998. V. 22: 22.
44. *Lynch J.M.* Resilience of the rhizosphere to anthropogenic disturbance // *Biodegradation*. 2002. V. 13. P. 21–27.
45. *Cabello P., Luque-Almagro V.M., Olaya-Abril A., Sáez L.P., Moreno-Vivián C., Roldán M.D.* Assimilation of cyanide and cyano-derivatives by *Pseudomonas pseudoalcaligenes* CECT5344: from omic approaches to biotechnological applications // *FEMS Microbiol. Lett.* 2018. V. 365. № 6. <https://doi.org/10.1093/femsle/fny032>
46. *Banerjee A., Sharma R., Banerjee U.C.* The nitrile-degrading enzymes: current status and future prospects // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2002. V. 60. P. 33–44.
47. *Chen J., Zheng R.C., Zheng Y.G., Shen Y.C.* Microbial transformation of nitriles to high-value acids or amides // *Adv. Biochem. Eng. Biotechnol.* 2009. V. 113. P. 33–77.
48. *Duca D., Rose D.R., Glick B.R.* Characterization of a nitrilase and a nitrile hydratase from *Pseudomonas* sp. strain UW4 that converts indole-3-acetonitrile to indole-3-acetic acid // *Appl. Environ. Microbiol.* 2014. V. 80. № 15. P. 4640–4649.
49. *Whiteley C.G., Heron P., Pletschke B., Rose P.D., Tshivhunge S., Van Jaarsveld F.P.* The enzymology of sludge solubilisation utilising sulphate reducing systems. Properties of proteases and phosphatases // *Enzyme Microb. Technol.* 2002. V. 31. P. 419–424.
50. *Deguchi T., Kakezawa M., Nishida T.* Nylon degradation by lignin-degrading fungi // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. P. 329–331.
51. *Friedrich J., Zalar P., Mohorcic M., Klun U., Krzan A.* Ability of fungi to degrade synthetic polymer nylon-6 // *Chemosphere*. 2007. V. 67. P. 2089–2095.
52. *Beaudette L.A., Ward O.P., Pickard M.A., Fedorak P.M.* Low surfactant concentration increases fungal mineralization of a polychlorinated biphenyl congener but has no effect on overall metabolism // *Lett. Appl. Microbiol.* 2000. V. 30. P. 155–160.
53. *Gianfreda L., Rao M.A.* Interactions between xenobiotics and microbial and enzymatic soil activity // *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* 2008. V. 38. № 4. P. 269–310.
54. *Mulbry W.W.* Selective deletions involving the organophosphorus hydrolase gene *adpB* from *Nocardia* strain B-1 // *Microbiol Res.* 1998. V. 153. P. 213–217.
55. *Sutherland T., Russel R., Selleck M.* Using enzymes to clean pesticide residues // *Pest. Outlook*. 2002. V. 13. P. 149–151.
56. *Cycoń M., Piotrowska-Seget Z.* Pyrethroid-degrading microorganisms and their potential for the bioremediation of contaminated soils: a review // *Front. Microbiol.* 2016. V. 7: 1463.
57. *Duarte M.C.T., Silva E.C., Gomes I.M.B., Ponezi A.N., Portugal E.P., Vicente J.R., Davanzo E.* Xylan-hydrolysing enzyme system from *Bacillus pumilus* CBMA1 0008 and its effects on *Eucalyptus grandis* kraft pulp for bleaching improvement // *Bioresour. Technol.* 2003. V. 88. P. 9–15.
58. *Polizeli M.L.T.M., Rizzatti A.C.S., Monti R., Terenzi H.F., Jorge J.A., Amorim D.S.* Xylanases from fungi: properties and industrial applications // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2005. V. 67. P. 577–591.
59. *Singh C.J.* Optimization of an extra cellular protease of *Chrysosporium keratinophilum* and its potential in bioremediation of keratinic wastes // *Mycopathologia*. 2002. V. 156. P. 151–156.
60. *Yusuf I., Ahmad S.A., Phang L.Y., Syed M.A., Shamaan N.A., Khalil K.A., Dahalan F.A., Shukor M.Y.* Keratinase production and biodegradation of polluted secondary chicken feather wastes by a newly isolated multi heavy metal tolerant bacterium – *Alcaligenes* sp. AQ05-001 // *J. Environ. Manag.* 2016. V. 183. Part 1. P. 182–195.
61. *Vidyalakshmi R., Paranthaman R., Indhumathi J.* Amylase production on submerged fermentation by *Bacillus* spp. // *World J. Chem.* 2009. V. 4. P. 89–91.
62. *Singh P., Sharma R., Singh R.* Maximum α -amylase production by molecular and biochemical characterized soil microorganism // *J. Biotechnol. Biomater.* 2017. V. 7:3. <https://doi.org/10.4172/2155-952X.1000266>
63. *Farnet A.M., Gil G., Ruaudel F., Chevremont A.C., Ferre E.* Polycyclic aromatic hydrocarbon transformation with laccases of a white-rot fungus isolated from a Mediterranean sclerophyllous litter // *Geoderma*. 2009. V. 149. P. 267–271.
64. *Polyak Y.* Changes in microbiota of Baltic Sea coastal sediments caused by nonylphenol contamination // *CLEAN – Soil Air Water*. 2019. <http://doi.wiley.com/10.1002/clean.201900190>
65. *Cabana H., Jiwan J.L., Rozenberg R., Elisashvili V., Peninckx M., Agathos S.N., Jones J.P.* Elimination of endocrine disrupting chemicals nonylphenol and bisphenol A and personal care product ingredient triclosan using enzyme preparation from the white rot fungus *Coriolopsis polyzona* // *Chemosphere*. 2007. V. 67. P. 770–778.
66. *Поляк Ю.М., Сухаревич В.И.* Влияние нонилфенола на цианобактерию *Microcystis aeruginosa* в различных окислительно-восстановительных условиях среды // *Вестн. ин-та биотехнол. и физико-хим. биол. им. Ю.А. Овчинникова*. 2016. № 12(3). С. 23–28.
67. *O'Reilly C., Turner P.D.* The nitrilase family of CN hydrolysing enzymes – a comparative study // *J. Appl. Microbiol.* 2003. P. 95. P. 1161–1174.
68. *Nolan L.M., Harnedy P.A., Turner P., Hearne A.B., O'Reilly C.* The cyanide hydratase enzyme of *Fusarium lateritium* also has nitrilase activity // *FEMS Microbiol. Lett.* 2003. V. 221. P. 161–165.
69. *Bayat Z., Hassanshahian M., Cappello S.* Immobilization of microbes for bioremediation of crude oil polluted environments: A mini review // *Open Microbiol. J.* 2015. V. 9. P. 48–54.
70. *Schaffer A.* Pesticide effects on enzyme activities in the soil ecosystem // *Soil Biochemistry*. N.Y.: Marcel Dekker, 1993. P. 273–340.
71. *Галиулин Р.В., Галиулина Р.А.* Ферментативная индикация загрязнения почв тяжелыми металлами // *Агрохимия*. 2006. № 11. С. 84–95.

72. Новоселова Е.И., Киреева Н.А. Ферментативная активность почв в условиях нефтяного загрязнения и ее биодиагностическое значение // Теор. и прикл. экол. 2009. № 2. С. 4–12.
73. Park I.S., Park J.W. Determination of a risk management primer at petroleum-contaminated sites: developing new human health risk assessment strategy // J. Hazard. Mater. 2011. V. 185. № 2–3. P.1374–1380.
74. Хабиров И.К., Габбасова И.М., Хазиев Ф.Х. Устойчивость почвенных процессов. Уфа: БГАУ, 2001. 327 с.
75. Maila M.P., Cloete T.E. The use of biological activities to monitor the removal of fuel contaminants – perspectives to monitoring hydrocarbon contamination: a review // Inter. Biodeterior. Biodegrad. 2005. V. 55. P. 1–8.
76. Wu M., Dick W.A., Li W., Wang X., Yang Q., Wang T., Xu L., Zhang M., Chen L. Bioaugmentation and biostimulation of hydrocarbon degradation and the microbial community in a petroleum-contaminated soil // Inter. Biodeterior. Biodegrad. 2016. V. 107. P. 158–164.
77. Киреева Н.А., Водопьянов В.В., Мифтахова А.М. Биологическая активность нефтезагрязненных почв. Уфа: Гилем, 2016. 376 с.
78. Guo H., Yao J., Cai M., Qian Y., Guo Y., Richnow H.H., Blake R.E., Doni S., Seccanti B. Effects of petroleum contamination on soil microbial numbers, metabolic activity and urease activity // Chemosphere. 2012. V. 87. № 11. P. 1273–1280.
79. Трифонова Т.А., Сахно О.Н., Забелина О.Н., Феоктистова И.Д. Сравнительная оценка состояния городских почв по их биологической активности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2014. № 3. С.23–27.
80. Напрасникова Е.В. Уреазная активность и pH как показатели экологического состояния почв в условиях Восточной Сибири // Почвоведение. 2005. № 11. С. 1345–1352.
81. Wyszowska J., Wyszowski M. Activity of soil dehydrogenases, urease, and acid and alkaline phosphatases in soil polluted with petroleum // J. Toxicol. Environ. Health 2010. V. 73. P. 1202–1204.
82. Поляк Ю.М., Бакина Л.Г. Ферментативная диагностика нефтезагрязненных почв северо-западного региона РФ // Сб. материалов Международ. научн. конф. “Роль почв в биосфере и жизни человека”, Москва, 5–7 октября 2015 г. М.: МАКС Пресс, 2016. С. 223–224.
83. Polyak Y., Shigaeva T., Gubelit Y., Bakina L., Kudryavtseva V., Polyak M. Sediment microbial activity and its relation to environmental variables along the eastern Gulf of Finland coastline // J. Mar. Sys. 2017. V. 171. P. 101–110.
84. Киреева Н.А., Ямалетдинова Г.Ф., Новоселова Е.И., Хазиев Ф.Х. Ферменты серного обмена в нефтезагрязненных почвах // Почвоведение. 2002. № 4. С. 474–480.
85. Трифонова Т.А., Забелина О.Н. Изменение биологической активности почвы городских рекреационных территорий в условиях загрязнения тяжелыми металлами и нефтепродуктами // Почвоведение. 2017. № 4. С. 497–505.
86. Минеев В.Г., Лебедева Л.А., Арзамазова А.В. Последствие различных систем удобрения на ферментативную активность дерново-подзолистой почвы при загрязнении тяжелыми металлами // Агрохимия. 2008. № 10. С. 48–54.
87. Киреева Н.А., Новоселова Е.И., Хазиев Ф.Х. Фосфогидролазная активность нефтезагрязненных почв // Почвоведение. 1997. № 6. С. 723–725.
88. Поляк Ю.М., Бакина Л.Г., Маячкина Н.В., Дроздова И.В., Каплан А.В., Голод Д.Л. Биодиагностика состояния окультуренной городской почвы, загрязненной тяжелыми металлами, методами биоиндикации и биотестирования // Почва и окружающая среда. 2018. № 1(4). С.231–242.
89. Поляк Ю.М., Шигаева Т.Д., Кудрявцева В.А., Конаков В.Г. Влияние гранулометрического состава донных отложений на подвижность и токсичность тяжелых металлов в прибрежной зоне Финского залива Балтийского моря // Вода: химия и экология. 2017. № 1. С. 11–18.
90. Jechalke S., Heuer H., Siemens J., Amelung W., Smalla K. Fate and effects of veterinary antibiotics in soil // Trends Microbiol. 2014. V. 22. P. 536–545.
91. Акименко Ю.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Влияние антибиотиков (бензилпенициллина, фаразина, нистатина) на биологические свойства чернозема обыкновенного // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1095–1101.
92. Егоров Н.С. Основы учения об антибиотиках. М.: Изд-во МГУ, Наука, 2004. 524 с.
93. Lee L.S., Carmosini N., Sassman S.A., Dion H.M., Sepúlveda M.S. Agricultural contributions of antimicrobials and hormones on soil and water quality // Adv. Agron. 2007. V. 93. P. 1–68.
94. Bártíková H., Podlupná R., Skálová L. Veterinary drugs in the environment and their toxicity to plants // Chemosphere. 2016. V. 144. P. 2290–2301.
95. Prado N., Ochoa J., Amrane A. Biodegradation and biosorption of tetracycline and tylosin antibiotics in activated sludge system // Proc. Biochem. 2009. V. 44. P. 1302–1306.
96. Ананьева Н.Д., Стольников Е.В., Сусьян Е.А., Ходжаева А.К. Грибная и бактериальная микробная биомасса (селективное ингибирование) и продуцирование CO₂ и N₂O дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов // Почвоведение. 2010. № 11. С. 1387–1393.
97. Colinas C., Ingham E., Molina R. Population responses of target and non-target forest soil organisms to selected biocides // Soil. Biol. Biochem. 1994. V. 26. P. 41–47.
98. Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Аллелопатические взаимоотношения растений и микроорганизмов в почвенных экосистемах // Усп. совр. биол. 2019. Т. 2. С. 147–160.
99. Cernohorska L., Votava M. Antibiotic synergy against biofilm-forming *Pseudomonas aeruginosa* // Folia Microbiol. 2008. V. 53. P. 57–60.
100. Liu F., Ying G.G., Tao R., Jian-Liang Z., Yang J.F., Zhao L.F. Effects of six selected antibiotics on plant growth and soil microbial and enzymatic activities // Environ. Pollut. 2009. V. 157. P. 1636–1642.

101. Dawson J.J.C., Godsiffé E.J., Thompson I.P., Ralebitso-Senior T.K., Killham K.S., Paton G.I. Application of biological indicators to assess recovery of hydrocarbon impacted soils // *Soil Biol. Biochem.* 2007. V. 39. P. 164–177.
102. Bastida F., Zsolnay A., Hernández T., García C. Past, present and future of soil quality indices: a biological perspective // *Geoderma.* 2008. V. 147. 159–171.
103. Казеев К.Ш., Козунь Ю.С., Колесников С.И. Использование интегрального показателя для оценки пространственной дифференциации биологических свойств юга России в градиенте аридности климата // *Почвоведение.* 2015. Т. 22. № 1. С. 112–120.
104. 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 Biol. Biochem.* 2008. V. 40. P. 2137–2145.
105. Gao Y., Wang J., Xu J., Kong X., Zhao L., Zeng D.H. Assessing the quality of oil contaminated saline soil using two composite indices // *Ecol. Indic.* 2013. V. 24. P. 105–112.
106. Karaca A., Cetin S.C., Turgay O.C., Kizilkaya R. Soil enzymes as indication of soil quality // *Soil Enzymol.* Berlin: Springer Verlag, 2011. V. 22. P. 119–148.
107. Allison S.D., Weintraub M.N., Gartner T.B., Waldrop M.P. Evolutionary-economic principles as regulators of soil enzyme production and ecosystem function // *Soil Enzymol.* Berlin: Springer Verlag, 2011. V. 22. P. 229–243.
108. Strong P.J., Claus H. Laccase: a review of its past and its future in bioremediation // *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* 2011. V. 41. P. 373–434.

Soil Enzymes and Soil Pollution: Biodegradation, Bioremediation, Bioindication

Yu M. Polyak^{a,b,#} and V. I. Sukharevich^a

^a *Institution of Russian Academy of Sciences Saint-Petersburg Scientific Research Centre for Ecological Safety RAS
ul. Korpusnaya 18, Saint-Petersburg 197110 Russia*

^b *Saint-Petersburg State University
Universitetskaya nab. 7–9, Saint-Petersburg 199034 Russia*

[#] *E-mail: yuliapolyak@mail.ru*

This review focuses on the role of soil enzymes in remediation of soils contaminated with a wide range of xenobiotics. Soil enzymes not only play a leading role in the biodegradation of pollutants, but can be a reliable and sensitive indicator of pollution. The use of soil enzyme activities as bioindicators allows assessing the level of pollution and the state of the soil ecosystem before, after and during its restoration. These functions of soil enzymes contribute to the development of methods for remediation of contaminated ecosystems.

Key words: soil enzymes, soil pollution, biodegradation, bioremediation, bioindication.