

УДК 630*114.444:577.152.1:631.417 (571.1)

ОЦЕНКА КАТАЛАЗНОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВЕННОГО ПРОФИЛЯ МЕТОДАМИ МНОГОМЕРНОЙ СТАТИСТИКИ (НА ПРИМЕРЕ ОСУШЕННЫХ БОЛОТ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

© 2025 г. Т. Т. Ефремова[@], С. П. Ефремов, А. Ф. Аврова

Институт 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 04.06.2024 г.

После доработки 23.12.2024 г.

Принята к публикации 23.12.2024 г.

Изучали торфяные (Histosols) слабо, умеренно и интенсивно осушенные почвы, занятые сосняками (*Pinus sylvestris* L.). По данным сезонных наблюдений с помощью дискриминантного, канонического анализа, многомерного шкалирования и методов кластерного анализа (древовидная кластеризация и метод К средних) активность каталазы почвенного профиля разграничилась на две области — 0–10 и 10–30 см. Поверхностная — высоко активная, не однородная по кинетике реакций, в которой горизонты 0–5 и 5–10 см сгруппировались в три отдельных кластера в зависимости от глубины осушения. Нижняя область — относительно стабильной и сниженной каталазной активности объединила в один кластер горизонты 10–20 и 20–30 см почв разного уровня гидромелиорации. Взаимообусловленный эффект экологических факторов — температуры почв, влажности, окислительно-восстановительного потенциала и pH на активность каталазы составил 98%. Наибольший “вес” вносят гидротермические показатели с доминирующим вкладом объемной влажности.

Ключевые слова: мезотрофные почвы, кинетика ферментативных процессов, экопараметры, системно-экологический подход

DOI: 10.31857/S1026347025040061

Преобразование органического вещества болотных экосистем, обеспечивающих постоянный сток CO₂, приобретает в настоящее время особое звучание в связи с проблемами антропогенного накопления атмосферного углерода и изменениями глобального климата. Последовательность биохимических превращений в ходе торфогенеза и хозяйственного освоения болот, в основе которых лежат синтетико-деструктивные реакции, протекает при участии ферментов, обеспечивающих на отдельных стадиях гидролитические и окислительно-восстановительные процессы. В зависимости от условий среды превращение растений-торфообразователей может идти как путем гумификации, так и полной минерализации и привести к полной сработке торфяной толщи. Сохранение баланса между синтезом гумусовых компонентов и процессами минерализации требует научно-обоснованных рекомендаций по регулированию факторов среды.

Важную роль в эволюции органических соединений играют ферменты класса оксидоредуктаз.

В частности, каталаза разрушает ядовитую для живых организмов перекись водорода на кислород и воду, регулируя окислительно-восстановительные реакции почв. Предполагается, что каталаза, наряду с пероксидазой, участвует в процессах окисления различных восстановленных соединений в почве (Купревич, Щербакова, 1966). Кинетика каталазы в торфяных почвах наиболее изучена. Она обсуждалась в связи с гидротермическим режимом, физико-химическими, агрохимическими и микробиологическими свойствами почв, гидроресурсомелиорацией, агротехнологиями, нефтяными загрязнениями и другими экопараметрами (Ефремова и др., 1978, 2006; Щербакова, 1983; Инишева и др., 2007; Дырин, 2009; Blońska, 2010; Baldrian, Stursova, 2011; Brockett *et al.*, 2012; Burns *et al.*, 2013; Bobuřská *et al.*, 2015; Мелехина и др., 2015; Наумова и др., 2018; Арзамазова и др., 2023). Выводы о влиянии на ферментативные реакции таких экологических факторов, как температура почв, влажность и pH достаточно противоречивы и описываются порой разнонаправленными трендами.

Однозначно отмечается максимум активности каталазы в верхних горизонтах почв, мощность которых по различным источникам сильно варьирует. В одних случаях она ограничивается 10 см, в других — 25, 50 и даже 100 см (Порохина, Голубина, 2012; Инишева и др., 2016; Ларина и др., 2016; Наумова и др., 2018). Общеизвестно, что свойства верхнего 20–25(30) см почвенного профиля являются функцией биоклиматических условий текущего времени. Такие представления вполне соответствуют понятию современной торфяной почвы — верхний биологически активный слой залежи, в котором коренится современная растительность, и который находится выше среднего многолетнего уровня почвенно-грунтовых вод, как правило, толщина 0–30 см.

Поэтому скорость и направленность биохимических процессов (ферментативных реакций) в связи с текущими факторами почвообразования — климатическими флуктуациями и антропогенными воздействиями эффективнее изучать в профильно-генетическом аспекте современных почв.

Мощным экзогенным фактором воздействия на болотные экосистемы является гидротехническая мелиорация, которая сопровождается в первую очередь усилением окислительно-восстановительных процессов, напрямую связанных с активностью ферментов класса оксидоредуктаз. Цель работы — оценить каталазную активность профиля торфяных почв различной степени осушения на основе функциональной связи с глубиной залегания горизонтов и соответствующими факторами среды — температурой, влажностью, окислительно-восстановительным потенциалом и рН.

Данная статья является частью цикла научных исследований по изучению влияния факторов среды на активность оксидоредуктаз торфяных почв осушенных лесных болот Западной Сибири (Ефремова и др., 2006, 2023; Ефремова, Овчинникова, 2007).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужило мезотрофное болото в пределах Томской области (географические координаты 56°23'07" с. ш., 84°34'04" в.д.). Средняя годовая температура — 0.6 °С. Среднегодовое количество осадков 548 мм, в том числе

зимних — 254, летних 294 мм (Агроклиматический справочник..., 1960). Изучаемое болото Еловочное осушено сетью мелких открытых каналов с различным междурядным расстоянием; ко времени исследования 20–25 лет тому назад. Покрывается сосновыми древостоями (*Pinus sylvestris* L.) преимущественно естественного происхождения. На участке межканальной полосы 47 м, который отнесли к слабо осушенным, уровни почвенно-грунтовых вод (УГВ) за три года наблюдений составили в среднем 23.7 ± 9.9 см. Объект занят осоково-сфагновым типом леса. В пределах межканальной полосы 93 м под вейниковыми сосняками — УГВ 41.8 ± 11.2 см характеризовали режимом умеренного осушения. На стыке магистрального и ловчего каналов, интенсивно осушенные участки — УГВ 70.1 ± 16.0 см заняты разнотравно-мятликовым типом леса. Достоверность разбиения (дискриминации) объектов доказана (подтверждена) методами многомерного статистического анализа по совокупности физико-химических свойств торфяных почв и активности ферментов (Ефремова и др., 2006).

Почвы — освоенные переходного (мезотрофного) типа на мощных торфах топяной группы, согласно классификации (Скрынникова, 1964; Пьявченко, 1978; Морозова, 1986; Ефремова, 1992). Почвы (Histosols) (Рабочая группа IUSS WRB, 2015.) в пределах 0–100 см сложены осоково-сфагновыми торфами. Разграничивались на горизонты 0–5, 5–10, 10–20, 20–30 см преимущественно по степени загруженности корнями, плотности сложения и цвету. Осушенные в разной степени торфяные почвы характеризуются нормальной зольностью, рыхлым сложением и заметно различаются степенью гумификации ($\Sigma\text{ГК} + \Sigma\text{ФК}$). В профиле слабо осушенных почв она составляет в среднем 33.4% к Собщ., в умеренно осушенных почвах повышается в 1.4, интенсивно осушенных — 1.6 раза (табл. 1). С глубиной содержание гумусовых компонентов плавно снижается преимущественно за счет фульвокислот. Тип гумуса — фульватно-гуматный, в почвах умеренного осушения — преимущественно гуматный (Ефремова, 1992).

Каталазную активность почв изучали в сезонной динамике на участках разной глубины осушения в течение одного года, то есть в общей сложности исследования выполнялись на протяжении

Таблица 1. Лимиты физико-химических показателей и гумусного состояния современных торфяных почв (0–30 см) разной глубины осушения

Степень осушения	Зольность, %	Объемная масса, г/см ³	$\Sigma\text{ГК} + \Sigma\text{ФК}$, % к Собщ.	Отношение Сгк : Сфк
Слабая	8.9–5.2	0.106–0.030	29.3–37.1	1.1–1.3
Умеренная	10.6–5.8	0.134–0.115	42.4–51.8	1.6–1.96
Интенсивная	15.6–6.9	0.146–0.087	50.9–55.4	1.1–1.5

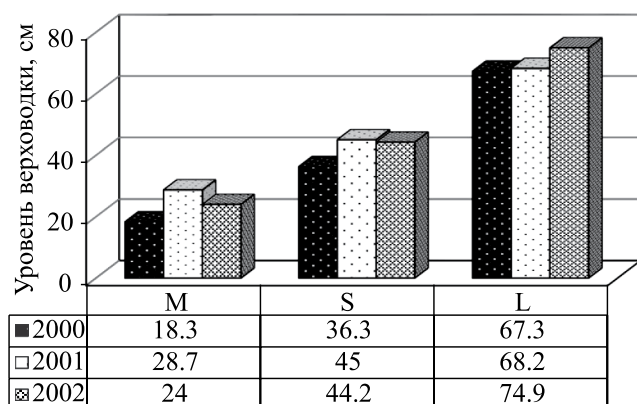


Рис. 1. Средние многолетние уровни стояния почвенно-грунтовых вод за период наблюдений (июнь–октябрь) в осушенных торфяных почвах болотных сосняков. Индексы степени осушения почв: М – слабая, S – средняя, L – интенсивная для рис. 1–3.

трех лет. Период наблюдений – июнь (май) – октябрь (сентябрь) с шагом 5–8 дней, общее число наблюдений от 14 до 19. Уровни стояния болотных вод по годам исследований варьировали достаточно слабо (рис. 1). Это обстоятельство позволило проводить сравнительный анализ данных независимости от года наблюдений. Активность каталазы определяли в свежесобранных образцах по методу Джонсона и Темпле (Хазиев, 2005). Активность каталазы выражали в мл 0.1 N KMnO₄ / (1 г*20 мин), далее единицы.

Гидромелиорация болотных экосистем сопровождается, прежде всего, улучшением режима аэрации. Поэтому изучение активности каталазы увязали с физико-химическими показателями почв, прямо или косвенно определяющих уровень развития окислительно-восстановительных процессов – объемной влажностью, температурой, реакцией среды, окислительно-восстановительным потенциалом (ОВП). В свежевыкопанном почвенном разрезе по горизонтам 0–5, 5–10, 10–20, 20–30 см, с помощью портативного рН-метра-милливольтметра рН-410 определяли величину рН, показатели ОВП и температуру почв. Отсчеты брались через 5 минут по секундомеру после погружения электродов в стенку разреза. Погрешность измерений не превышала 0.05 рН и 1 мВ (по паспортным данным). Одновременно отбирали образцы на химический анализ.

В процессе исследования каталазной активности вертикального профиля осушенных торфяных почв руководствовались методологией системно-экологического анализа (Хазиев, 1979, 2018). Поставленные задачи решались с помощью методов многомерного статистического анализа (Халафян, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За период наблюдений (июнь–октябрь) почвы умеренного осушения отличались наиболее высокой активностью каталазы. В пределах профиля 0–30 см она составляла в среднем 18.8 единицы и характеризовалась значительной изменчивостью. Коэффициент вариации (Cv) – 25–45%. Кинетика фермента в почвах слабого и интенсивного осушения – в среднем 13.9 и 13.0 единиц соответственно статистически достоверно не различалась и характеризовалась преимущественно средней вариабельностью (Cv – 13–21%). Поверхностные горизонты 0–5 см всех режимов осушения отличались максимальной активностью каталазы, которая активно снижалась с глубиной и в слое 20–30 см оказывалась в 2–4 раза ниже (рис. 2). Оценка каталазной активности горизонтов почвенного профиля с помощью t-критерия Стьюдента не выявила статистически значимых различий между горизонтами Ma, La (0–5 см) и Sb (5–10 см), а также Mb и Lb (5–10 см) и большинством горизонтов 10–20 и 20–30 см (табл. 2).

Геометрическое представление о сходстве или различии горизонтов почв разной глубины осушения позволяет выполнить метод кластерного анализа. Но метод корректен, если используются стационарные во времени временные ряды показателей. Тест на стационарность вариационных рядов сезонных наблюдений выполнили с помощью коэффициентов автокорреляции r , которые характеризуются низкими абсолютными значениями и недостоверны (табл. 3). Следовательно, изучаемые временные ряды являются стационарными и к ним можно применять методы многомерной статистики. Применили алгоритм объединения на основании некоторой меры сходства или расстояния между горизонтами (древовидная кластеризация). В этой классификации чем выше уровень агрегации, тем меньше сходства в соответствующей группе. Визуально четко выделилось четыре класса (рис. 3а). Чтобы удостовериться в качестве разбиения почвенных горизонтов, дополнительно применили метод k-средних, в котором указывается конкретное число кластеров, в нашем случае четыре, согласно дереву классификации. Итоги обоих алгоритмов совпали. Последовательность группировки методом k-средних следующая. Кластер I – обособился горизонт 0–5 см умеренно осушенной почвы. Кластер II – объединил горизонты 0–5 см слабо и интенсивно осушенных почв, а также 5–10 см умеренно осушенной. Кластер III слагают горизонты 5–10 см слабо и интенсивно осушенных почв. Кластер IV – слои 10–30 см почв всех режимов осушения. Оценку результатов группировки выполнили с помощью дискриминантного анализа. Судя по квадратам расстояний Махаланобиса,

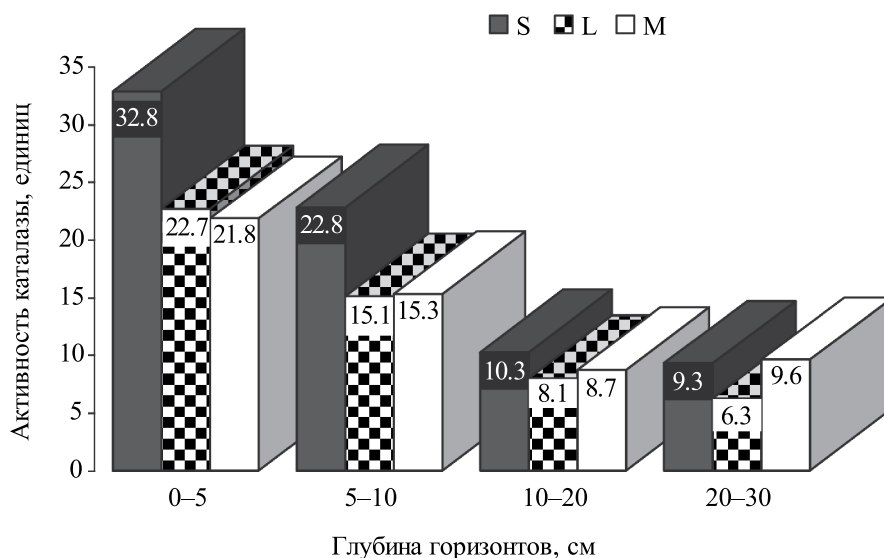


Рис. 2. Активность каталазы торфяных почв разной степени осушения в среднем за период наблюдений (июнь—октябрь).

Таблица 2. Оценка значимости различий межгрупповой дисперсии активности каталазы в горизонтах торфяных почв по *t*-критерию Стьюдента (*p*-уровень)

Индексы почв и горизонтов	Ma	Mb	Mc	Md	Sa	Sb	Sc	Sd	La	Lb	Lc	Ld
Ma						0.77			0.64			
Mb										0.89		
Mc				0.06			0.19	0.36			0.24	
Md			0.06				0.57	0.68				
Sa												
Sb	0.77								0.99			
Sc			0.19	0.57				0.40			0.06	
Sd			0.36	0.68			0.40				0.08	
La	0.64					0.99						
Lb		0.89										
Lc			0.24				0.06	0.08				
Ld												

Примечание. Степень осушения почв: М – слабая, S – средняя, L – интенсивная. Глубина горизонтов, см: а – 0–5, b – 5–10, с – 10–20, d – 20–30. Заливкой выделены *p*-уровни значимости различий ≤ 0.01 .

кластеры горизонтов достоверно различаются с высоким уровнем значимости $p < 0.001$ (табл. 4). Уровень идентификации составляет в целом 79%. Лучше всего объединяются горизонты кластера IV, попадание в соответствующую группу 99%, хуже остальных – 41% горизонты кластера III. На минимальном расстоянии друг от друга расположены классы II и III (табл. 4), что сближает горизонты 0–5 и 5–10 см по интенсивности биохимических процессов. Наиболее удалены друг от друга кластеры I и IV – верхний горизонт

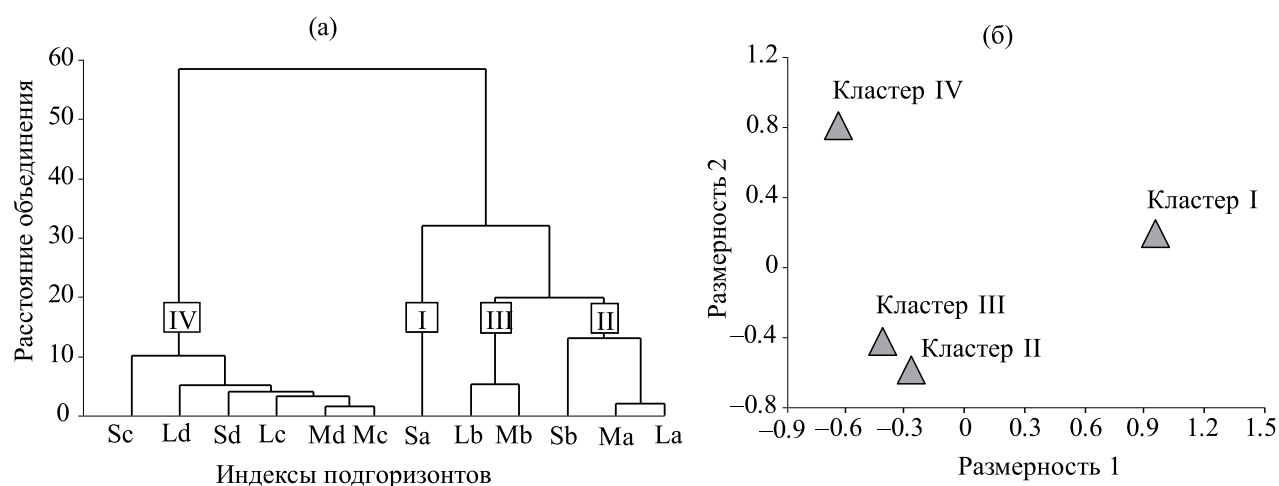
умеренно осушенной почвы и объединенные нижние слои 10–30 см.

Межгрупповая вариация горизонтов торфяных почв наглядно представлена на диаграмме, выполненной с помощью метода многомерного шкалирования. Он отображает исходное пространство признаков на плоскости, используя матрицу парных расстояний Махаланобиса между объектами. Как видно из рис. 3б, каждая группа занимает в области диаграммы строго определенное место в координатах признака. Мерой качества

Таблица 3. Оценка тесноты связи между последовательностями наблюдений (автокорреляция) сезонной каталазной активности горизонтов осушенных торфяных почв за период май–октябрь

Лаг временного ряда*	0–5 см		5–10 см		10–20 см		20–30 см	
	r	p	r	p	r	p	r	p
Слабо осушенные								
1	0.084	0.726	0.424	0.079	–0.270	0.262	–0.030	0.901
2	–0.447	0.146	0.106	0.192	0.150	0.432	–0.114	0.878
3	–0.143	0.234	–0.057	0.338	–0.446	0.126	0.248	0.681
4	0.132	0.324	–0.351	0.189	0.167	0.174	–0.144	0.741
Умеренно осушенные								
1	0.143	0.500	0.248	0.242	0.321	0.131	0.335	0.115
2	0.200	0.497	–0.097	0.452	–0.030	0.317	0.261	0.130
3	0.049	0.692	–0.369	0.173	–0.085	0.479	0.161	0.193
4	0.157	0.714	–0.174	0.215	0.139	0.559	0.194	0.220
Интенсивно осушенные								
1	0.232	0.322	–0.165	0.482	–0.103	0.659	0.192	0.412
2	–0.133	0.515	–0.095	0.715	–0.232	0.536	–0.164	0.550
3	–0.052	0.709	0.203	0.671	–0.057	0.725	–0.060	0.735
4	–0.307	0.468	–0.400	0.262	–0.232	0.633	–0.088	0.835

Примечание. r – коэффициент автокорреляции, p – уровень значимости, лаг 1–4 – число временных периодов, по которым рассчитаны коэффициенты автокорреляции.

**Рис. 3.** Дендрограмма древовидной кластеризации горизонтов торфяных почв разной степени осушения по активности каталазы – а, размещение кластеров на плоскости – б. Глубины горизонтов: а – 0–5, б – 5–10, с – 10–20, д – 20–30 см.

отображения (подгонки модели) служит величина критерия согласия – стресс, равный 0.0000047. Чем меньше значение, тем лучше матрица исходных расстояний согласуется с матрицей результирующих расстояний.

Максимальной активностью каталазы – 32.8 единицы характеризуются верхние 5 см умеренно осушенной почвы (кластер I). Данную величину приняли за 100% оценочный балл (табл. 5).

Относительно этого показателя активность каталазы горизонтов кластера II составляет 69%, III – 46, кластера IV – 27%, то есть снижается соответственно на 31, 54 и 73%.

При мониторинге ферментативной активности почв необходимо учитывать экологические условия конкретного объекта как среды обитания продуцентов биологических катализаторов. Влажность почв – важнейший фактор как

Таблица 4. Оценка межгрупповой дисперсия кластеров горизонтов торфяных почв методом дискриминантного анализа

Кластеры горизонтов	Квадраты расстояний Махаланобиса, p -уровни значимости				Матрица классификации				
	Кластеры горизонтов				%	число попаданий			
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
I	—	5.6	14.4	33.2	73	11	4	0	0
II	< 0.001	—	2.3	12.7	65	6	24	3	4
III	< 0.001	< 0.001	—	4.3	41	0	8	9	5
IV	< 0.001	< 0.001	< 0.001	—	99	0	0	1	73
					Итоги классификации:				
					79	17	36	13	82

Примечание. Квадраты расстояний Махаланобиса — над чертой, p -уровни значимости различий — под чертой. Кластеры: I — Sa, II — Ma+La+Sb, III — Mb+Lb, IV — Mc+Md+Sc+Sd+Lc+Ld для табл 4–6. Индексы M, S, L, а также a, b, c, d — см. табл 2.

Таблица 5. Статистическая оценка активности каталазы в кластерах горизонтов осушенных торфяных почв, среднее за период наблюдений июнь–октябрь, мл 0.1 N KMnO₄ / (1 г *20 мин)

Статистические показатели	Кластеры горизонтов			
	I	II	III	IV
Среднее \pm ошибка среднего	32.8 \pm 2.1	22.5 \pm 1.1	15.2 \pm 0.7	8.8 \pm 0.3
Медиана	28.5	22.0	14.8	8.4
Минимум–максимум	19.8–56.9	13.1–49.3	9.7–23.4	4.2–21.3
Оценочный балл	100	69	46	27
Число наблюдений	19	48	29	96

прямого, так и косвенного влияния на ферментативную активность. Термический фактор определяет их энергетический уровень. Температура слоя 0–30 см осушенных торфяных почв за период наблюдений характеризовалась в среднем 10–14 °C и сильно колебалась: коэффициент вариации (C_v) — 30–37% (табл. 6). Влияние температуры на активность каталазы в основном статистически не подтвердилось, хотя визуально прослеживается тренд снижения активности фермента в диапазоне 1.3–17.8 °C (рис. 4а). Такой результат не противоречит известному положению: температурный оптимум каталазы находится между 0 и 10 °C, при высоких температурах она быстро разрушается перекисью водорода (Купревич, Шербакова, 1966). Связь средней тесноты (R^2 — 0.52) по типу параболы выявлена лишь в кластере III, группирующим горизонты высокой концентрации сосущих корней — 5–10 см. Рассчитанная по уравнению регрессии точка перегиба 6.5 °C характеризуется подъемом активности каталазы при дальнейшем повышении температуры. Экссесс плотную приближается к величине 5 °C, при которой весной возобновляется жизнедеятельность корней

древесных растений, что косвенно подтверждает их важную роль в обогащении почвенной среды внеклеточными ферментами. В то же время высказано мнение, что кинетические свойства экзоферментов, изменяясь с глубиной залегания горизонта, имеют сходную температурную чувствительность по всему профилю почвы (Alves *et al.*, 2021).

Объемная влажность осушенных почв за июнь — октябрь составляла в среднем 33.5–59.7% (максимум в кластере нижних горизонтов) и сильно варьировала (C_v — 40–49%). Практически функциональная связь каталазы положительной направленности установлена с объемной влажностью 18–58% почв кластера I (рис. 4б). Согласно коэффициентам линейной регрессии, повышение влажности в горизонте 0–5 см умеренно осушенной почвы на 1% вызывает подъем активности фермента на 0.39 единиц. В кластерах горизонтов III, IV активность каталазы и влажность взаимосвязаны средней теснотой (R^2 — 0.69 и 0.50) по типу квадратичной параболы с высоким уровнем значимости (p -уровень < 0.001). Согласно точкам перегиба, максимальная активность фермента достигается в кластере горизонтов 5–10 см при 46% влажности (диапазон 23–74%),

Таблица 6. Статистическая оценка почвенной среды выделенных кластеров

Статистические показатели	Индексы кластеров горизонтов			
	I	II	III	IV
Температура, °C				
Среднее \pm ошибка среднего	13.6 \pm 1.0	11.8 \pm 0.6	10.9 \pm 0.6	10.3 \pm 0.3
Медиана	13.5	12.2	11.3	10.9
Минимум–максимум	4.2–21.7	0.4–22.5	0.7–16.0	0.2–15.5
Коэффициент вариации, %	33	37	32	30
Число наблюдений	19	53	34	106
Объемная влажность, %				
Среднее \pm ошибка среднего	33.5 \pm 3.1	36.2 \pm 2.4	46.7 \pm 3.8	59.7 \pm 2.5
Медиана	30.0	39.0	51.5	63.3
Минимум–максимум	11.9–58.4	8.2–75.8	14.0–87.7	10.6–97.2
Коэффициент вариации, %	40	49	49	44
Число наблюдений	19	54	35	108
Окислительно-восстановительный потенциал, мВ				
Среднее \pm ошибка среднего	609 \pm 6	604 \pm 4	609 \pm 4	604 \pm 5
Медиана	610	603	610	610
Минимум–максимум	562–660	527–670	550–660	430–690
Коэффициент вариации, %	4	5	4	8
Число наблюдений	19	54	35	108
pH				
Среднее \pm ошибка среднего	4.3 \pm 0.06	4.0 \pm 0.05	4.0 \pm 0.04	4.0 \pm 0.02
Медиана	4.3	4.0	4.1	4.0
Минимум–максимум	3.9–4.8	3.2–4.6	3.5–4.4	3.2–4.7
Коэффициент вариации, %	5	7	5	5
Число наблюдений	15	41	26	82

в объединенных нижних слоях – 77% (24–93%). Выше значений эксцесса активность каталазы падает. То есть в осушенных торфяных почвах болотных сосняков Западной Сибири наиболее благоприятные условия проявления активности каталазы устанавливаются, если данные округлить, в интервале 50–80% объемной влажности. Достаточно близкие показатели – 60–80% сопутствуют максимальной активности каталазы в окультуренных торфяных почвах Белорусского Полесья (Вавуло, 1972).

В формировании активности оксидоредуктаз несомненную роль играет окислительно-восстановительный режим почв и его пространственная неоднородность по почвенному профилю. В кластерах горизонтов осушенных торфяных почв за период наблюдений преобладали преимущественно умеренные окислительные условия – в среднем 604–609 мВ, оценка по И.С. Кауричеву, Д.С. Орлову (1982). Активность почвенной каталазы кластера I и ОВ-потенциал с высокой теснотой положительно аппроксимируется линейной функцией ($R^2 = 0.70$, p -уровень – 0.083) в диапазоне 562–660 мВ (рис. 4в). В кластерах II и IV – слабо, но с высоким уровнем значимости ($R^2 = 0.39$

и 0.14, $p < 0.001$) квадратичной параболой в пределах 430–690 мВ. Точки перегиба соответственно 603 и 589, в среднем 600 мВ. Следовательно, активность каталазы с окислительно-восстановительным потенциалом лесных осушенных почв в интервале 430–600 мВ проявляют отрицательную зависимость. В условиях интенсивных окислительных процессов (ОВП > 600 мВ) связь приобретает положительную направленность.

Скорость ферментативных реакций существенно зависит от концентрации водородных ионов в почвенной среде, которая определяет степень ионизации активного центра фермента и ионогенных групп субстрата (Хазиев, 1982). Осушенные лесные почвы под сосновыми насаждениями характеризуются кислой реакцией, варьирующей в течение вегетационного периода в пределах pH 3.2–4.7. Статистически значимой связи активности каталазы и pH не установлено (рис. 4г). Положительный тренд, однако, проявляется в диапазоне pH 3.7–4.5. Подъем активности оксидоредуктаз, сопровождающийся повышением pH в почвах мезотрофных болот отмечается и другими авторами (Blońska, 2010).

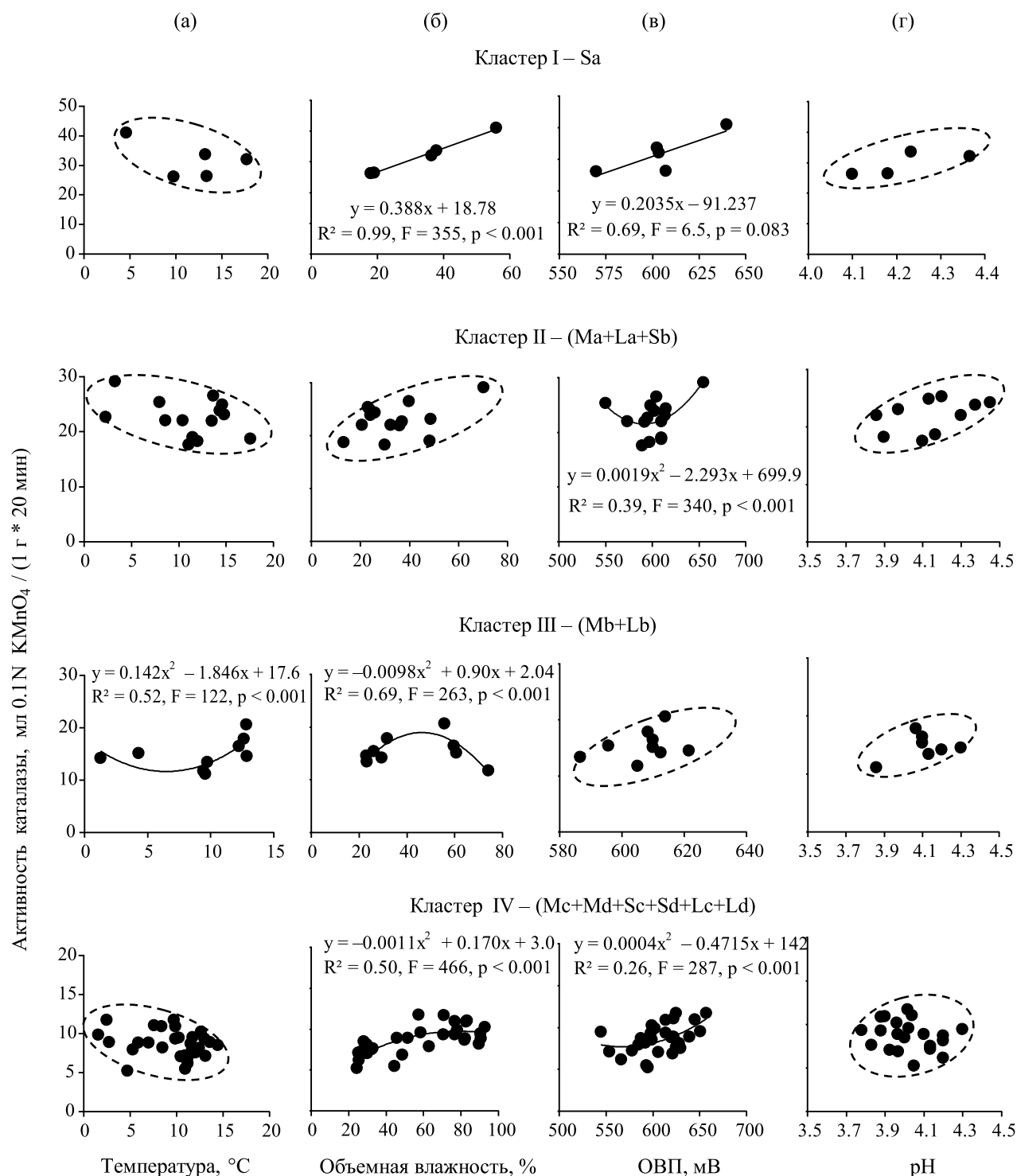


Рис. 4. Парная регрессионная связь кластеров горизонтов осушенных торфяных почв с факторами среды. а – температура почв, °C, б – объемная влажность, %, в – окислительно-восстановительный потенциал, мВ, г – pH.

Согласно концепции системно-экологического анализа, изучение вклада отдельных экопараметров в развитие ферментативных процессов – в большей мере методический прием последующего анализа

(Хазиев, 1979, 1982). Важнее оценить совокупное воздействие факторов среды, их взаимообусловленный эффект и установить доминантные факторы, контролирующие ферментативную активность

почв. С этой целью использовали канонический корреляционный анализ как обобщенную меру множественной корреляционной связи одной случайной величины с множеством других случайных величин. Взвешенные суммы переменных каждого множества определяют некую “скрытую” переменную — канонический корень, который объясняет долю изменчивости между двумя наборами переменных и оценивает вес каждой переменной в совокупном вкладе (Боровиков В., Боровиков И., 1997). Использовали множество переменной каталазной активности, представленное набором данных по четырем кластерам горизонтов почв слабого, умеренного и интенсивного осушения, дифференцированных по активности фермента. Множество факторов среды — объемная влажность, температура почв, pH и окислительно-восстановительный потенциал характеризует те же кластеры.

Выделилось два значимых канонических корня (табл. 7). Высоко значимый канонический корень 1 (p -уровень < 0.001) показывает, что в горизонтах, объединенных по глубине залегания, активность каталазы на 98% совокупно определяется обсуждаемым множеством. Согласно каноническим весам, наибольший вклад в обусловленный эффект вносят гидротермические факторы. Коэффициенты факторной структуры постулируют: наибольшую каноническую корреляцию с взвешенной суммой (корнем) проявляет влажность (чем выше показатель, тем теснее связь). Согласно каноническому корню 2, наибольший вес в совокупный вклад факторов среды, составляющий 2%, вносит pH. Влажность в качестве ведущего фактора влияния на структуру микробного сообщества и активность ферментов установлена также в семи биогеоклиматических зонах Западной Канады (Brockett *et al.*, 2012).

Действие влажности на ферментативную активность почвы имеет как прямое, так и косвенное проявление. Биохимические реакции протекают

на фоне базового энзимного пула, который сформировался в основном благодаря деградации клеток растений-торфообразователей. В процессе метаморфоза каталазная активность почвенного профиля четко разграничилась на две области 0–10 и 10–30 см (рис. 5). Характеристика биотопов приводится по материалам (Загуральская, 1967; Ефремов, Ефремова, 1973; Козловская и др., 1976). Верхняя область — высокоактивная, динамичная, неоднородная по кинетике ферментативных процессов: горизонты 0–5 и 5–10 см в ее пределах сгруппировались в три самостоятельных кластера, как показано выше. Слой торфяной почвы 0–10 см — место сосредоточения живого населения почвы. В осушенных сосняках верхние 10 см вмещают 91% массы физиологически активных корней и основную массу микроорганизмов, преимущественно неспоровых флюоресцирующих бактерий и плесневых грибов. В благоприятных гидротермических условиях жизнедеятельности биоты, несомненно, индуцируется повышенное количество внеклеточных ферментов. Это позволяет предположить, что кинетика каталазы почвенного профиля 0–10 см определяется в значительной мере концентрацией свободных, не связанных ферментов, а воздействие влажности на ферментативную активность почв считать преимущественно опосредованной (косвенной).

Область почвенного профиля 10–30 см отличается относительно стабильной и низкой активностью каталазы осушенных почв. Она слабо освоена живыми организмами. Горизонты 8–18 см и 18–30 см включают соответственно 7 и 1% массы сосущих корней, а количество доминирующих аммонифицирующих неспоровых бактерий относительно верхних резко падает. Существенное снижение биогенности с глубиной позволяет допустить, что основную часть ферментного пула почвенного профиля 10–30 см составляют связанные (иммобилизованные) ферменты. На кинетику каталазы

Таблица 7. Оценка взаимообусловленного эффекта факторов почвенной среды на активность каталазы сгруппированных кластеров методом канонического анализа

Предикторы, итоговые результаты	Оценка корня 1: $R = 0.50$, λ -Уилкса 0.69, χ^2 -критерий 59.4, p -уровень < 0.001		Оценка корня 2: $R = 0.29$, λ -Уилкса 0.91, χ^2 -критерий 14.8, p -уровень — 0.022	
	Канонические веса	Факторная структура	Канонические веса	Факторная структура
Влажность	–0.63	–0.73	–0.73	–0.55
Температура	0.62	0.56	–0.42	–0.28
pH	0.41	0.42	–0.76	–0.61
ОВП	–0.09	–0.22	–0.13	–0.20
Собственное значение корня	0.324		0.089	
Доля объясненной дисперсии	0.977		0.998	
% объясненной дисперсии	97.7		99.8	

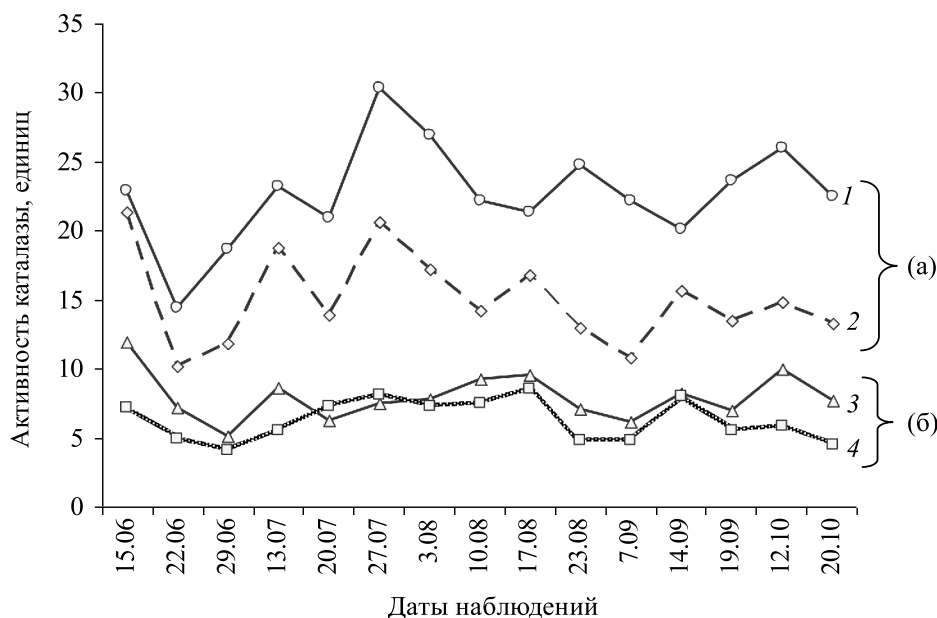


Рис. 5. Дифференциация профиля осушенной торфяной почвы на области сезонной вариации активности каталазы. а — зона высокой активности и динамичной сезонной варируемости, б — сравнительно слабой активности и относительно стабильной динамики. Глубина горизонтов: 1 — 0–5, 2 — 5–10, 3 — 10–20, 4 — 20–30 см.

этой области воздействие влажности, вероятно, в большей мере прямое. Механизм такого влияния можно понять, рассматривая почву в парадигме периодических коллоидных структур, в которых ферменты, будучи коллоидными частицами, закреплены (Федотов, Добровольский, 2006). Снижение или повышение влажности почв приводит к сжатию или расширению периодических коллоидных структур. Вследствие этих явлений ферменты могут модифицировать свою активность. Во-первых, из-за изменения расстояния между ними и коллоидными частицами, которые их окружают. Во-вторых, вследствие нарушения скорости диффузии субстрата и продуктов реакции.

ВЫВОДЫ

1. В лесных осушенных болотах мезотрофного типа наиболее высокой каталазной активностью характеризуются почвы умеренного осушения — уровень почвенно-грунтовых вод 41.8 ± 11.2 см. Кинетика фермента в условиях слабой гидромелиорации (23.7 ± 9.9 см) и интенсивной (70.1 ± 16.0 см) снижена в 1.4–1.6 раза и статистически достоверно не различается. Максимальная активность каталазы в пределах почвенного профиля (0–30 см) проявляется в горизонтах 0–5 см и снижается с глубиной, независимо от степени осушения.

2. Уровень гидромелиорации наиболее эффективно воздействует на верхний слой почвенного

профиля и четко разграничивает на две специфические области. Поверхностную 0–10 см — высокоактивную, неоднородную по кинетике ферментативных процессов, в пределах которой методами кластерного анализа и многомерного шкалирования выделилось три кластера почвенной каталазной активности. Обособился верхний горизонт 0–5 см умеренно осушенных почв, нижележащий (5–10 см) сгруппировался с поверхностными горизонтами слабо и интенсивно осушенных почв. Горизонты 5–10 см двух последних объединились в самостоятельную группу. В нижней области почвенного профиля (горизонты 10–20 и 20–30 см), пониженной и относительно стабильной сезонной активности каталазы, организовался один кластер независимо от режима осушения.

Уровень идентификации по результатам дискриминантного анализа составил в целом 79%. Относительно максимальной каталазной активности верхнего горизонта умеренно осушенных почв кинетика последующих группировок снизилась соответственно на 31, 54 и 73%.

3. Методом парной регрессии установлена положительная связь почвенной каталазной активности и объемной влажности в интервале 50–80%, окислительно-восстановительного потенциала свыше 600 мВ, отрицательный тренд с температурой 1.0–17.8 °С и положительный с рН 3.7–4.5. Взаимообусловленный эффект перечисленных факторов по результатам канонического анализа составил 98%. Согласно каноническим весам и коэффицентам факторной структуры наибольший

вклад вносят гидротермические показатели с доминирующим весом влажности.

4. Влажность в области концентрации микроорганизмов и корней растений (0–10 см) оказывает главным образом опосредованное влияние на почвенную каталазную активность путем положительного воздействия на биохимическую деятельность живого компонента, индуцирующего внеклеточные (свободные) ферменты в почвенную среду. В области почвенного профиля пониженной биогенности (10–30 см) влажность в большей мере оказывает, вероятнее всего, прямое воздействие на активность связанных ферментов, иммобилизованных периодическими коллоидными структурами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках базового проекта Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН “Биоразнообразие лесов Сибири: Эколого-динамический, генетико-селекционный, физико-химический и ресурсно-технологический аспекты” № FWES-2024-0028.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Томской области. Л.: Гидрометеиздат, 1960. 135 с.
- Арзамасова А.В., Гальцова А.Д., Кинжаев Р.Р., Григорьева И.И. Эффективность применения различных форм азотных удобрений при выращивании злаковых трав на нефтезагрязненной олиготрофной торфяной почве // Проблемы агрохимии и экологии. 2023. № 2. С. 41–47.
<https://doi.org/10.26178/AE.2023.51.52.007>
- Боровиков В.П., Боровиков И.П. Statistica. Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Инф. изд. дом Филинь, 1997. 608 с.
- Вавуло Ф.П. Микрофлора основных типов почв БССР и их плодородие. Минск: Ураджай, 1972. 272 с.
- Дырин В.А. Активность каталазы в торфе целинного и рекультивируемого участков болотной экосистемы низинного типа // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2009. № 6 (84). С. 121–125.
- Ефремов С.П., Ефремова Т.Т. Влияние осушения на загрузженность торфяной почвы корнями древесных и травянистых растений / Комплексная оценка болот и заболоченных лесов в связи с их мелиорацией. Новосибирск: Наука, 1973. С. 113–127.
- Ефремова Т.Т. Почвообразование и диагностика торфяных почв болотных экосистем // Почвоведение. 1992. № 12. С. 25–35.
- Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М., Суховольский В.Г. Многопараметрический анализ почвенных свойств лесных осушенных болот Западной Сибири // Почвоведение. 2006. № 6. С. 657–667.
- Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М. Оксидоредуктазная активность торфяных почв как показатель глубины биохимической трансформации лесных осушенных болот Западной Сибири // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. № 3. С. 360–367.
- 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.
- Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Аврова А.Ф. Сезонная активность почвенной пероксидазы в осушенных болотных сосняках Западной Сибири: системно-экологический анализ // Почвоведение. 2023. № 10. С. 1244–1258.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X23600774>
- Загуральская Л.М. Микронаселение торфяно-болотных почв Томской области / Взаимоотношение леса и болота. М.: Наука, 1967. С. 56–81.
- Инишева Л.И., Порохина Е.В., Аристархова В.Е., Боровкова А.Ф. Выработанные торфяные месторождения, их характеристика и функционирование. Томск: Изд-во ТГПУ, 2007. 225 с.
- 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.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X16040055>
- Кауричев И.С., Орлов Д.С. Окислительно-восстановительные процессы и их роль в генезисе и плодородии почв. М.: Колос, 1982. 247.
- Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 1976. 176 с.
- Купревич В.Ф., Щербакова Т.А. Почвенная энзимология. Минск: Наука и техника, 1966. 273 с.
- Ларина Г.В., Инишева Л.И., Порохина Е.В. Ферментативная активность болот горного Алтая // Вестник Алтайского гос. аграр. ун-та. 2016. № 10 (144). С. 60–68.
- Мелехина Е.Н., Макарова М.Ю., Щемелинина Т.Н., Анчугова Е.М., Канев В.В. Восстановительные

- сукцессии биоты в торфяной почве с нефтяным загрязнением при различных методах биологической рекультивации // Почвоведение. 2015. № 6. С. 740–750.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X15060076>
- Морозова Р.М. К вопросу о классификации болотных и осушенных почв / Изменение лесоболотных биогеоценозов под влиянием осушения Петрозаводск, 1986. С. 108–124.
- Наумова Г.В., Жмакова Н.А., Макарова Н.Л., Рассоха Н.Ф., Овчинникова Т.Ф. Энзиматическая активность торфа естественной и разрабатываемой торфяной залежи // Природопользование. 2018. №1. С. 208–216.
- 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.
- Пьявченко Н.И. О диагностике типов торфяных почв и залежей при изысканиях и проектировании лесосушительных мелиораций / Исследования по лесному болотоведению и мелиорации. Петрозаводск, 1978. С. 5–24.
- Рабочая группа IUSS WRB. 2015. Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014, исправленная и дополненная версия 2015. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Доклады о мировых почвенных ресурсах №106. ФАО, Рим. 203 с.
- Скрынникова И.Н. Классификация целинных болотных и мелиоративных торфяных почв СССР // Почвоведение. 1964. № 5. С. 14–27.
- Федотов Г.Н., Добровольский Г.В. Коллоидно-химическая модель для описания некоторых почвенных процессов // Почвоведение. 2006. № 5. С. 535–545.
- Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.
- Хазиев Ф.Х. Основы системно-экологического анализа ферментативной активности почв / Экологические условия и ферментативная активность почв. Уфа, 1979. с. 3–17.
- Хазиев Ф.Х. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука, 1982. 203 с.
- Хазиев Ф.Х. Экологические связи ферментативной активности почв. <http://ecobiotech-journal.ru> Экобиотех. 2018. Т. 1. № 2. с. 80–92.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. 3-е изд. Учебник. М.: ООО “Бином-Пресс”, 2007. 515 с.
- Щербакова Т.А. Ферментативная активность почв и трансформация органического вещества (в естественных искусственных фитоценозах). Минск: Наука и техника, 1983. 222 с.
- Alves R.J.E., Callejas I.A., Marschmann G., Mooshammer M., Singh H.W., Whitney B., Torn M.S., Brodie E.L. Kinetic Properties of Microbial Exoenzymes Vary with Soil Depth but Have Similar Temperature Sensitivities Through the Soil Profile // *Frontiers in Microbiology*. 2021. V. 12. EDN: FOJYIS/
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.735282>
- Baldrian P., Stursova M. Enzymes in Forest Soils / *Soil Enzymology*. Berlin: Springer-Verlag, 2011. P. 61–73.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_4
- Błońska E. Enzyme activity in forest peat soils // *Folia Forestalia Polonica*. 2010. V. 52. № 1. P. 20–25.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.30612>
- Bobuľská L., Fazekašová D., Angelovičová L. Vertical Profiles of Soil Properties and Microbial Activities in Peatbog Soils in Slovakia // *Environmental Processes*. 2015. V. 2. P. 411–418.
<https://doi.org/10.1007/s40710-015-0073-7>
- Brockett B., Prescott C., Grayston S. Soil Moisture is the Major Factor Influencing Microbial Community Structure and Enzyme Activities Across Seven Biogeoclimatic Zones in Western Canada // *Soil Biology and Biochemistry*. 2012. V. 44. № 1. P. 9–20.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.09.003>
- 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. EDN: RJPORR
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>

Assessment of the catalase activity of the soil profile by methods of multidimensional statistics (On the example of drained swamps of Western Siberia)

T. T. Efremova[#], S. P. Efremov, A. F. Avrova

*Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28*

[#]*e-mail: efr2@ksc.krasn.ru*

Weakly, moderately and intensively drained peat soils (Histosols) occupied by pine forests (*Pinus sylvestris* L.) were studied. According to seasonal observations catalase activity of soil profile was divided into two areas – 0–10 and 10–30 sm, using discriminant, canonical analysis, multidimensional scaling and

cluster analysis methods (tree clustering and the K-means method). The surface zone is highly active, not homogeneous in reaction kinetics, in which the horizons 0–5 and 5–10 cm are grouped into three separate clusters depending on the depth of drainage. The lower zone, with relatively stable and reduced catalase activity, combined horizons of 10–20 and 20–30 cm of soils of different drainage levels into one cluster. The interdependent effect of environmental factors – soil temperature, soil bulk moisture, redox potential and pH on catalase activity was 98%. The greatest “weight” is brought by hydrothermal indicators with a dominant contribution of soil bulk moisture.

Keywords: mesotrophic soils, kinetics of enzymatic processes, ecoparameters, system-ecological approach