

УДК 630.114.444:577.152.1:631.417(571.1)

СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЕННОЙ ПЕРОКСИДАЗЫ В ОСУШЕННЫХ БОЛОТНЫХ СОСНЯКАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: СИСТЕМНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2023 г. Т. Т. Ефремова^а *, С. П. Ефремов^а, А. Ф. Аврова^а^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН,
Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*e-mail: efr2@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 30.05.2023 г.

Принята к публикации 31.05.2023 г.

Изучали мезотрофное болото, осушенное 25 лет назад (географические координаты 56°23'710" N, 84°34'043" E). В торфяных почвах (Histosols) средневзвешенная за сезон активность пероксидазы (базовый уровень) составила в режиме слабой гидромелиорации 14.4, умеренной – 21.9, интенсивной – 70 ед. (мл йода на 1 г сух. навески за 2 мин). Основная закономерность развития сезонных колебаний активности пероксидазы описывается полиномом второго порядка. Значения и знаки параметров параболического тренда показывают, что средняя активность пероксидазы еженедельно снижалась на 4.4, 7.6 и 15.2 ед. с еженедельным средним ускорением на 0.31, 0.59 и 1.54 ед. с июня по октябрь в режиме слабого, умеренного и интенсивного осушения соответственно. Сезонные колебания активности пероксидазы относительно базового уровня характеризуется июньским увеличением прироста, максимальным в слое 0–10 см. В июле наблюдается снижение темпов прироста: в режиме слабого и умеренного осушения процесс охватывает весь почвенный профиль в августе, в условиях глубокого осушения – в октябре. Активность фермента достоверно положительно связана с объемной влажностью и величиной рН, отрицательно – с окислительно-восстановительным потенциалом и разнонаправлено – с температурой почв. При оценке вклада условий почвенной среды в сезонную динамику пероксидазы создается эффект взаимозаменяемости экологических градиентов. Методом канонического анализа установлено, что индексы детерминации объясняют совокупное воздействие обсуждаемого множества на 52–74%, главным фактором, регулирующим сезонную активность пероксидазы, является гидротермический режим: в условиях слабого осушения в большей мере под воздействием температуры, интенсивного – влажности, умеренного осушения – влажности и температуры. Активность пероксидазы и глубина гумификации торфяных почв разной степени осушения взаимосвязаны на 87%.

Ключевые слова: осушенные торфяные почвы, оксидоредуктазы, тренд сезонных колебаний, индекс сезонности, окислительно-восстановительный потенциал, гидротермические условия, рН, взаимообусловленный эффект

DOI: 10.31857/S0032180X23600774, **EDN:** UJUOPN

ВВЕДЕНИЕ

Эффективное и рациональное использование осушенных торфяных болот, наряду с другими аспектами, зависит от понимания процессов трансформации органического вещества, во многом формирующих характер функционирования болот как целостной экологической системы. Трансформация органического вещества протекает динамично и зависит от ряда факторов, к числу которых относятся ферментативная активность как катализатор почвенного метаболизма и регулятор биохимического гомеостаза, а также индикатор экологического состояния почв [8, 15, 27, 29, 36–38, 40, 42]. Энзимы комплексно осу-

ществляют ключевые экосистемные функции – деградацию лигнина, гумификацию, минерализацию углерода путем разнообразных биохимических реакций распада и ресинтеза, окисления и восстановления почвенного органического вещества [15, 44, 46]. Значительный интерес представляют реакции биогенеза специфических гумусовых веществ с участием фенолоксидаз: полифенолоксидазы и пероксидазы. Они катализируют окисление полифенолов до хинонов в присутствии кислорода воздуха или за счет кислорода перекиси водорода, образующейся в результате жизнедеятельности биоты. В соответствующих условиях при конденсации с аминокислотами и

пептидами хиноны образуют первичные молекулы гумусовых кислот [14, 15, 19]. Основными источниками поступления фенолоксидаз в почву являются прижизненное выделение внеклеточных ферментов корнями растений и микроорганизмами, а также постмортальное поступление внутриклеточных ферментов [1].

Библиография по ферментативной активности торфяных почв за 1958–2001 гг., включая исследования в Белоруссии, Армении, Латвии, Украине, насчитывает около 150 источников [9]. Согласно литературным данным, торфяные почвы по сравнению с минеральными характеризуются большей энзиматической активностью, которая снижается с глубиной. Наиболее благоприятные водно-воздушные условия складываются в слое 0–20 см – зоны максимального развития корневых систем и активно протекающих микробиологических процессов. Показана зависимость ферментативной активности от ботанического состава, зольности и степени разложения торфа. Установлено, что в избыточно увлажненных почвах активность ферментов наиболее интенсивно протекает весной и в первой половине лета. Отмечается недостаток данных по активности оксидоредуктаз (кроме каталазы).

В текущее десятилетие опубликованы исследования ферментативных процессов, в том числе оксидаз, в пределах всего профиля торфяных болот [2, 10, 11, 16, 22–24]. Особенности развития биохимических процессов по стратиграфическим колонкам (100–325 см) изучались авторами в связи с ботаническим составом торфов достаточно крупными мазками с шагом 25–50 см и более. Сделан вывод, что биохимические процессы, динамика которых зависит от погодных условий года и месяцев вегетационного периода, активно протекают как в аэробной, так и анаэробной зоне торфяной залежи. Отмечается наиболее высокая активность пероксидазы и полифенолоксидазы в нижних слоях залежей. Выполненные исследования важны, прежде всего, для оценки развития биохимических процессов в масштабе геологического времени, а также смены природных условий в ходе торфогенеза.

Вместе с тем в ряде работ текущего времени, как и прошлых лет, рассматривается несколько иная направленность ферментативных реакций по профилю торфяных залежей. При переходе от поверхности к более глубоким горизонтам активность ферментов снижается в несколько раз, при этом наиболее биологически активен верхний слой до глубины 10 см [18]. Установлено, что потенциальная активность ферментов на омбротрофном болоте снижалась с глубиной залегания торфа и соответствовала изменениям микробной биомассы от акротельма к катотельму, при этом не наблюдалось существенного сезонного влия-

ния на температурную зависимость фермента [45]. Результаты, полученные с использованием линейных моделей, показывают, что активность фенолоксидаз существенно снижалась с увеличением глубины торфяной залежи и отражала значительные колебания в течение вегетационного периода с минимумом весной и максимумом летом и осенью [43]. Ограничение с глубиной активности фенолоксидаз кислородом в торфяной залежи способствует созданию условий, ингибирующих разложение растительных остатков, и имеет важные последствия – сохранение археологических органических материалов, поглощение атмосферного CO₂ и устранение загрязнения вод [39].

Современные процессы почвообразования характеризуют поверхностные горизонты торфяных залежей, изучая которые по морфолого-генетическим признакам в сезонной динамике, можно объективно оценить влияние различных антропогенных факторов и наблюдаемого изменения климата. Поэтому важно понять и оценить, как факторы среды (температура, влажность, гумус, рН, биогенность, состав катионов и другие) влияют на активность энзимов, регулируют синтез и секрецию почвенных внеклеточных ферментов. Однако высокая пространственно-временная изменчивость ферментов затрудняет анализ взаимосвязи с факторами почвенной среды [27, 44]. Отсюда вытекает необходимость системной стратегии исследований, когда взаимодействие ферментативной активности почв с экологическими факторами в их пространственно-временном проявлении оценивается методами многомерно- и многофакторного анализа [27]. Основываясь на стратегии системно-экологического анализа, обосновали достоверность дифференциации за 20–25-летний период гидромелиорации торфяных почв болотных сосняков по степени осушения. Наибольший вклад в дискриминацию (различие) торфяных почв, наряду с водно-физическими и химическими параметрами, вносят оксидоредуктазы [6, 7].

Сезонная динамика активности фенолоксидаз и особенности их распределения по профилю позволяют оценить специфику гумификации органического вещества в связи с почвенно-экологическими факторами [33]. Это важно для понимания современных почвообразовательных процессов и обоснования рационального использования болот в зависимости от физико-географических и экологических условий. Однако вопрос о том, как биотические и абиотические факторы взаимодействуют с пространственными вариациями активности почвенных оксидаз, остается до конца не решенным [41].

Цель работы – выявить в лесных почвах раз-ной глубины осушения закономерности перокси-

дазной активности в их пространственно-временном взаимодействии с экологическими условиями среды. Используя методы математической статистики, решали следующие задачи:

а) выявление основной тенденции (тренда) пероксидазной активности, интенсивности сезонных колебаний (индекс сезонности) и установление хода сезонной волны в почвах разной степени осушения;

б) оценка связи активности пероксидазы с условиями почвенной среды: уровнем стояния верховодки, температурой, влажностью, окислительно-восстановительным потенциалом, реакцией среды (рН), групповым составом гумусовых кислот;

в) обнаружение взаимообусловленного эффекта экологических параметров и выявление доминантных факторов среды, регулирующих пероксидазную активность в торфяных почвах разной степени осушения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Изучали мезотрофное болото (Еловочное) площадью 280 га в северной части междуречья Оби и Томи, осушенное к моменту исследования 25 лет тому назад сетью мелких каналов (географические координаты 56°23'710" N, 84°34'043" E). Болото занято сосновыми древостоями (*Pinus sylvestris* L.) естественного происхождения. В пространстве гидромелиоративной сети выделили наиболее распространенные типы сосновых насаждений. Осоково-сфагновые, расположенные на межканальной полосе 47 м, слабо осушенные. Вейниковые — на межканальной полосе 93 м, умеренно осушенные. Разнотравно-мятликовые сосняки — на стыке магистрального и ловчего каналов, интенсивно осушенные. В среднем глубина стояния болотных вод за три года исследований составила: при слабом осушении — 23.2 ± 9.9 см, умеренном — 41.5 ± 11.2 см, интенсивном осушении — 70.2 ± 16.0 см. Достоверность разбиения (дискриминации) объектов доказана методами многомерной статистики по совокупности водно-химических свойств торфяных почв и активности ферментов [6].

Согласно классификации [4, 17, 25, 26], изучаемые почвы являлись освоенными переходного (мезотрофного) типа на мощных осоково-сфагновых торфах (более 3 м), подстилаемых супесями. Рассматривали современные, морфологически слабодифференцированные почвы, по горизонтам 0–5, 5–10, 10–20, 20–30 см, которые разграничивали по степени загруженности сосущими корнями, слабо — по цвету и плотности торфяных слоев. Почвы характеризуются нормальной зольностью, снижающейся с глубиной: слабо осушенные — 8.9–5.2%, умеренно осушенные — 10.6–5.8,

интенсивно осушенные — 15.6–6.9%. Плотность сложения торфяного субстрата изменяется по профилю соответственно зольности — 0.106–0.010, 0.134–0.115, 0.146–0.087 г/см³.

Сезонную активность почвенных оксидоредуктаз (пероксидазы, каталазы, дегидрогеназы) на каждом из трех объектов изучали в течение одного года с июня по октябрь — интервал наблюдений 5–8 дней (в среднем неделя), т.е. в общей сложности исследование проводили в течение 3 лет. Образцы почв отбирали по горизонтам в 0–5, 5–10, 10–20, 20–30 см в свежескопанном разрезе в 3 повторностях, из которых формировали средний образец. Почвы помещали в холодильник, утром следующего дня образцы поступали в анализ. В настоящем сообщении обсуждается активная почвенная пероксидаза естественно-влажных образцов. Определение выполняли в двух весовых повторностях йодометрическим методом К.А. Козлова и выражали в мл йода на 1 г абсолютно сухой навески за 2 мин [28]. Групповой состав органического вещества торфяных почв — по методике [21].

В сезонной динамике, наряду с ферментативной активностью, на каждом объекте изучали условия почвенной среды в течение всех 3 лет. Окислительно-восстановительный потенциал, реакцию среды (рН) измеряли с помощью переносного рН-метра-милливольтметра ППМ-03М I по горизонтам свежескопанного разреза, температуру почв — штыревыми термометрами, плотность сложения — методом режущего кольца. Все замеры выполняли в 3–4 повторностях. Влажность отобранных почв, определяли термостатно-весовым методом с последующим перерасчетом на объемную массу (объемная влажность). В каждый срок измеряли глубину стояния болотных вод (верховодка). Уровни верховодки за (май) июнь–октябрь на участках разной степени осушения закономерно неоднозначно варьировали (рис. 1). При этом своеобразный ход сезонных колебаний уровня грунтовых вод на каждом объекте в течение 3 лет характеризуется явной синхронностью. Это обстоятельство позволило проводить сравнительный анализ сезонной активности пероксидазы на основании положения объектов в пространстве осушительной сети.

Статистический анализ экспериментальных данных выполнен по руководству [31]. Статистическая характеристика рядов распределения сезонной активности пероксидазы — по прописям [32].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Активность пероксидазы в современных (0–30 см) торфяных почвах различной степени осушения характеризуется высокой вариабельностью — C_v 48–66% (табл. 1). Наиболее низкой активностью обладают слабо осушенные почвы — 14.4 ед.

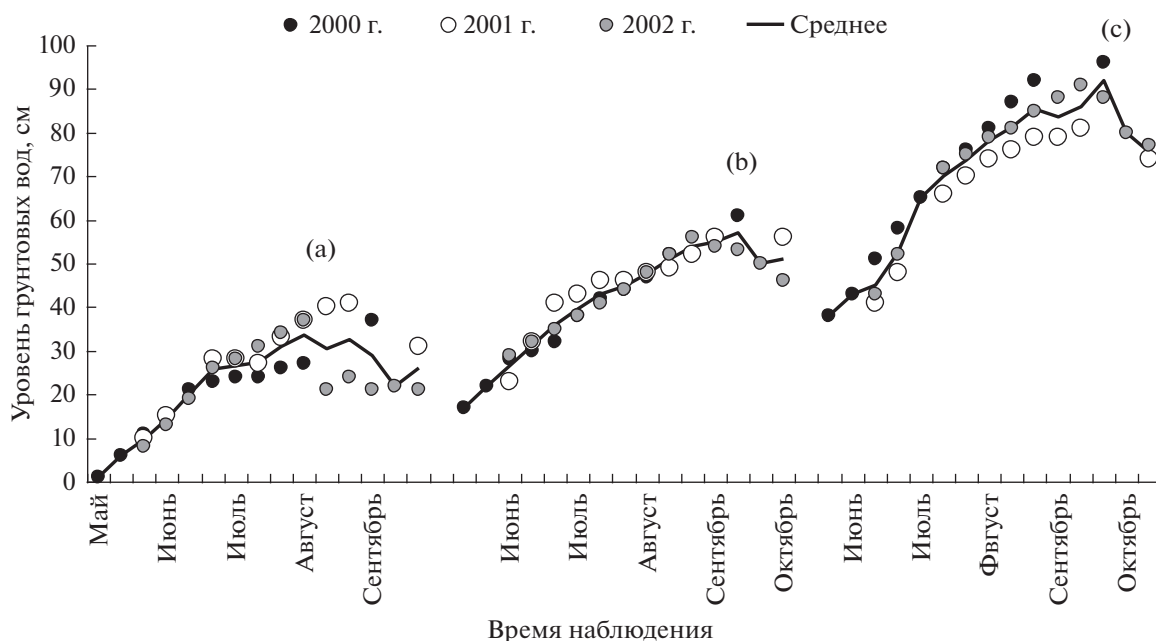


Рис. 1. Уровни стояния почвенно-грунтовых вод за периоды наблюдений в болотных сосняках разной глубины осушения. Здесь и далее: а – слабая, б – умеренная, с – интенсивная.

(средневзвешенное арифметическое за период наблюдений). В умеренно осушенных почвах активность пероксидазы возрастает в 1.5 раза, в интенсивно осушенных достигает 70 ед. (мл йода/г сух. навески за 2 мин). С глубиной активность пероксидазы снижается в 1.5–2 раза. Максимальный уровень активности проявляют верхние, са-

мые коренасыщенные горизонты 0–10 см. Эффект резкого уменьшения в лесных почвах ферментативной активности с глубиной показан также в работе [35].

Графоаналитические построения сезонной динамики пероксидазы, размещенные на рис. 2, затрудняют оценку изучаемого явления. Надеж-

Таблица 1. Статистические показатели активности пероксидазы в лесных торфяных почвах разной глубины осушения за июнь–октябрь, мл йода на 1 г сух. навески за 2 мин

Статистические показатели	Глубина почвенных горизонтов, см				
	0–5	5–10	10–20	20–30	0–30
Слабо осушенные					
Средневзвешенное	12.5	17.7	15.4	11.9	14.4
Медиана	11.8	13.6	13.2	8.7	12.3
Минимум–максимум	1.9–33.9	4.4–66.2	3.6–50.2	3.5–24.4	3.7–39.7
Коэффициент вариации, %	60	88	83	60	63
Умеренно осушенные					
Средневзвешенное	32.2	27.5	16.6	16.4	21.9
Медиана	27.3	29.6	13.3	18.8	22.7
Минимум–максимум	6.2–92.9	6.3–69.2	3.7–57.5	3.5–48.1	5.7–61.8
Коэффициент вариации, %	66	60	79	69	59
Интенсивно осушенные					
Средневзвешенное	80.8	73	66.5	59.3	69.9
Медиана	90	58.9	6.3	56.9	68.9
Минимум–максимум	37.1–140	40.8–312	24.5–214	29.3–133	39–200
Коэффициент вариации, %	36	80	62	46	48

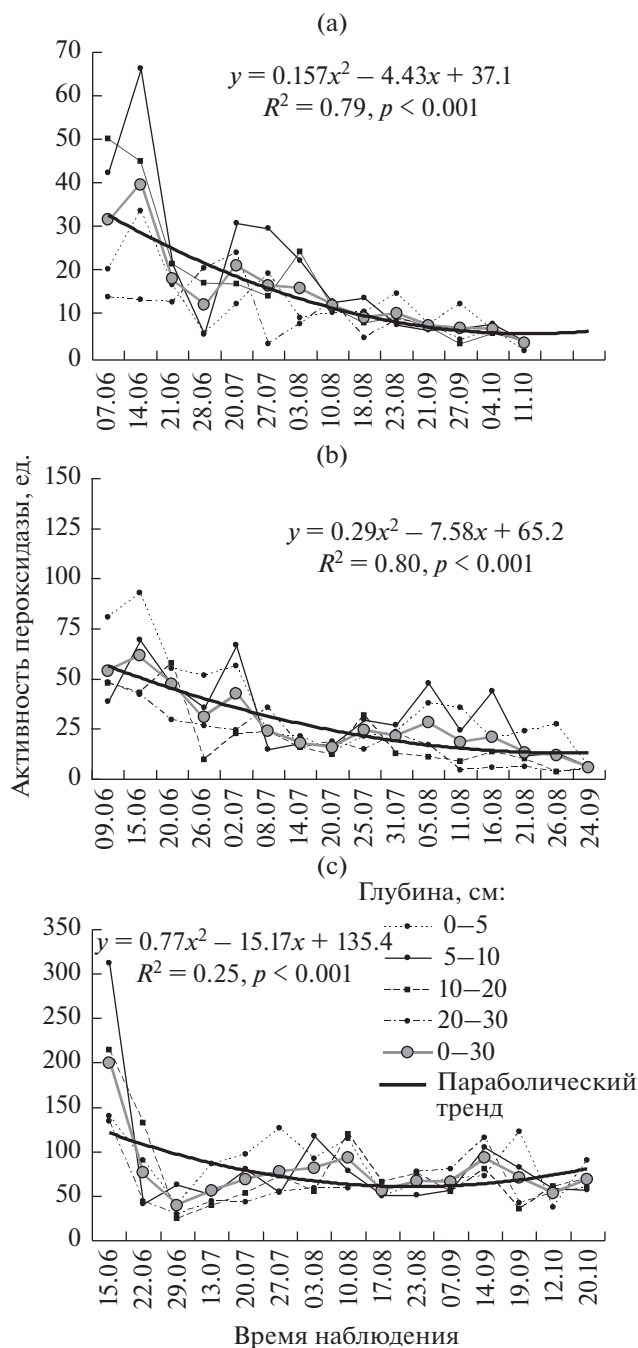


Рис. 2. Динамика активности пероксидазы (июнь–октябрь) и основная тенденция (тренд) развития сезонных колебаний в лесных торфяных почвах разной глубины осушения, мл йода на 1 г сухой навески за 2 мин.

ные выводы обосновали с помощью регрессионного уравнения тренда – математической функции от времени, которое заменяет фактические уровни временного ряда на теоретический, выровненный. Наиболее адекватной функцией сезонного тренда активности пероксидазы в горизонтах торфяных почв является парабола второго порядка. Степень надежности выбранного трен-

дового уравнения была самой высокой в горизонте 10–20 см слабо осушенных почв ($R^2 = 0.84$) и 20–30 см умеренно осушенных ($R^2 = 0.86$).

Основную тенденцию развития изучаемого явления подробнее охарактеризуем на примере всего профиля современных почв (0–30 см). Сопряженное тесное распределение активности пероксидазы и фактора времени проявляется в слабо и умеренно осушенных почвах – $R^2 = 0.8$ (рис. 2а, 2б). В режиме интенсивного осушения сезонные колебания фермента как функция времени обусловлены достоверно слабо – $R^2 = 0.2$ (рис. 2с). В параболической функции тренда ($y = b_2x^2 - b_1x + a$) отрицательный знак параметра b_1 и положительный b_2 отображают снижение выровненных рядов с ускорением, равным $2b_2$ [32]. Исходя из этой трактовки, в слабо осушенных почвах еженедельное снижение активности пероксидазы составляло в среднем 4.4 ед. с еженедельным средним ускорением 0.31 ед. В почвах умеренно осушенных – 7.6 с ускорением 0.59, в режиме интенсивного осушения – 15.2 с ускорением 1.54 ед. По сути уравнения тренда отражают лишь основную тенденцию развития потенциала пероксидазы и прямого отношения к динамике сезонной активности во времени не имеют [32].

Группирующим признаком при статистическом изучении сезонных колебаний является время (дата) в исследуемом периоде. В случае недельного интервала наблюдений период сезонных колебаний равняется месяцу [32]. Руководствуясь этим положением, временные ряды с шагом 5–8 дней упорядочили в суммарные средние показатели (средневзвешенные) по месяцам в каждом горизонте и почвенном профиле (0–30 см) в целом (табл. 2). Для получения более ясной и четкой характеристики изучаемого явления использовали относительные аналитические показатели: темпы роста (индекс сезонности) и темпы прироста [32]. Вычисление этих показателей основывается на сопоставлении уровней y_i временного ряда с некоторой базой сравнения y_s , за которую приняли среднюю арифметическую взвешенную за весь период наблюдений в слое 0–30 см соответствующих почв. Индекс сезонности: $I_s = y_i/y_s \cdot 100\%$ характеризует относительную скорость изменения уровней временного ряда и показывает, какую часть временного среднего он составляет. В индивидуальных индексах сезонности влияние основной тенденции развития сезонных колебаний (тренда) устраняется [32]. На основе темпов роста T (индекса сезонности) рассчитали темпы прироста (ТП) активности пероксидазы: $ТП, \% = (T - 100)$. Темп прироста показывает, на какой процент уровень данного срока наблюдений больше или меньше базисного уровня: положительное значение прироста означает увеличение, отрицательное – уменьшение.

Таблица 2. Статистическая группировка по месяцам и темпы роста сезонной активности пероксидазы в горизонтах осушенных торфяных почв

Месяц	0–5 см		5–10 см		10–20 см		20–30 см		0–30 см	
	ед.*	T	ед.	T	ед.	T	ед.	T	ед.	T
Слабо осушенные										
Июнь	19.4	134	34.0	236	33.6	233	15.4	107	25.6	178
Июль	16.2	112	30.5	212	15.8	110	14.0	97	19.1	133
Август	11.5	80	14.4	100	13.6	94	8.8	61	12.1	84
Сентябрь	10.4	72	7.0	48	5.5	38	6.5	45	7.3	51
Октябрь	4.4	30	6.3	44	5.1	35	5.4	38	5.3	37
Умеренно осушенные										
Июнь	70.1	320	47.7	218	39.4	180	36.5	143	48.4	221
Июль	26.5	121	28.8	132	19.8	90	21.8	86	24.2	111
Август	28.9	132	28.1	128	9.3	42	7.3	29	18.4	84
Сентябрь	6.2	28	6.3	29	4.8	22	5.5	22	5.7	26
Интенсивно осушенные										
Июнь	76.0	109	138.4	198	123.6	177	68.9	99	101.7	146
Июль	102.9	147	62.0	89	55.0	79	47.5	68	66.9	96
Август	80.0	115	74.2	106	78.6	113	64.9	93	74.4	107
Сентябрь	88.0	126	81.3	116	56.8	81	79.1	113	76.3	109
Октябрь	63.5	91	57.6	83	65.4	94	56.6	81	60.8	87

* Ед. — единицы измерения, мл йода на 1 г сух. навески за 2 мин, T — темпы роста относительно средневзвешенной в слое 0–30 см (табл. 1) за период наблюдений, %.

В осушенных торфяных почвах (0–30 см) сезонный прирост активности пероксидазы характеризуется июньским максимумом, слабее выраженном в режиме интенсивной мелиорации (рис. 3). Снижение темпов прироста наступает в августе в условиях слабого и умеренного осушения и нарастает в осенний период. В режиме глубокого осушения слабое снижение прироста установлено в июле и октябре. По горизонтам почвенного профиля ход сезонной динамики пероксидазы имеет свои особенности. В слабо осушенных почвах прирост активности пероксидазы в июне отмечается по всему профилю, максимум в слое 5–20 см (рис. 3а). В июле начинается некоторое снижение темпов прироста в нижнем анализируемом горизонте, в августе захватывается практически весь профиль, сокращаясь к октябрю на 56–70% от базового уровня. В умеренно осушенных почвах наблюдается схожая динамика сезонной волны (рис. 3б). Однако июньский максимум активности фермента смещается к поверхностным 0–5 см и плавно по мере заглупления каждого горизонта уменьшается примерно вдвое. Снижение темпов

прироста в июле охватывает нижнюю половину почвенной толщи и в сентябре сокращается на 71–78% по всему профилю. В интенсивно осушенных почвах июньский прирост активности пероксидазы наименее выражен, ограничен 0–20 см, максимум в горизонте 5–10 см (рис. 3с). В июле почти вся почвенная толща охвачена снижением темпов прироста на 11–32%, возрастающего с глубиной. Слабое повышение темпов прироста 6–26% возобновляется то в августе, то в сентябре, перемежаясь по горизонтам почвенного профиля. В октябре темпы прироста активности пероксидазы снижаются повсеместно, но характеризуются значительно меньшей интенсивностью — сокращение на 6–19%. Сезонную волну такого уровня можно отнести к относительно выравненному типу, согласно классификации [32]. Итак, июньский прирост активности пероксидазы с максимумом в слое 0–10 см проявляется в лесных торфяных почвах независимо от степени их осушения. Снижение темпов прироста в июле соотнобразуется с глубиной осушительной мелиорации. Чем менее обводнена почва, тем ближе к поверх-

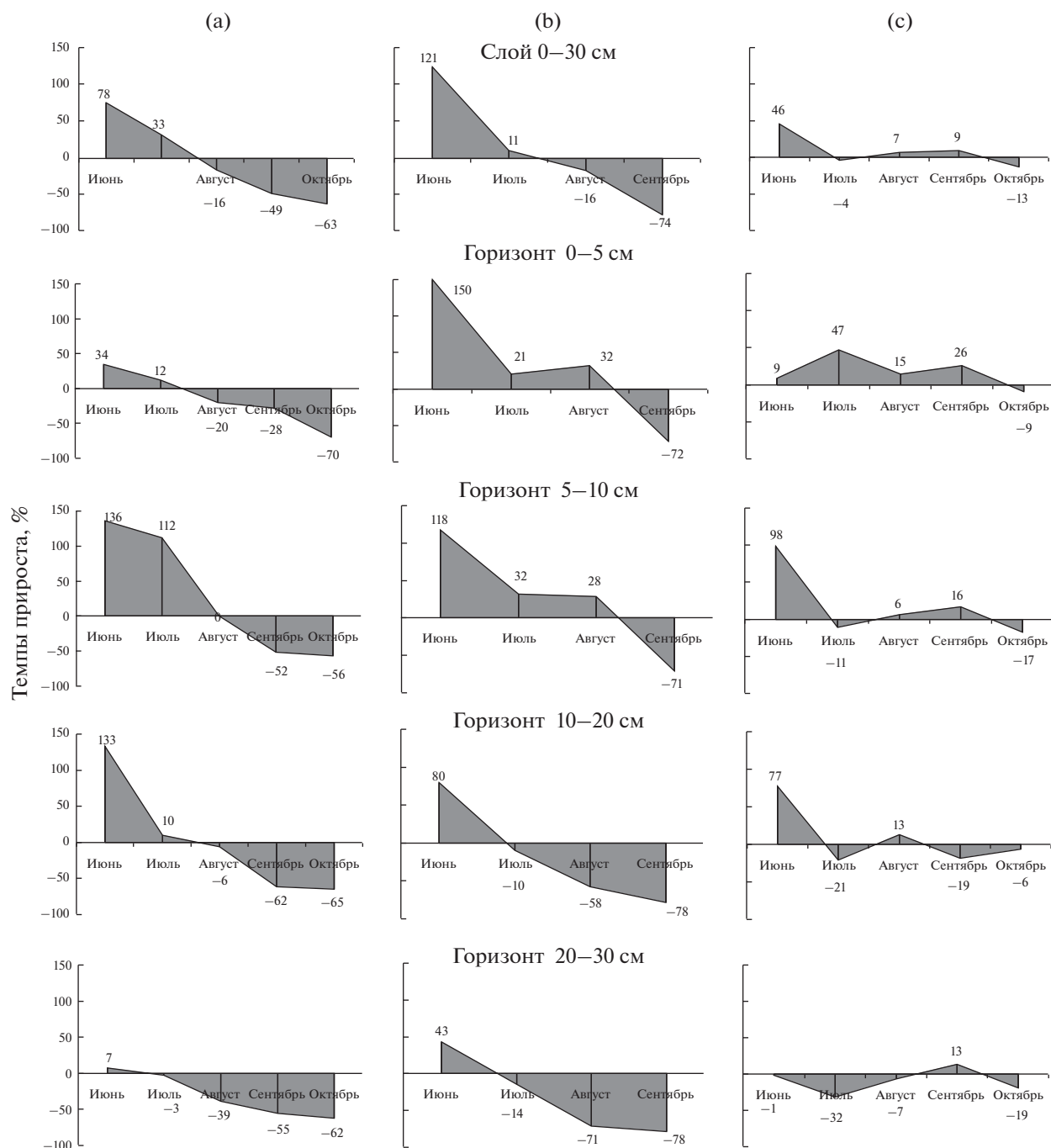


Рис. 3. Темпы прироста сезонной активности пероксидазы в лесных осушенных торфяных почвах, %.

ности залегает горизонт, с которого начинается падение активности фермента. В интенсивно осушенных почвах – 5–10 см, умеренно осушенных – 10–20, слабо осушенных – 20–30 см.

Формирование и динамика ферментативного потенциала – экологически обусловленный процесс. Оценивали влияние объемной влажности, которая непосредственно участвует во многих биохимических процессах, обуславливает усло-

вия протекания ферментативных реакций, определяет численность и физиологическую активность микроорганизмов и жизнедеятельность сосящих корней как источников поступления ферментов. Показано, что в осушенных торфяных почвах под сосновыми насаждениями в верхних 10 см сконцентрировано 87% абсолютно сухого вещества корней, которое не превышало 1% в горизонте 20–30 см относительно зоны ризо-

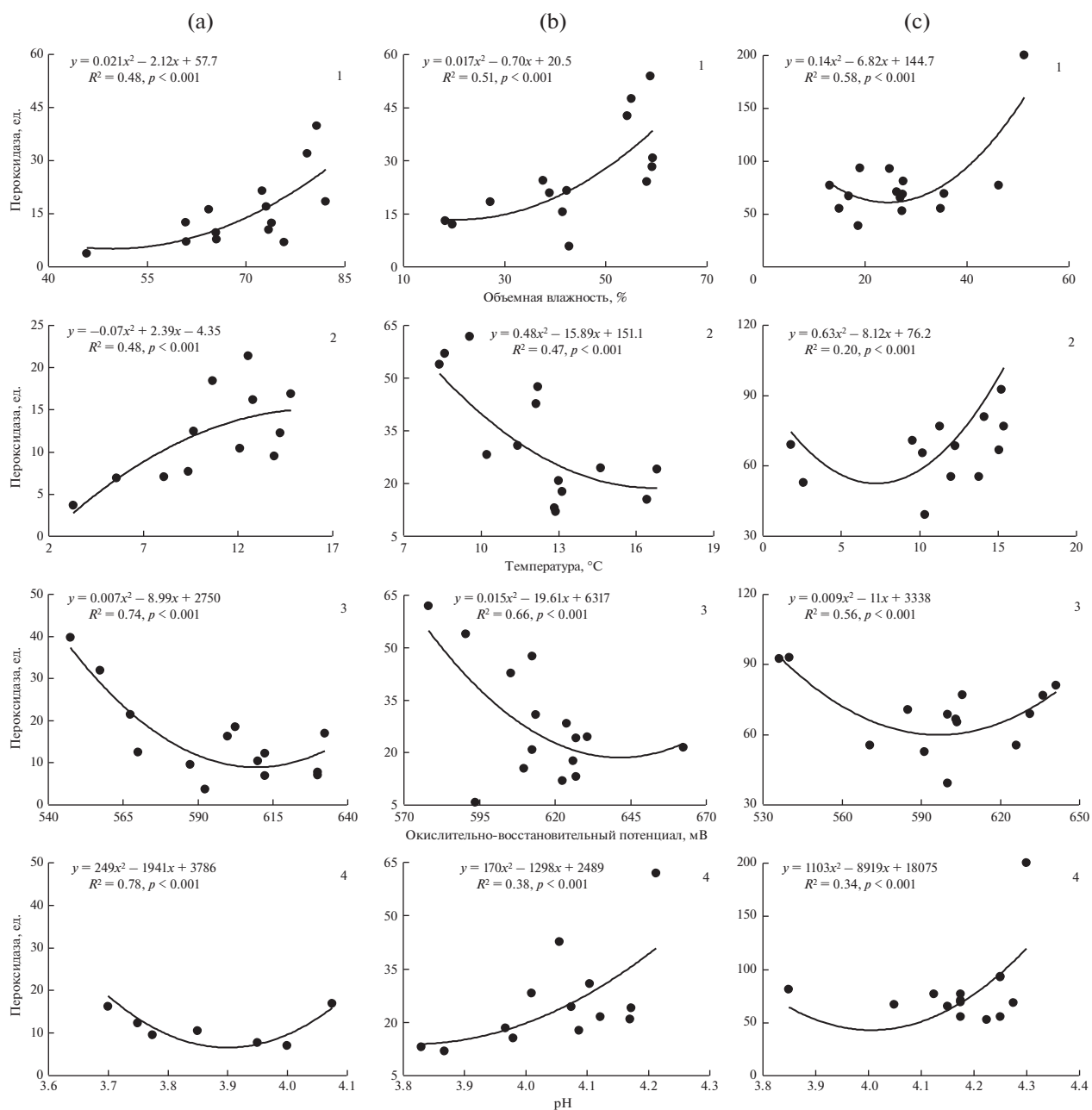


Рис. 4. Регрессионная связь пероксидазной активности современных торфяных почв (0–30 см) разной степени осушения и факторов среды: 1 – объемная влажность, %, 2 – температура почв, °С, 3 – окислительно-восстановительный потенциал, мВ, 4 – рН.

сферы 0–30 см [3]. В верхних 10 см торфа мезотрофных болот (района наших исследований) наиболее распространенную группу микроорганизмов составили неспорозные флуоресцирующие бактерии и плесневые грибы [13]. Количество микробов снижалось с глубиной, подвержено сезонным колебаниям и возрастало после осушения.

В лесных торфяных почвах положительная связь активности пероксидазы и влажности статистически достоверно детерминируется восхо-

дящей ветвью параболы второго порядка (рис. 4). Значения R^2 свидетельствуют, что в слабо осушенных почвах активность пероксидазы на 48% обусловлена влажностью в пределах 45.9–82.2%, в умеренно осушенных – на 51% (18.4–59.4%), в интенсивно осушенных почвах – на 58% в интервале объемной влажности 13.1–51.3%. Как следует из рисунков, максимум активности пероксидазы лежит в пределах 50–80% влажности, ниже 20–25% связь обсуждаемых параметров принимает

Таблица 3. Результаты канонического анализа связи сезонной активности пероксидазы с показателями почвенной среды

Показатель	Степень осушения торфяных почв, оценка канонической переменной (корня)					
	слабая $R^2 = 0.74, \chi^2 = 4.0,$ $p = 0.045, \lambda = 0.26$		умеренная $R^2 = 0.52, \chi^2 = 2.9,$ $p = 0.054, \lambda = 0.48$		интенсивная $R^2 = 0.64, \chi^2 = 9.2,$ $p = 0.051, \lambda = 0.36$	
	канонические веса	факторная структура	канонические веса	факторная структура	канонические веса	факторная структура
Температура	-1.58	-0.86	0.58	0.80	-0.67	-0.41
Влажность	0.61	-0.52	-0.52	-0.81	-0.83	-0.74
pH	0.57	0.16	-0.11	0.08	-0.37	-0.32
ОВП	0.12	0.12	0.29	0.45	-0.32	0.04

Примечание. R^2 – канонический индекс детерминации, χ^2 – критерий, p – уровень значимости, λ – λ -критерий Уилкса, ОВП – окислительно-восстановительный потенциал.

отрицательную направленность (критические точки рассчитаны по уравнениям параболы). Примерно такой же уровень влажности – 60–80% как максимальный отмечается в окультуренных торфяных почвах Белоруссии [34]. Воздействие влажности на почвенную ферментативную активность изменяется в связи с колебаниями температуры. Наибольший уровень активности пероксидазы в лесных осушенных почвах отмечается при сочетании влажности и температуры в режиме слабого осушения почв – 81% и 8.2°C, умеренного – 56%, 9.5°C и интенсивного – 51% и 15.4°C (максимумы ветвей параболы). Следовательно, по мере снижения влажности почв температурный оптимум активности пероксидазы повышается. Аналогичная тенденция характеризует сезонную динамику ферментативной активности черноземов Предуралья [27, 29].

Температура почв определяет энергетический уровень ферментативных реакций. Пероксидазная активность обнаруживает с температурой торфяных почв 1.8–15.4°C достоверную по типу параболы положительную связь в режиме интенсивного осушения на уровне – $R^2 = 0.2$ и слабого – $R^2 = 0.5$ (рис. 4a2, 4c2). В термально более высоком интервале 8.4–16.8°C умеренно осушенных почв теснота связи обсуждаемых признаков возрастает до $R^2 = 0.7$ и становится отрицательной (рис. 4b2). Допускаем приоритетное влияние окислительно-восстановительного фактора (ОВП), активно реагирующего на изменение экологической обстановки. Вследствие положительной связи окислительно-восстановительного потенциала с температурой – $R^2 = 0.61$ (рис. 5b2) в более прогретых почвах ОВП достигает значений >600 мВ, характеризующих, согласно [12], развитие интенсивно окислительных процессов. Возможно, при

таком уровне окислительной среды влияние термического фактора ослабевает, и усиливается роль ОВП, отрицательно влияющего на активность пероксидазы (рис. 4b3). О возросшей роли ОВП в режиме умеренного осушения косвенно свидетельствует наибольший коэффициент канонической корреляции ($r = 0.45$) с обсуждаемой совокупностью почвенных факторов при последующем синтетическом обобщении (табл. 3). Итак, влияние термического фактора на пероксидазную активность лесных торфяных почв мезотрофного типа связано с глубиной осушительной мелиорации. При температуре почв выше 16°C активность пероксидазы в слабо осушенных почвах проявляет тенденцию к снижению, в условиях умеренного осушения – к повышению (критические точки параболических функций). В режиме интенсивного осушения 6°C характеризует экстремум, а повышение температуры почв сопровождается подъемом активности пероксидазы. Можно предполагать, что не однотипная температурная зависимость каталитических процессов, наряду с гидротермическими условиями среды, обусловлена формой нахождения пероксидазы – в свободном или связанном состоянии, а также изменением количества и/или состава микрофлоры. Так, резкое уменьшение активности пероксидазы при повышении температуры от 0.5 до 2.5°C в осушенных эвтрофных почвах лесостепной зоны Красноярского края увязывается с динамикой микробиологических ассоциаций, способных развиваться в холодных условиях [5].

Профиль современных осушенных почв за исследуемый период (июнь–октябрь) следует отнести к типу окислительно-восстановительных режимов с абсолютным господством окислитель-

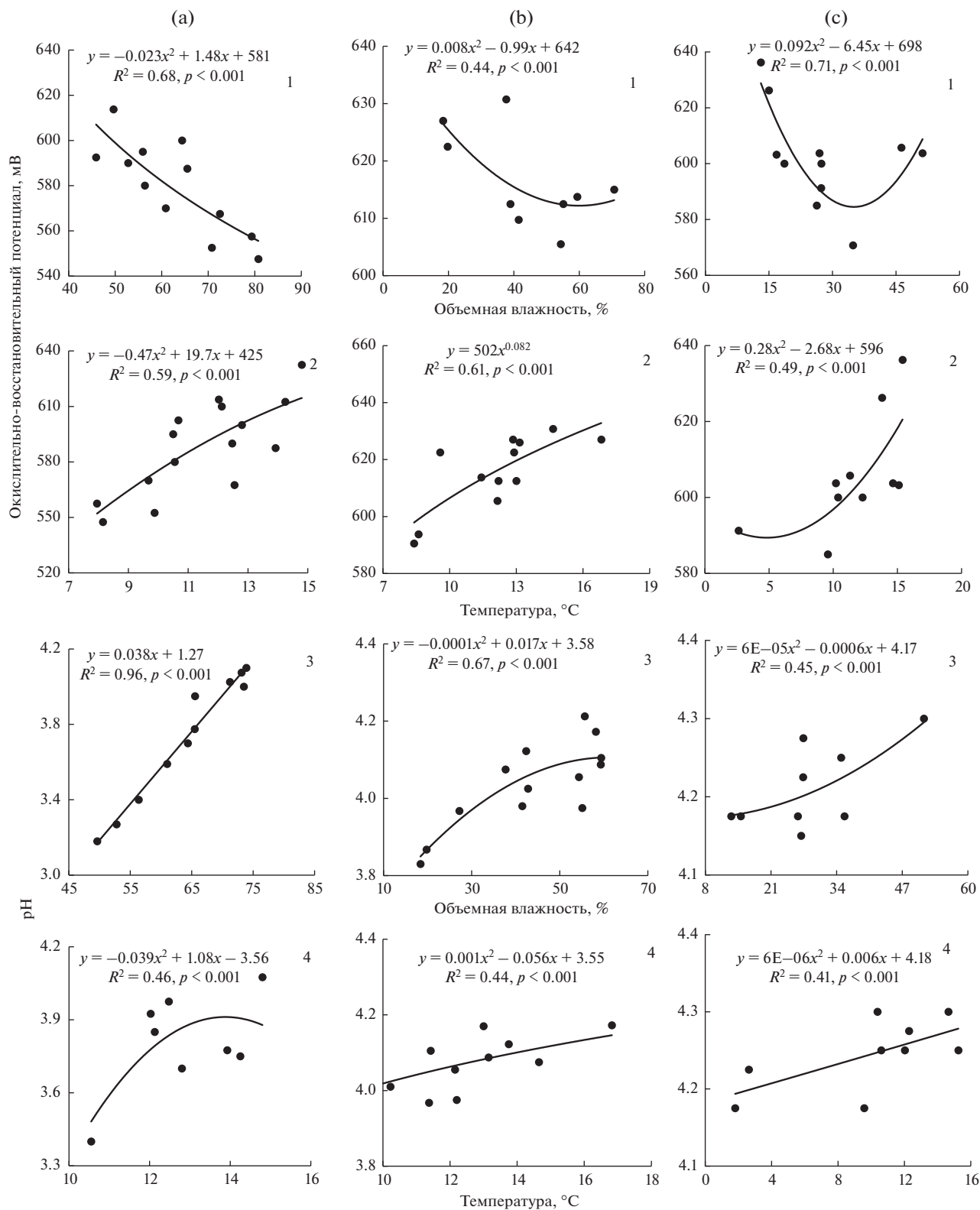


Рис. 5. Регрессионная связь окислительно-восстановительного потенциала и pH лесных торфяных почв с гидротермическими условиями среды: 1 и 3 – объемная влажность, %, 2 и 4 – температура, °С.

Таблица 4. Групповой состав гумусовых кислот осушенных торфяных почв, % от $C_{\text{общ}}$

Глубина, см	Слабо осушенные			Умеренно осушенные			Интенсивно осушенные		
	ГК	ФК	(ГК + ФК)	ГК	ФК	(ГК + ФК)	ГК	ФК	(ГК + ФК)
0–5	17.7	19.4	37.1	27.9	23.9	51.8	29.3	26.1	55.4
5–10	17.4	16.4	33.8	28.4	17.8	46.2	31.9	23.2	55.1
10–20	19.3	14.1	33.4	29.1	15.3	44.4	29.9	21.0	50.9
20–30	16.0	13.3	29.3	28.1	14.3	42.4	31.1	20.6	51.7

Примечание. ГК – гуминовые кислоты, ФК – фульвокислоты, (ГК + ФК) – степень гумификации.

ных процессов, согласно оценкам [12]. Влияние ОВП на пероксидазную активность в этих условиях характеризуется отрицательной направленностью и аппроксимируется параболой второго порядка (рис. 4). В слабо осушенных почвах взаимообусловленность показателей высокая – 74% (в пределах ОВП – 547–632 мВ). В интенсивно и умеренно осушенных средняя – 56% (536–641 мВ) и 66% (590–662 мВ) соответственно. Окислительно-восстановительный максимум составляет 540–590 мВ, экстремум (точка перегиба) – 600 мВ.

Известна тесная связь почвенной ферментативной активности с кислотностью почвенной среды. Величина рН определяет степень ионизации реакционных групп субстрата, а также подвижность и устойчивость активного центра фермента. В лесных торфяных почвах сезонная активность пероксидазы и величина рН 3.7–4.3 положительно связаны по типу параболы второго порядка на 78% в слабо осушенных почвах, на 34 и 38% в интенсивно и умеренно осушенных. Оптимум рН 4.3. Критическая точка, ниже которой активность фермента ингибируется, составляет рН 3.8. По литературным данным, во всех экосистемах активность фенолоксидазы и пероксидазы обычно возрастает с повышением рН почвы [41, 44].

Последующее синтетическое обобщение зависимости ферментативной активности от факторов среды является главным условием системной стратегии исследования [27]. Чтобы оценить взаимообусловленный эффект и установить доминантные факторы, регулирующие пероксидазную активность почв, применили канонический анализ. Метод является обобщением множественной корреляции как мера связи одной случайной величины с множеством других случайных величин. Канонические индексы детерминации (R^2) показывают, что активность фермента определяется обсуждаемым множеством на 74% в слабо осушенных почвах, 52% – умеренно осушенных и на 64% в интенсивно осушенных. Согласно каноническим весам, наибольший вклад в обусловленный эффект вносят гидротермические факторы. Коэффициенты факторной структуры, отражаю-

щие корреляцию соответствующей переменной с корнем (взвешенной суммой), интерпретируются подобно коэффициентам корреляции: чем выше значения, тем теснее связь. Наибольшую каноническую корреляцию с корнем проявляют температура в слабо осушенных почвах, влажность – в интенсивно осушенных, температура и влажность – в умеренно осушенных почвах.

Активное влияние ОВП и рН на активность пероксидазы, установленное парным регрессионным анализом, при сочетании с гидротермическими параметрами заметно снижается или практически исключается. Почвенные свойства, как известно, тесно связаны между собой и могут регулироваться одними и теми же экологическими параметрами. В данном случае гидротермический режим следует рассматривать как факторный признак, остальные отнести к результативным. Установлено, что окислительно-восстановительный потенциал лесных торфяных почв отрицательно обусловлен влажностью: в режиме интенсивного и слабого осушения на 70 и 44% умеренного, температурой – положительно на 49–60%, минимально в условиях интенсивного осушения. Реакция среды (рН) положительно сопряжена с объемной влажностью и температурой почв. Наиболее тесно – с влажностью в режиме слабого осушения на 96% и умеренного 67%, слабее – с температурой на уровне 41–46% (рис. 5). Следовательно, в системном исследовании сезонной активности пероксидазы установлено, что гидротермический режим, окислительно-восстановительный потенциал и кислотность среды выступают как дублирующие друг друга параметры. Вследствие взаимодействия экологических градиентов наблюдается эффект взаимозаменяемости факторов почвенной среды.

Гумус оказывает непосредственное воздействие на ферментативную активность почв: молекулы ферментов, связываясь с гумусовыми кислотами, образуют ферментно-гумусовые комплексы [30]. Установлена тесная связь содержания органического вещества и активности почвенной пероксидазы и полифенолоксидазы, с участием которых происходит синтез гумусовых соедине-

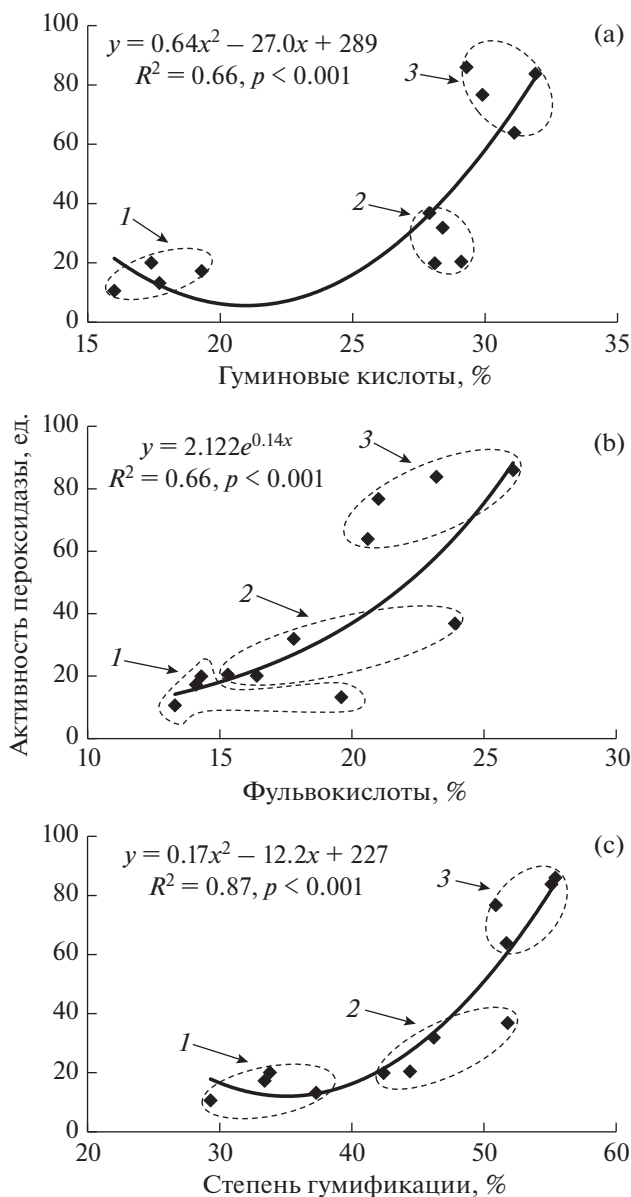


Рис. 6. Регрессионная связь активности пероксидазы и показателей гумусного состояния лесных осушенных почв: а – гуминовые кислоты, б – фульвокислоты, с – степень гумификации. 1, 2, 3 – соответственно слабая, умеренная и интенсивная глубина осушения.

ний [1, 44, 46]. Наиболее существенным относительным показателем напряженности биохимических процессов в почве является групповой состав гумуса [20]. В изучаемых торфяных почвах активность пероксидазы находится в соответствии с содержанием гуминовых и фульвокислот: снижается с глубиной и характеризует максимум показателей в режиме интенсивного осушения (табл. 4). Для оценки тесноты связи данные по активности пероксидазы в почвах разной глубины осушения объединили в одну совокупность, что увеличило число наблюдений и вариацию при-

знаков. Установлено, что активность пероксидазы достоверно положительно аппроксимируется нелинейными функциями на 66% гуминовыми и фульвокислотами и 87% степенью гумификации (рис. 6). Математические функции объективно характеризуют дифференцированный вклад пероксидазы в формирование гумусного состояния торфяных почв разной степени осушения.

ВЫВОДЫ

1. В современных торфяных почвах (0–30 см) болотных сосняков средневзвешенная активность пероксидазы за период июнь–октябрь (базовый уровень) составила в режиме слабой гидромелиорации 14.4 ед., умеренной – 21.9, интенсивной – 70 ед. (мл йода на 1 г сухой навески за 2 мин). Максимальным потенциалом фермента характеризуются верхние 10 см.

2. Наиболее адекватной функцией основной тенденции (тренда) развития сезонных колебаний активности пероксидазы является парабола второго порядка. Числовые значения и знаки параметров параболического тренда показывают, что в режиме слабого, умеренного и интенсивного осушения средняя активность пероксидазы еженедельно снижалась на 4.4, 7.6 и 15.2 с еженедельным средним ускорением на 0.31, 0.59 и 1.54 ед.

3. Сезонная волна активности пероксидазы независимо от степени осушения почв характеризуется июньским приростом с максимумом в слое 0–10 см относительно базового уровня. Снижение темпов прироста в июле соотносится с глубиной мелиорации. Чем менее обводнена почва, тем ближе к поверхности залегает горизонт, с которого начинается падение активности фермента. В интенсивно осушенных почвах – 5–10 см, умеренно осушенных – 10–20, слабо осушенных – 20–30 см. С августа снижение темпов прироста охватывает всю толщу слабо и умеренно осушенных почв и резко возрастает в осенний период. В режиме глубокого осушения устойчивое слабое уменьшение темпов прироста наступает лишь в октябре.

4. Итоги парного регрессионного анализа достоверно характеризуют нелинейную положительную связь активности пероксидазы с объемной влажностью почв и величиной рН, отрицательную – с окислительно-восстановительным потенциалом, разнонаправленную – с температурой в зависимости от режима гидромелиорации.

5. Активность пероксидазы, согласно каноническим индексам детерминации, определяется совокупным влиянием обсуждаемых факторов на 74% в слабо осушенных почвах, на 52% в умеренно осушенных и на 64% в интенсивно осушенных. Данные канонических весов отражают наибольшую долю гидротермических показателей во

взвешенной сумме. Канонические корреляции характеризуют ведущую роль температуры в слабо осушенных почвах, влажности в интенсивно осушенных и равнозначно температуры и влажности в режиме умеренного осушения.

6. Активность фермента достоверно положительно аппроксимируется нелинейными функциями с гуминовыми кислотами, фульвокислотами и степенью гумификации, свидетельствуя о дифференцированном вкладе пероксидазы в формирование гумусного состояния торфяных почв разной степени осушения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках базового проекта Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН “Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири” № 0287-2021-0009.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гулько А.Е., Хазиев Ф.Х.* Фенолоксидазы почв: продуцирование, иммобилизация, активность // Почвоведение. 1992. № 11. С. 55–68.
2. *Дырин В.А.* Активность пероксидазы и полифенолоксидазы в торфе целинного и рекультивируемого участков болотной экосистемы низинного типа // Вестник Томского гос. пед. ун-та. 2015. № 2. С. 164–169.
3. *Ефремов С.П., Ефремова Т.Т.* Влияние осушения на загрузенность торфяной почвы корнями древесных и травянистых растений // Комплексная оценка болот и заболоченных лесов в связи с их мелиорацией. Новосибирск: Наука, 1973. С. 113–127.
4. *Ефремова Т.Т.* Почвообразование и диагностика торфяных почв болотных экосистем // Почвоведение. 1992. № 12. С. 25–35.
5. *Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Воронков П.Т.* Регрессионный анализ ферментативной активности осушенных торфяных почв // Особенности лесоболотных экосистем Западной Сибири. Красноярск, 1978. С. 111–131.
6. *Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М., Суховольский В.Г.* Многопараметрический анализ почвенных свойств лесных осушенных болот Западной Сибири // Почвоведение. 2006. № 6. С. 657–667.
7. *Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М.* Оксидоредуктазная активность торфяных почв как показатель глубины биохимической трансформации лесных осушенных болот Западной Сибири // Известия РАН. Сер. биологическая. 2007. № 3. С. 360–367.
8. *Звягинцев Д.А.* Проблемы биохимии почв // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 1977. № 1. С. 74–84.
9. *Инишева Л.И., Ивлева С.Н., Щербакова Т.А.* Руководство по определению ферментативной активности торфяных почв и торфов. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. 122 с.
10. *Инишева Л.И., Шайдак Л., Сергеева М.А.* Динамика биохимических процессов и окислительно-восстановительное состояние в геохимически сопряженных ландшафтах олиготрофного болота // Почвоведение. 2016. № 4. С. 505–513.
11. *Инишева Л.И., Маслов С.Г., Шукина К.Е.* Биохимическая активность торфа Обского региона // Химия твердого топлива. 2018. № 6. С. 33–41.
12. *Кауричев И.С., Орлов Д.С.* Окислительно-восстановительные процессы и их роль в генезисе и плодородии почв. М.: Колос, 1982. 247 с.
13. *Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И.* Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 1978. 176 с.
14. *Кононова М.М.* Органическое вещество почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
15. *Купревич В.Ф., Щербакова Т.А.* Почвенная энзимология. Минск: Наука и техника, 1966. 275 с.
16. *Ларина Г.В., Инишева Л.И., Порохина Е.В.* Ферментативная активность болот горного Алтая // Вестник Алтайского гос. аграр. ун-та. 2016. № 10. С. 60–68.
17. *Морозова Р.М.* К вопросу о классификации болотных и осушенных почв // Изменение лесоболотных биогеоценозов под влиянием осушения Петрозаводск, 1986. С. 108–124.
18. *Наумова Г.В., Жмакова Н.А., Макфрова Н.Л., Рассоха Н.Ф., Овчинникова Т.Ф.* Энзиматическая активность торфа естественной и разрабатываемой торфяной залежи // Природопользование. 2018. № 1. С. 208–216.
19. *Орлов Д.С.* Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 325 с.
20. *Орлов Д.С., Бирюкова О.Н.* О некоторых показателях биологической активности почв и вторичной трансформации гумусовых кислот // Экологические условия и ферментативная активность почв. Уфа, 1979. С. 78–98.
21. *Пономарева В.В., Николаева Т.А.* Методы изучения органического вещества в торфяно-болотных почвах // Почвоведение. 1961. № 5. С. 88–95.
22. *Порохина Е.В., Голубина О.А.* Ферментативная активность в торфяных залежах болота Таган // Вестник Томского гос. пед. ун-та. 2012. Т. 122. № 7. С. 171–176.
23. *Порохина Е.В., Инишева Л.И., Дырин В.А.* Биологическая активность и сезонные изменения CO₂ и CH₄ в торфяных залежах эвтрофного болота // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2015. № 3 (31). С. 157–176.

24. Порохина Е.В., Сергеева М.А. Химический состав и биологическая активность торфяной залежи олиготрофного болота // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7. № 3. С. 82–87.
25. Пьявченко Н.И. О диагностике типов торфяных почв и залежей при изысканиях и проектировании лесосушительных мелиораций // Исследования по лесному болотоведению и мелиорации. Петро- заводск, 1978. С. 5–24.
26. Скрынникова И.Н. Классификация целинных болотных и мелиоративных торфяных почв СССР // Почвоведение. 1964. № 5. С. 14–27.
27. Хазиев Ф.Х. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука, 1982. 203 с.
28. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 1990. 190 с.
29. Хазиев Ф.Х. Экологические связи ферментативной активности почв // Экобиотех. 2018. Т. 1. № 2. С. 80–92. <http://ecobiotech-journal.ru>.
30. Хазиев Ф.Х. О кинетике ферментативных процессов в почвах // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 3. С. 45–51.
31. Халафян А.А. Statistica 6. Статистический анализ данных. М.: ООО Бином-Пресс, 2007. 515 с.
32. Чеботовский Э.В. Графический анализ статистических данных в Microsoft Excel 2000. М.: Изд. дом Вильямс, 2002. 464 с.
33. Щербакова Т.А. Роль ферментов в процессах трансформации поступающего в почву органического вещества // Экологические условия и ферментативная активность почв. Уфа, 1979. С. 59–78.
34. Щербакова Т.А. Ферментативная активность почв и трансформация органического вещества (в естественных искусственных фитоценозах). Минск: Наука и техника, 1983. 222 с.
35. Baldrian P., Stursova M. Enzymes in Forest Soils // Soil Enzymology. Berlin: Springer-Verlag, 2011. P. 61–73.
36. Burns R.G., DeForest J.L., Marxsen J., Sinsabaugh R.L., Stromberger M.E., Wallenstein M.D., Weintraub M.N., Zoppini A. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 58. P. 216–234.
37. Caldwell B.A. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review // Pedobiologia. 2005. V. 49. № 6. P. 637–644.
38. Esimbekova E.N., Torgashina I.G., Kalyabina V.P., Kratasyaka V.A. Enzymatic Biotesting: Scientific Basis and Application // Contemporary Problems of Ecology. 2021. V. 14. P. 209–304.
39. Freeman C., Ostle N.J., Fenner N., Kang H. A regulator role for phenol oxidase during decomposition in peatlands // Soil Biol. Biochem. 2004. V. 36. № 10. P. 1663–1667.
40. Karaca A., Cetin S.C., Turgay O.S., Kizilkaya R. Soil enzymes as indication of soil quality // Soil Enzymology. Berlin: Springer-Verlag, 2011. P. 119–148.
41. Lia Q., Jiab W., Zhange Q., Cheng X. Localized plant-soil-microbe interactions regulate spatial variations of soil oxidase activities within afforested systems in a subtropical area // Geoderma. 2022. V. 406. № 4. EDN: TPMGTL <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115499>
42. Makoi J.H., Ndakidemi P.A. Selected soil enzymes: examples of their potential roles in the ecosystem // African J. Biotech. 2008. V. 7. № 3. P. 181–191.
43. Pinsonneault A.J., Moore T.R., Roulet N.T. Temperature the dominant control on the enzyme-latch across a range of temperate peatland types // Soil Biol. Biochem. 2016. V. 97. P. 121–130.
44. Sinsabaugh R.L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. P. 391–404.
45. Steinweg M.J., Kostka J.E., Hanson P.J., Schadt C.W. Temperature sensitivity of extracellular enzymes differs with peat depth but not with season in an ombrotrophic bog // Soil Biol. Biochem. 2018. V. 125. P. 244–250.
46. Zavarzina A.G. Heterophase synthesis of hymic acids in soils by immobilized phenol oxidases // Soil Enzymology. Berlin: Springer-Verlag, 2011. P. 187–205.

Seasonal Activity of Soil Peroxidase in Drained Swamp Pine Forests of Western Siberia: Systematic-Ecological Analysis

T. T. Efremova¹*, S. P. Efremov¹, and A. F. Avrova¹

¹Sukachev Institute of Forest, Krasnoyarsk Science Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*e-mail: efr2@ksc.krasn.ru

We studied a mesotrophic swamp drained 25 years ago, in the northern part of the Ob and Tom rivers (geographical coordinates 56°23'710" N, 84°34'043" E). In forest peat soils (0–30 cm), the weighted average of peroxidase activity for the season (base level) was in the mode of weak hydro reclamation 14.4, moderate – 21.9, intensive 70 units (ml I/g of abs. dry sample in 2 min). Second-order parabola is a most adequate function of the main trend of the development of seasonal fluctuations in peroxidase activity. Numerical values and signs of the parabolic trend parameters show that from June to October, the average peroxidase activity decreased weekly by 4.4, 7.6 and 15.2 units with weekly average acceleration by 0.31, 0.59 and 1.54 units in the mode of weak, moderate and intensive drainage, respectively. The seasonal wave of peroxidase activity rela-

tive to the baseline level is characterized by a June increase in growth rates, the maximum in the 0–10 cm layer. In July, there is a decrease in the growth rate according to the depth of reclamation: in the mode of weak and moderate drainage the process already covers the entire soil profile in August, in conditions of intensive drainage – in October. The enzyme activity is significantly positively related with soil bulk moisture and pH, negatively – with redox potential and multidirectionally – with soil temperature. Environmental conditions act as duplicate parameters when assessing their contribution to the seasonal dynamics of peroxidase, creating the effect of interchangeability of environmental gradients. Canonical determination indices approximate the cumulative impact of the discussed set by 52–74%, depending on the depth of reclamation. Canonical weights show that the main factor regulating the seasonal activity of peroxidase is the hydrothermal regime. According to canonical correlations, in conditions of weak drainage, to a greater extent under the influence of temperature, intensive – humidity, moderate drainage – humidity and temperature. The differentiated contribution of peroxidase activity in the formation of the humus state of peat soils of different degrees of drainage was revealed.

Keywords: drained peat soils, oxidoreductases, seasonal fluctuations trend, seasonality index, redox potential, hydrothermal conditions, pH value, interdependent effect