

===== ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ =====

УДК 531.4

БИОХИМИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОДСТИЛКИ КАК ИНДИКАТОР КАЧЕСТВА ПОЧВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

© 2024 г. Н. А. Галибина^{a,*} (<http://orcid.org/0000-0003-1473-3574>),

К. М. Никерова^a, Е. В. Мошкина^a, А. В. Климова^a

^aИнститут леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: galibina@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 24.06.2024 г.

Принята к публикации 24.06.2024 г.

На примере подзолов иллювиально-железистых и подбуров оподзоленных (Albic Podzol и Entic Podzol) исследована биохимическая активность органогенных горизонтов почв в градиентах: (1) эдафических и климатических условий и (2) антропогенного загрязнения. В первом случае объектами исследования были почвы сосняков черничных, брусничных и лишайниковых средней подзоны тайги, а также сосняков брусничных, расположенных в северотаежных лесах (Карелия, Россия) и на границе тайги и лесотундры (Мурманская область, Россия). Во втором — почвы сосняков, расположенных на разном удалении от ГМК «Печенганикель». В системе напочвенный покров—подстилка исследовали изменение активности почвенных ферментов и химические свойства почвы (рН, С, N, P, K, S, Cu, Ni). Показано, что в сосняках лишайниковых средней подзоны тайги активность инвертазы и фосфатазы в лесной подстилке была в 1.5–1.8 раз выше, по сравнению с сосняками черничными и брусничными. Изменение климатических условий (понижение среднесуточной температуры на 2–3°C) сопровождалось снижением активности каталазы на 58 и 69%, уреазы — на 43 и 52% и инвертазы — на 51 и 28%. Высказано предположение, что отсутствие достоверных отличий в активности изучаемых ферментов в лесной подстилке в зависимости от накопления в ней Cu и Ni может указывать на высокий адаптивный потенциал системы микроорганизмы—почва. Обсуждается возможность использования биохимической активности почвы в мониторинговых исследованиях состояния лесных биогеоценозов.

Ключевые слова: Podzol, лесная подстилка, уреазы, каталаза, фосфатаза, инвертаза, лесорастительные условия, антропогенное загрязнение

DOI: 10.31857/S0032180X24110119, **EDN:** JODTXZ

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время все большее внимание ученые уделяют всестороннему исследованию почвы, как важному и малоизученному компоненту лесных сообществ [5, 7, 21, 33, 40, 45, 46, 50, 61]. Лесная подстилка образует особый биохимически активный горизонт, в котором сосредоточены основные процессы трансформации органического вещества, поступающего в почву. Характеристики подстилок и их запасы отражают соотношение процессов накопления и минерализации органического вещества, включающегося в циклы углерода и важнейших биофильных элементов. В этой связи исследование подстилки в качестве депо углерода приобретает особую актуальность при разработке

системы мониторинга пулов углерода в лесных экосистемах.

Комплексную характеристику интенсивности биохимических процессов в подстилке можно дать на основании активности ее ферментов. Ферментативная активность почвы — это комплексный показатель, который включает не только активность внутриклеточных ферментов делящихся микроорганизмов, корней растений, почвенной фауны, но также и активность внеклеточных ферментов, выделяемых микроорганизмами и корнями растений в процессе их жизнедеятельности, которые могут находиться в жидкой фазе почвы и связываться с почвенными компонентами [12, 51]. Активность почвенных ферментов используют в качестве чувствительных индикаторов качества почвы,

поскольку с помощью них возможно: (1) оценить основные микробные реакции, связанные с круговоротом питательных веществ в почве; (2) проследить отклик на изменения в почве, вызванные природными или антропогенными факторами, а также сама ферментативная активность легко измеряема [14, 15, 40, 48]. В настоящее время исследованы особенности ответной реакции ферментного пула почв на их загрязнение тяжелыми металлами [31, 48, 54, 61], на различные способы лесопользования [5, 8], на влияние климата [24, 46] и эдафических условий [18, 38, 50]. Так, в почвах вблизи предприятий горнодобывающей промышленности отмечают снижение активности каталазы, уреазы и фосфатазы при возрастании общего и подвижного содержания тяжелых металлов, в том числе меди и никеля [31]. Уреазу считают одним из самых чувствительных ферментов к комплексному загрязнению почвы металлами [48], а фосфатазу — к загрязнению медью [54]. Уменьшение почвенного увлажнения снижает активность уреазы и фосфатазы, а увеличение температуры приводит к росту активности почвенных ферментов [34]. Активность каталазы, уреазы, инвертазы и фосфатазы может повышаться при увеличении уровня плодородия вследствие применения агрономических приемов рыхления почвы [4]. Уреазы очень чувствительны к изменению температуры, а фосфатаза повышается при недостатке фосфора [55], кроме того, для нее отмечены индикаторные свойства при трансформации органического вещества в ходе естественного лесовосстановления [8]; в свою очередь, сплошные рубки приводили к снижению активности каталазы и инвертазы [5]. Стоит отметить, что данные, полученные при оценке влияния эдафических, климатических и антропогенных факторов на активность почвенных ферментов, несмотря на свою многочисленность, носят противоречивый характер.

Несмотря на то, что работы по изучению активности почвенных ферментов были начаты еще в середине прошлого века, они до сих пор не потеряли своей актуальности [20, 34, 36]. Особенно мало информации о биохимической активности почв бореальных лесов. Между тем бореальные леса, большая часть которых сосредоточена в России [39], являются одним из важнейших регуляторов климата планеты [52] и по разным оценкам занимают от 30 [19] до 38% [39] общей площади лесов мира. Для анализа изменчивости биохимических свойств почв важно дальнейшее накопление данных о формировании ферментативного пула в зависимости от региональных особенностей процессов почвообразования.

Считается, что по ферментативному разнообразию почва — самая богатая природная система [12], поэтому для возможной индикаторной роли почвы важно выбрать ферменты, в первую очередь

реагирующие на изменение изучаемых факторов [47]. В настоящем исследовании остановились на четырех ферментах (инвертаза, уреазы, фосфатаза, каталаза), поскольку их активность непосредственно касается превращения углерода, азота, фосфора и окислительно-восстановительных процессов. Инвертаза (ЕС 3.2.1.26) относится к классу гидролаз, характеристику ее активности, наряду с активностью β -глюкозидаз и β -галактозидаз, можно использовать в качестве показателя интенсивности разложения органического вещества в почве. Считается, что активность инвертазы лучше других ферментов отражает уровень плодородия и биологической активности почв [27]. Уреазы (ЕС 3.5.1.5) участвуют в превращениях азота почвы, с ее активностью связана аммонификация мочевины и переход азота в доступную для растений форму [20, 55]. Фосфатазы (ЕС 3.1.3) относятся к группе ферментов, катализирующих гидролиз фосфорорганических соединений, они осуществляют мобилизацию закрепленного в органическом веществе фосфора [20, 55]. Каталаза (ЕС 1.11.1.6) относится к классу окислительно-восстановительных ферментов и катализирует разложение образующегося в процессе биологического окисления пероксида водорода на воду и молекулярный кислород [20, 55]. Высокая ее активность свидетельствует о напряженности энергетических процессов в почве, отражая уровень плодородия и характеризуя процессы биогенеза органического вещества почвы [4].

В работе представлены результаты комплексных исследований ферментативной активности, а также химических свойств почв бореальных лесов северо-запада России в зависимости от (1) эдафических условий, (2) климатических условий и (3) антропогенного загрязнения.

Цель работы — выявление наиболее информативных и простых в определении биохимических показателей, которые можно будет использовать для мониторинга качества почв бореальных лесов, в том числе в условиях антропогенного влияния.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Исследования проводили в 70–80-летних сосняках, на пробных площадях (ПП) Института леса КарНЦ РАН, заложенных в 2021–2022 гг. Влияние эдафических факторов на активность почвенных ферментов рассматривали в экологическом ряду: сосняк лишайниковый (СЛ, Kvch8) — сосняк брусничный (СБ, Kvch1, 9) — сосняк черничный (СЧ, Kvch2), расположенных в Государственном природном заповеднике “Кивач” и его окрестностях (Кондопожский район Республики Карелия) (средняя подзона тайги). Влияние климатических факторов на исследуемые показатели изучали на примере сосняков брусничных, расположенных в разных

природных зонах: (1) средняя подзона тайги (территория заповедника “Кивач” и его окрестности, Kvch1, 9); (2) северная подзона тайги (Калевальский район Республики Карелия, Klv10); (3) граница тайги и лесотундры (Государственный природный заповедник “Пасвик” (Печенгский район, Мурманская область), Psv12). Все три района исследований сходны по рельефу и составу подстилающих пород. Формирование растительности на территории Фенноскандии происходило по мере освобождения от ледника 12000 лет назад, в дальнейшем структура и породный состав естественных лесов определялся, главным образом, климатом [17]. Закладку ПП проводили общепринятыми методами, подробная таксационная и геоботаническая характеристика ПП представлена в публикациях [9, 25, 53].

В почвенном покрове исследуемых ПП на автоморфных позициях под сосновыми лесами доминируют почвы, объединяемые в отдел альфегумусовых, среди которых преобладают подзолы с профилем О–Е–ВНФ–С [10]. Почвы, сформированные под изучаемыми сосновыми насаждениями, классифицированы как подзолы иллювиально-железистые песчаные и подбуры оподзоленные согласно классификации почв России [6] или Albic Podzols Arenic и Entic Podzol [32]. Данные почвы широко распространены в бореальной зоне.

Влияние аэротехногенного загрязнения на активность почвенных ферментов изучали на подзолах иллювиально-железистых в сосняках брусничных, расположенных на разном удалении от горно-металлургического комбината (ГМК) “Печенганикель” (пгт. Никель) на территории и в окрестностях заповедника “Пасвик”. Основные выбросы медно-никелевых предприятий включают диоксид серы (SO₂), медь (Cu) и никель (Ni). В 2018 г. Институтом леса КарНЦ РАН, с целью создания системы мониторинга северотаежных лесов в условиях климатических изменений и влияния аэротехногенного загрязнения, была заложена сеть ПП на расстоянии 11, 26, 48, 68 и 81 км от комбината. Подробная характеристика ПП представлена в статье [11].

Отбор образцов почвы и химический анализ почвы. Полнопрофильные почвенные разрезы закладывали в межкрупных пространствах (в 1.5 м от стволов деревьев). Отбор проб для физико-химического анализа проводили по генетическим горизонтам из почвенных разрезов (отбирали смешанный образец из трех стенок разреза). Определение плотности почвы (г/см³) в сухом состоянии проводили в пятикратной повторности с использованием почвенного бура (V = 100 см³). Запас подстилки определяли с использованием рамки размером 19.5 × 19.5 см в 5–10-кратной повторности. Расчет запасов лесной подстилки вели путем отнесения ее сухой массы к площади рамки.

Классификационную принадлежность почв определяли согласно общепринятым классификациям [6, 32].

В свежих образцах потенциометрически определяли pH водной и солевой вытяжек (pH-метр Hanna, Германия). В предварительно высушенных до воздушно-сухого состояния и просеянных через сито 2 мм образцах оценивали содержание элементов минерального питания. Содержание подвижных форм фосфора и калия определяли в вытяжке по Кирсанову, фосфора – по фосфорномолибденовому комплексу (спектрофотометр СФ-2000, Россия), калия – с атомно-эмиссионным окончанием (атомно-абсорбционный спектрофотометр AA-7000 (Shimadzu, Япония)). Для построения градуировочных графиков использовали “ос. ч.” ди-гидрофосфат калия (Вектон, Россия) и сертифицированный коммерческий стандарт IV-STOCK-2 (Inorganic Ventures). Общее количество углерода (C) и азота (N) определяли на элементном анализаторе (2400 Series II CHNS/O Elemental Analyzer (PerkinElmer, США)), калиброванным сертифицированным стандартом ацетанилида (PerkinElmer № 0204-1121). Содержание гидролизующего азота определяли по методу Тюрина и Кононовой в вытяжке 0.5 М раствора серной кислоты, которую подвергали сжиганию по Кьельдалю, а затем определяли содержание азота с реактивом Несслера (спектрофотометр СФ-2000, Россия).

Рассчитывали запасы основных элементов (C, N, P, K) в почвенных горизонтах. Для подстилки расчет вели с учетом ее запаса, для минеральных горизонтов учитывали их мощность и плотность. Запасы элементов в минеральной части почвы рассчитывали на слой 0–25 см, так как именно здесь сосредоточен основной объем доступных растениям элементов минерального питания. Считается, что основная масса корней, в том числе, древесных пород, сосредоточена в верхних горизонтах почвы [2].

Содержание серы определяли по методу Ринькиса с модификациями [44] (спектрофотометр СФ-2000, Россия). Для определения содержания металлов (Cu, Ni) образцы почвы минерализовали в микроволновой системе разложения при 175°C (Speedwave Xpert Berghof Products, Германия) при добавлении смеси азотной и соляной кислот, “ос. ч.” (Вектон, Россия). Содержание элементов определяли атомно-абсорбционным методом (AA-7000 и AA-6800 Shimadzu, Япония) с пламенной и электротермической атомизацией. Для построения градуировочных графиков использовали сертифицированный коммерческий стандарт CCS-6 (Inorganic Ventures). Подготовку всех реактивов проводили с использованием бидистиллированной воды (Double Distiller GFL 2102, Германия).

Анализ активности почвенных ферментов. Образцы для анализа активности ферментов отбирали в 5-кратной повторности из серии прикопок, расположенных в проекции крон деревьев и в междокровных пространствах. Поскольку определить активность ферментов в только что собранных образцах не представлялось возможным (длительная транспортировка из отдаленных районов, большое количество образцов), почвенные образцы замораживали жидким азотом и до проведения анализа хранили при -80°C (низкотемпературная морозильная камера Neal Force, Китай). Как показывают данные литературы, подобный подход позволяет сохранить первоначальные биохимические характеристики почвы [29]. Непосредственно перед анализом образцы почвы были измельчены и просеяны через сито с диаметром 2 мм. Анализ каталазной активности проводили за 20 мин по методу Джонсона и Темпле с титриметрическим окончанием. Уреаэную активность определяли за 4 ч по методу Шербаковой, инвертаэную активность за 4 ч — по методу Хазиева, Агафаровой, Гулько; фосфатаэную активность за 2 ч — по методу Геллера и Гинзбурга со спектрофотометрическим окончанием [13] (спектрофотометр СФ-2000, Россия). Активность ферментов определяли в двукратной аналитической повторности. Результаты представлены на сухую массу, значение которой определяли отдельным высушиванием почвы 3 ч при температуре 105°C в сушильном шкафу.

Статистическая обработка данных. Результаты статистически обрабатывали с помощью программ MS Excel, Past (4.13). Перед началом анализа исходные данные были проверены на нормальность с помощью теста Шапиро–Уилка. Значимость различий между вариантами оценивали с помощью U-критерия Манна–Уитни. Данные на графиках приведены в виде боксплотов, отражающих медианы и межквартильные интервалы. Латинские буквы указывают на значимые отличия. При сравнении нескольких выборок количественных данных использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса. Далее для массивов данных проводили анализ сходства (ANOSIM) и затем анализ главных компонент (PCA), при этом данные были предварительно нормализованы. Для анализа на наличие корреляций использовали коэффициенты корреляции Пирсона. Значимые различия оценивали при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние эдафических условий на активность почвенных ферментов. Влияние эдафических условий на ферментативную активность альфегумусовых почв сосновых лесов рассматривали на примере средней подзоны тайги. Медленная трансформация органического вещества на поверхности почв

в среднетаежных лесных экосистемах приводит к накоплению значительного количества мортмассы, способствуя, тем самым, формированию лесной подстилки. В черничном и брусничном сосняках в подзолах иллювиально-железистых песчаных образуется мощная лесная подстилка (горизонт О), подразделяемая на подгоризонты: листовой ОЛ 0–2(3) см и ферментативно-гумусовый ОФН 2(3)–4(6) см (рис. 1а, 1б). Подгоризонт ОЛ представлен свежим растительным опадом, состоящим из хвои, коры, веток, шишек, отмерших частей мхов, кустарничков и лишайников. Подгоризонт ОФН темно-бурого цвета, представлен органическим материалом разной степени разложения. В сосняке лишайниковом на оподзоленном подбуре запас лесной подстилки (10.5 ± 1.3 т/га) был значительно меньше, чем в СБ и СЧ ($(32–38) \pm 2.3$ т/га). Из-за малой мощности в лишайниковом типе леса лесная подстилка на подгоризонты не дифференцирована (рис. 1с), в ней содержится меньше органического вещества, N, P, K по сравнению с СЧ и СБ (табл. 1). Подзолистый горизонт Е почв в СЧ и СБ морфологически выражен четко, но имеет небольшую мощность — 2–3 см. Иллювиальный горизонт ВF залегает на глубине 20–50 см, по гранулометрическому составу это рыхлый и связный песок. Горизонт ВС формируется на глубине 50–100 см и представлен желтовато-бурыми, бесструктурными, рыхлыми, песчаными отложениями. Плотность сложения минеральных горизонтов почв увеличивается с глубиной профиля от 1.26 до 1.56 г/см³ (рис. 1а–1с). Подзолы иллювиально-железистые песчаные под сосновыми насаждениями характеризуются кислой реакцией среды, наиболее высокие показатели приурочены к органогенным горизонтам, что обусловлено наличием хвойного опада, обладающего повышенной кислотностью и содержащего труднорастворимые углеводороды и танины. Содержание органического углерода и азота в профиле почв низкое: 0.04–1.02, 0.001–0.06% соответственно (табл. 2). Исключение составляют лесные подстилки, где доля этих элементов от массы горизонта составляет 34–42% (C) и 0.07–0.65% (N). Распределение подвижных форм фосфора и азота носит элювиально-иллювиальный характер, что типично для подзолов. Ведущими почвообразовательными процессами в данных почвах являются накопление подстилки, подзолообразование, иллювиирование.

Различия лесорастительных свойств почв схожего гранулометрического состава можно установить по запасу основных элементов минерального питания и запасам влаги в корнеобитаемом слое в период вегетации растений. В зависимости от условий местообитаний запасы CNPK в почве и лесной подстилке возрастают от СЛ к СБ, СЧ. Запасы влаги в лесной подстилке СЛ в 3 раза ниже, чем в СЧ и СБ, а в минеральном слое 0–25 см — в 1.5–2 раза.

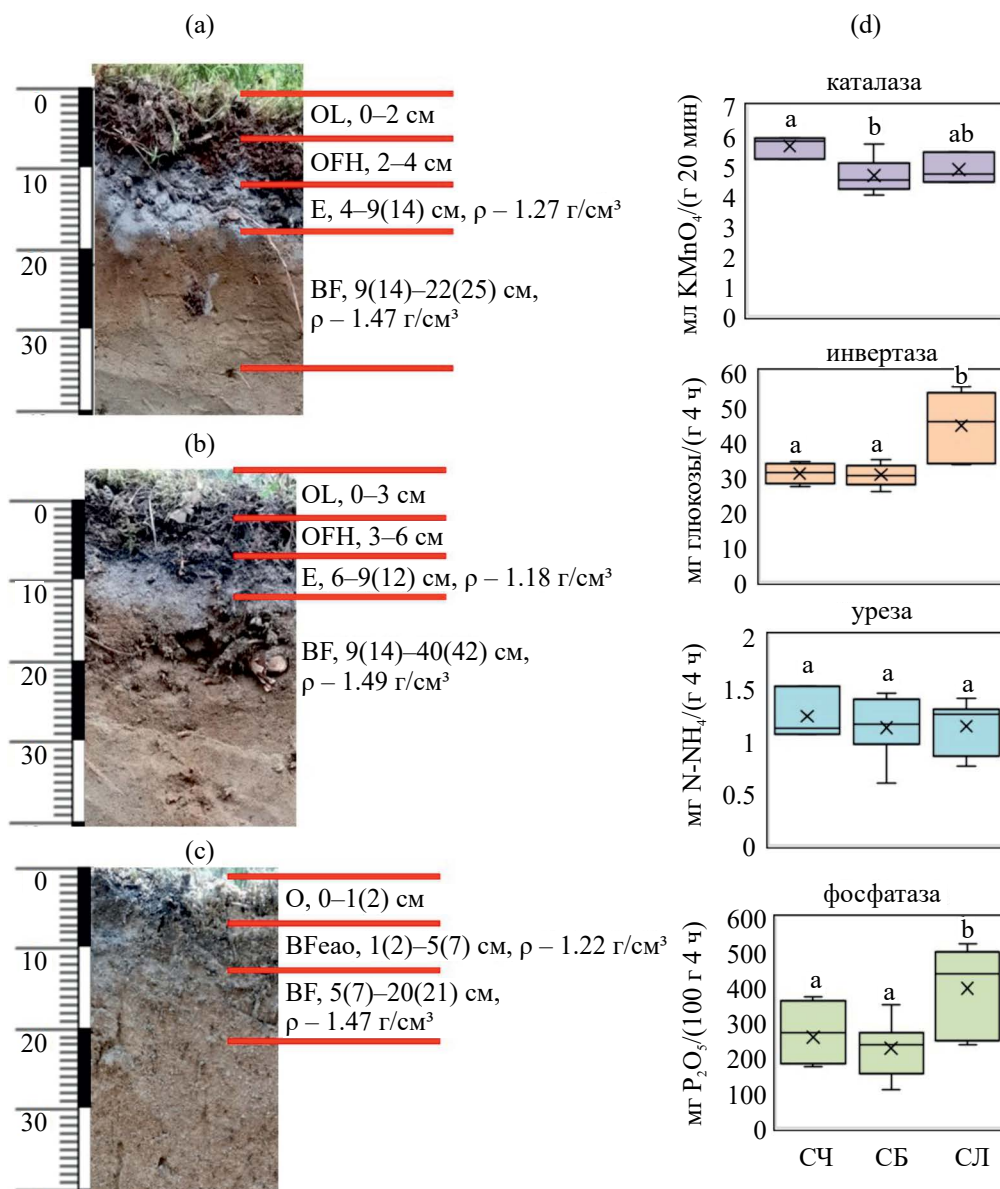


Рис. 1. Почвенные профили в 70–80-летних сосняках черничном, Kvch2 (a), брусничном, Kvch1, 9 (b) и лишайниковом, Kvch8 (c). Активность почвенных ферментов (d) в подстилке сосняков черничного (СЧ), брусничного (СБ) и лишайникового (СЛ), расположенных в средней подзоне тайги.

Выявлено, что активность инвертазы (31 мг глюкозы/(г 4 ч)), уреазы (1.1 и 1.2 мг N–NH₄/(г 4 ч)) и фосфатазы (258 и 227 г P₂O₅/(100 г 2 ч)) в лесной подстилке не отличалась между СЧ и СБ. Активность каталазы в СЧ (5.7 мл KMnO₄/(г 20 мин)) превосходила таковую в СБ (4.7 мл KMnO₄/(г 20 мин)) (рис. 1d). Каталаза относится к внутриклеточным ферментам (микробная оксидоредуктаза), ее активность коррелирует с метаболической активностью аэробных организмов [34]. Уменьшение ее активности в подстилке СБ может свидетельствовать о замедлении окислительно-восстановительных

процессов вследствие сокращения количества аэробных микроорганизмов.

Несмотря на то, что СЛ значительно отличается от СЧ и СБ как мощностью подстилки, так и содержанием основных минеральных элементов, в горизонте О этого типа леса активность каталазы и уреазы была соизмерима с таковой в СБ, а активность инвертазы (44 мг глюкозы/(г 4 ч)) и фосфатазы (397 г P₂O₅/(100 г 2 ч)) была выше по сравнению с СБ и СЧ. Инвертаза относится к группе гидролитических ферментов, расщепляющих метаболически инертную сахарозу на моносахариды: глюкозу

Таблица 1. Химические свойства верхних горизонтов альфегумусовых почв, отобранных в разных лесорастительных условиях (средняя подзона тайги (*n* = 6))

Параметр	Подзол иллювиально-железистый песчаный Сосняк черничный (Kvch2)				Подзол иллювиально-железистый песчаный Сосняк брусничный (Kvch1,9)				Подбур оподзоленный Сосняк лишайниковый (Kvch8)		
	OL	OF+OH	E	BF	OL	OF+OH	E	BF	O	AE	BF
pH водный	3.9	3.6	4.4	5.2	3.8	3.5	3.9	4.9	3.5	4.7	4.9
pH солевой	3.2	2.9	3.7	4.9	3.2	2.8	3.5	4.3	3.1	4.0	4.8
Запас С, т/га	5.2	6.0	1.7	5.4	4.8	7.5	6.1	8.1	0.1	5.6	8.3
Запас N, кг/га	144	181	48	449	87	179	238	859	104	102	94
Запас N _{гидр} , кг/га	17	17	6	268	12	16	18	301	7	25	47
Запас P ₂ O ₅ , кг/га	36	39	223	3301	26	46	184	3740	25	186	1855
Запас P ₂ O ₅ _{подв} , кг/га	4.2	4.1	47	1129	2.8	4.1	22	1295	2.2	38	610
Запас K ₂ O _{подв} , кг/га	14	14	11	43	14	16	15	73	6	5	8

Таблица 2. Химические свойства подзолов, представленных в сосняках средней подзоны тайги (*n* = 6)

Параметр	рН		С, г/кг почвы	N _{общ} , г/кг почвы	C/N	Р _{общ} , г/кг почвы	Р _{подв}	К _{подв}	N _{гидр}
	водный	солевой					мг/кг почвы		
Органогенные горизонты									
M	3.7	3.0	378.6	9.1	44	0.99	102.2	798.9	968.9
SE	0.04	0.03	8.3	0.7	3	0.04	10.5	85.9	107.1
min	3.5	2.9	344	7	31	0.77	40	410	470
max	3.9	3.2	421	12	59	1.15	140	1330	1470
CV, %	3.3	3.2	6.6	22.9	21.1	11.5	30.8	32.3	33.2
Элювиальные горизонты									
M	4.1	3.6	9.3	0.4	29	0.17	26.7	23.3	30.0
SE	0.17	0.10	3.0	0.1	4	0.01	8.8	3.3	11.5
min	3.9	3.4	3.3	0.1	22	0.16	10	20	10
max	4.4	3.7	12.3	0.6	35	0.19	40	30	50
CV, %	7.1	4.8	55.8	68.6	22.6	10.2	57.3	24.7	66.7
Иллювиальные горизонты									
M	5.1	4.5	2.3	0.2	20	0.51	160.0	23.3	117.5
SE	0.09	0.24	0.3	0.1	9	0.06	38.9	3.3	12.5
min	4.9	3.8	1.4	0	9	0.33	50	20	90
max	5.2	4.9	2.7	0.3	48	0.63	220	30	150
CV, %	3.4	10.7	26.8	70.7	95.6	25.2	48.7	24.7	21.3
Переходные к материнской породе горизонты									
M	5.3	4.8	0.3	0.2	4	0.30	153.3	16.7	136.7
SE	0.15	0.03	0.1	0.1	3	0.09	54.9	3.3	52.1
min	5	4.7	0.2	0	1	0.19	60	10	50
max	5.5	4.8	0.4	0.4	10	0.47	250	20	230
CV, %	4.8	1.2	43.3	124.9	113.8	49.8	62.0	34.6	66.0

Примечание. M, min и max – среднее, минимальное и максимальное значения, SE – ошибка среднего, CV – коэффициент вариации.

и фруктозу, которые, в свою очередь, могут активно вовлекаться в метаболические циклы микроорганизмов. Считается, что корни растений являются основным поставщиком инвертазы в почву [5], как и ее субстрата — сахарозы. Известно, что в древесных растениях значительная доля сахарозы, образованная в процессе фотосинтеза, транспортируется в корневые системы деревьев для обеспечения их роста [26, 28, 33, 45], при этом часть дисахарида выделяется в ризосферу и становится доступной для почвенной биоты [21, 30, 41, 43]. Показано, что проводимость флоэмы — основной параметр, определяющий скорость транспорта сахаров в корни/ризосферу, у 70–80-летних деревьев сосны в СЛ в 1.9–2.5 раз выше, по сравнению с таковой в СЧ и СБ (неопубликованные данные). Фосфатаза относится к группе гидролитических ферментов, поставщиком которой в почву также являются растения [35, 56], при этом дефицит фосфора может способствовать повышению активности фермента [55]. В СЛ содержание фосфора в подстилке, как и других основных минеральных элементов, было ниже на 30 и 15% для общего фосфора и на 47 и 33% для подвижного фосфора, по сравнению с СЧ и СБ соответственно.

Обнаружено, что внутри профиля наибольшая активность ферментов наблюдается в органогенных горизонтах почв. В минеральных горизонтах активность каталазы, инвертазы, уреазы и фосфатазы снижалась в 4–11, 13–20, 8–17 и 23–540 раз соответственно во всех типах лесорастительных условий (рис. 2а), что согласуется с данными литературы о приуроченности активности почвенных ферментов к верхним, богатым микроорганизмами и корнями растений горизонтам почв [4, 8, 42]. Проведенный анализ сходств ANOSIM, выполненный на основе данных по активности ферментов и химическим свойствам почвы, показал, что данный набор показателей отличается для органогенного и элювиального горизонтов ($R = 0.5463$, $p = 0.0038$), что подтверждается анализом главных компонент (рис. 2б, 1с).

В этой связи, влияние климатических условий и действие аэротехногенного загрязнения на изучаемые показатели рассмотрели только на примере подстилки.

Особенности ферментативной активности почв в зависимости от климатических условий. Влияние климатических факторов на исследуемые показатели изучали на примере СБ, расположенных в средней подзоне тайги (Кондопожский район Республики Карелия), северной подзоне тайги (Калевальский район Республики Карелия) и на границе тайги и лесотундры (Печенгский район, Мурманской области). Показано, что различия между районами исследований по среднесуточной температуре в вегетационный сезон составляют 2–5°C. Так, средняя (2020–2022 гг.) температура

составляет 9.0, 4.9 и 3.7°C; июня — 17.1, 14.4 и 12.1°C; июля — 17.4, 15.3 и 14.5°C; августа — 15.4, 13.0 и 12.2°C для средней подзоны тайги (Kvch1, 9), северной подзоны тайги (Klv10) и границы тайги и лесотундры (Psv12) соответственно (рис. S1) по данным ресурса [58]. Продолжительность безморозного периода в ряду: средняя подзона тайги — северная подзона тайги — граница тайги и лесотундры сокращается и составляет 110, 87 и 85 сут соответственно [1]. Следует отметить, что в период отбора почвенных образцов температура лесной подстилки не отличалась в разных природных зонах и составила 13–15°C. При этом изучаемые климатические районы отличались суммой эффективных температур, на момент отбора образцов ее значения составили 394, 330 и 235°C для средней подзоны тайги (Kvch1, 9), северной подзоны тайги (Klv10) и зоны перехода тайги и лесотундры (Psv12) соответственно (рис. S2).

В зоне перехода тайги в лесотундру (Psv12) почвы сформированы на песчаных завалуненных моренных отложениях в условиях хорошего дренажа, представлены альфегумусовыми подзолами, специфической особенностью которых, в отличие от аналогов в средней и северной подзоне тайги, является малая мощность профиля — не более 50 см. Мощность четко выраженного подзолистого горизонта составляет 3–7 см, ниже располагается иллювиальный горизонт, содержание органического вещества в котором позволяет отнести эти почвы к типу иллювиально-железисто-гумусовые. Суровые климатические условия тормозят процесс трансформации органического вещества, поступающего с опадом, что приводит к увеличению мощности лесной подстилки, следовательно, и запасов углерода, содержащегося в горизонте О. Достоверных отличий между изучаемыми ПП по величине запасов лесной подстилки не выявлено, что, вероятно, связано с высокой вариабельностью этого показателя ($CV = 153\%$ для зоны перехода тайги к лесотундре), где величина запаса изменяется от 11 до 337 т/га (табл. 3). Однако запасы углерода, азота, фосфора и калия в профиле почв существенно различаются, что обусловлено уменьшением профиля почв в ряду: средняя подзона тайги — северная подзона тайги — граница тайги и лесотундры. Также установлено, что с продвижением на север уменьшается содержание гидролизующего азота в органогенном горизонте, что согласуется с выводами других исследователей [7].

Выявлено, что в сосняках, расположенных в северной подзоне тайги и на границе тайги и лесотундры, в лесной подстилке активность каталазы ниже на 58 и 69%, уреазы на 43 и 52% и инвертазы на 51 и 28%, по сравнению с таковой в средней подзоне тайги (рис. 3). Анализируя влияние понижения температуры на активность почвенных ферментов, некоторые авторы также отмечают

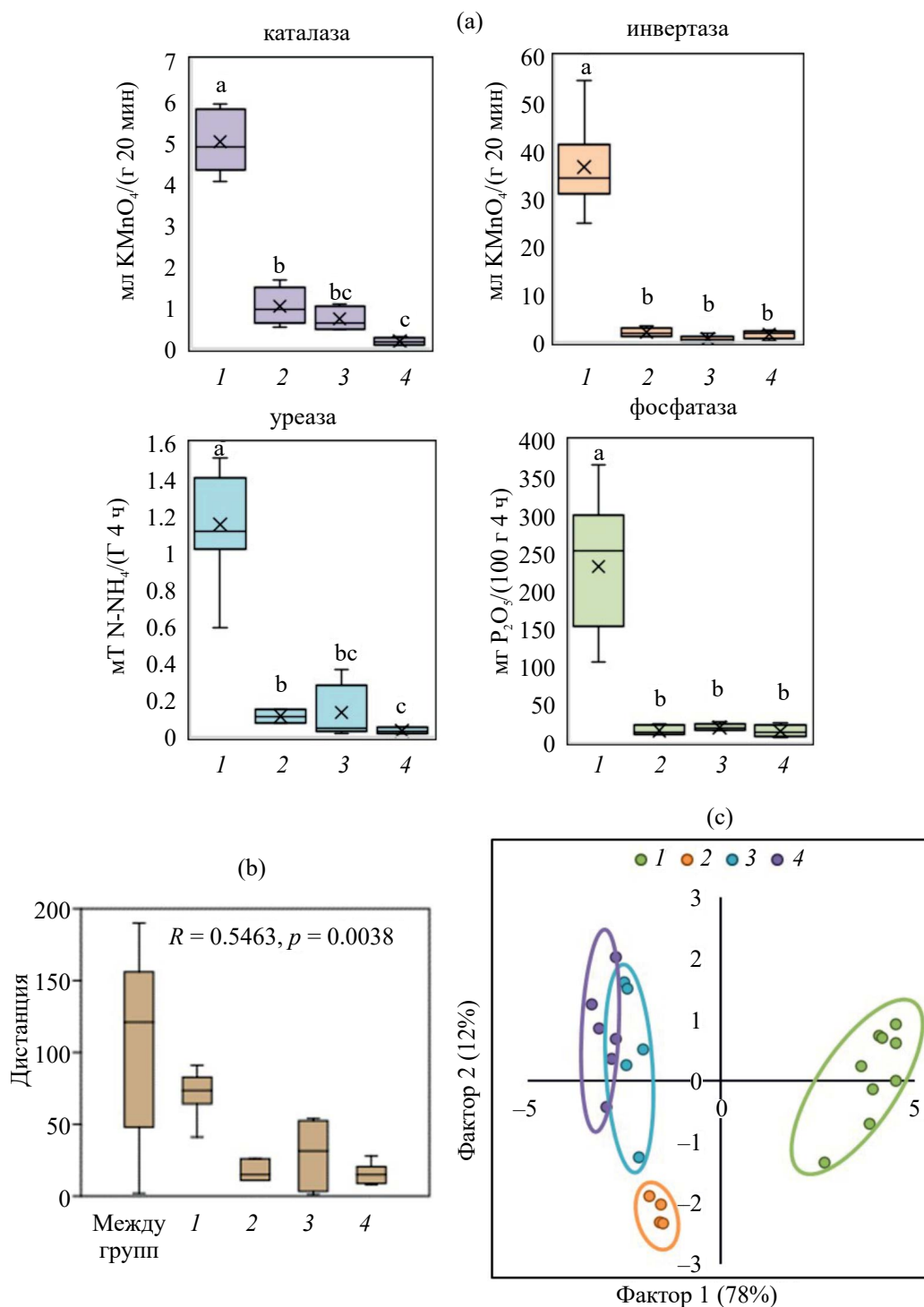


Рис. 2. (а) Активность каталазы, инвертазы, уреазы и фосфатазы в горизонтах (1 – органогенные, 2 – элювиальные, 3 – иллювиальные, 4 – переходные к материнской породе) подзолов, представленных в сосняках средней подзоны тайги (Kvch1, Kvch2, Kvch9). (б) ANOSIM-анализ массива данных, включающего активности почвенных ферментов и химические свойства горизонтов почв сосняков, расположенных в средней подзоне тайги (Kvch1, Kvch2, Kvch9). (с) Классификация 20 объектов исследования на основе данных активности почвенных ферментов (каталаза, инвертаза, уреаза, фосфатаза) и свойств почвы (рН водный и солевой, содержание углерода (%), общего (%) и гидролизующего (мг/кг почвы) азота, общего и подвижного фосфора (мг/кг почвы), подвижного калия (мг/кг почвы)). Фактор 1 (78% дисперсии) коррелирует с активностью каталазы, уреазы, инвертазы и фосфатазы; содержанием общего углерода, общего азота, подвижного калия, гидролизующего азота. Фактор 2 (12% дисперсии) коррелирует с рН водным и солевым; отношением C/N; содержанием подвижного фосфора.

Таблица 3. Мощность, запас и химические свойства лесной подстилки в сосняках брусничных, расположенных в средней подзоне тайги (Kvch1, 9), северной подзоне тайги (Klv10) и на границе тайги и лесотундры (Psv12) ($n = 6$ для Kvch1,9 и Klvl0; $n = 11$ для Psv12)

Параметр	Подзол иллювиально-железистый песчаный Kvch1, 9	Подзол иллювиально-гумусовый песчаный Klvl0	Подзол иллювиально-железистый песчаный Psv12
Мощность подстилки, см	5.2 ± 0.4	4.9 ± 0.9	5.6 ± 1.6
Запас подстилки, т/га	33.5 ± 2.8	36.5 ± 2.8	80.0 ± 31.2
pH водный	3.67 ± 0.05	2.93 ± 0.10	3.13 ± 0.07
pH солевой	3.00 ± 0.07	2.71 ± 0.01	2.61 ± 0.05
C, г/кг почвы	383 ± 12	478 ± 13	377 ± 6
N _{общ} , г/кг почвы	8.17 ± 0.65	6.60 ± 0.60	8.17 ± 0.36
N _{гидр} , мг/кг почвы	0.90 ± 0.13	0.21 ± 0.04	0.28 ± 0.04
P _{общ} , г/кг почвы	0.95 ± 0.04	0.61 ± 0.02	0.82 ± 0.06
P _{подв} , мг/кг почвы	97 ± 15	48 ± 9	110 ± 13
K _{подв} , мг/кг почвы	821 ± 131	406 ± 37	1524 ± 178

Примечание. Представлены средние значения и ошибка среднего.

снижение активности уреазы, каталазы и инвертазы [55, 57]. Активность фосфатазы в органогенном горизонте почвы значимо не отличалась в разных климатических условиях.

Основным поставщиком инвертазы в почву являются корни растений [5]. Уреаза, в большинстве случаев, является внеклеточным ферментом, на ее долю приходится до 63% общей активности в почве [37, 55]. Считается, что источником уреазы, помимо микроорганизмов, также являются растения [23, 36]. Сокращение вегетационного периода в северных регионах, в первую очередь, отражается на обменных процессах внутри растительных организмов, что, в свою очередь, может изменить выделение ими в почву, как гидролитических ферментов, так и их субстратов. Активность уреазы коррелирует с общим азотом почвы и является хорошим индикатором микробиологической минерализации азота в почве [22, 34, 36]. Низкий уровень активности уреазы в более северных регионах может быть следствием меньшего содержания азота, который рассматривается в качестве субстрата уреазы в почве [36], а также органического углерода [18]. Так, активность уреазы в лесной подстилке положительно коррелирует с содержанием гидролизуемого азота ($R = 0.63$, $p = 0.0001$, табл. S1). На основании уменьшения активности каталазы, уреазы, инвертазы можно высказать предположение, что лесные подстилки изучаемых ПП отличаются составом и/или численностью микробиома. Уменьшение активности каталазы в подстилке СБ

с ухудшением климатических условий может свидетельствовать о снижении выраженности окислительно-восстановительных процессов вследствие уменьшения количества аэробных микроорганизмов [34].

За счет сокращения вегетационного периода снижается скорость разложения органического горизонта и замедляются процессы минерализации органического вещества, что приводит к сдвигу pH в более кислую сторону. Показано, что активность каталазы, уреазы и инвертазы в лесной подстилке положительно коррелирует со значениями водного и солевого pH подстилки. Влияние pH на активность ферментов отмечали и в других исследованиях [60]. Хорошо известно, что для работы каждого фермента существует свой оптимум pH, поддержание которого имеет критическое значение для образования фермент-субстратного комплекса, даже незначительное изменение pH может приводить к существенному снижению активности фермента [50].

Проведенный анализ сходств ANOSIM, выполненный на основе данных по активности ферментов и химическим свойствам почвы, показал, что данный набор показателей отличается для каждой рассматриваемой природной зоны ($R = 0.5912$, $p = 0.0038$), что подтверждается анализом главных компонент. Фактор 1 (объясняет 44% дисперсии) положительно коррелировал с активностью каталазы, уреазы, инвертазы, водным и солевым pH подстилки, а также содержанием гидролизуемого

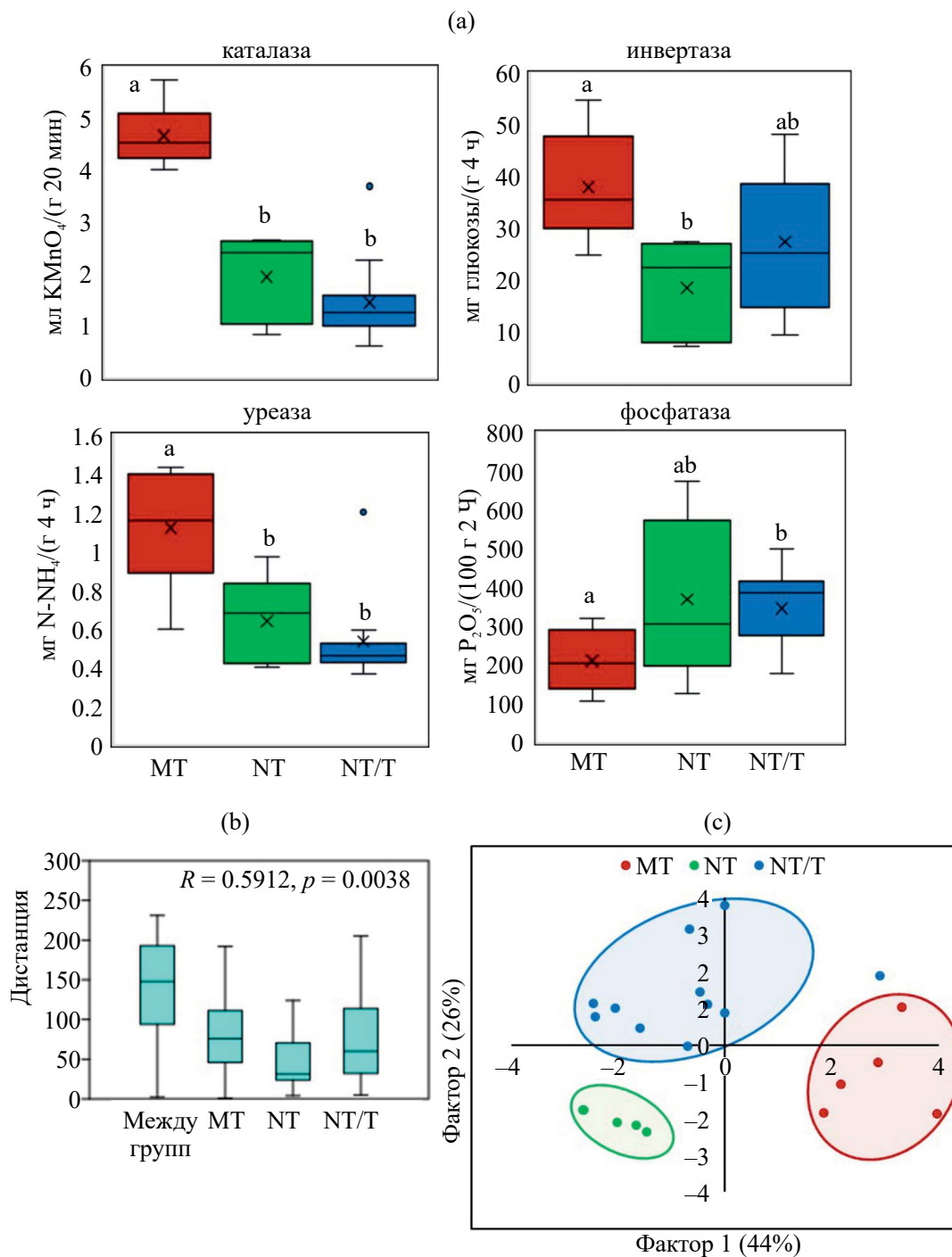


Рис. 3. (а) Активность каталазы, инвертазы, уреазы и фосфатазы в подстилке почв сосняков брусничных, расположенных в разных природных зонах. МТ – средняя подзона тайги (Kvch1, 9); НТ – северная подзона тайги (Klv10); НТ/Т – граница тайги и лесотундры (Psv12). (б) ANOSIM-анализ массива данных, включающего активности почвенных ферментов и химические свойства почв сосняков брусничных, расположенных в средней подзоне тайги, северной подзоне тайги и на границе тайги и лесотундры. (в) Классификация 22 объектов исследования на основе данных активности почвенных ферментов (каталаза, инвертаза, уреаза, фосфатаза) и свойств почвы (рН водный и солевой, содержание углерода (%), общего (%) и гидролизуемого (мг/кг почвы) азота, общего и подвижного фосфора (мг/кг почвы), подвижного калия (мг/кг почвы)). Фактор 1 (44% дисперсии) коррелирует с активностью каталазы, уреазы и инвертазы; с рН водным и солевым; содержанием гидролизуемого азота. Фактор 2 (26% дисперсии) коррелирует с содержанием общего азота, подвижного фосфора, подвижного калия.

азота. Фактор 2 (объясняет 26% дисперсии) положительно коррелировал с содержанием подвижных форм фосфора и калия и отрицательно – с общим запасом органического углерода.

Влияние аэротехногенного загрязнения на активность почвенных ферментов. Имеется достаточно много сведений о том, что активность почвенных ферментов можно использовать в качестве показателя микробной активности, в том числе ее изменения в условиях загрязнения [20, 54, 55]. На примере сосняков, расположенных на разном удалении от ГМК “Печенганикель”, рассмотрено влияние основных элементов загрязнителей – Ni, Cu, S – на активность изучаемых почвенных ферментов. Если содержание S в органогенном горизонте не отличалось в зависимости от удаленности от комбината и составляло в среднем 0.17%, то по содержанию Cu и Ni обнаружены значимые отличия (рис. 4а, 4б). Так, количество Cu и Ni в лесной

подстилке ПП в зависимости от удаления от ГМК на 48 км, 26 км и 11 км было выше соответственно на 52 и 59%, 83 и 91, 94 и 93%, по сравнению с контрольными ПП. Для ПП 26 и 11 км эти значения превышали ПДК (55 мг/кг для Cu, 85 мг/кг для Ni по [3]) в 2 и 5 раз соответственно. В результате проведенного исследования не удалось обнаружить значимых отличий в активности изучаемых ферментов в лесной подстилке в зависимости от содержания в ней Cu и Ni (рис. 4с–4ф).

Тяжелые металлы ингибируют ферментативные реакции за счет: (1) комплексообразования с субстратом; (2) блокирования функциональных групп ферментов; (3) взаимодействия с комплексом фермент–субстрат [48]. Различные металлы по-разному влияют на активность ферментов [48]. Ранее показано отрицательное влияние Cu на активность каталазы, инвертазы, фосфатазы и уреазы [16], Cu и Ni – на активность фосфатазы, каталазы и

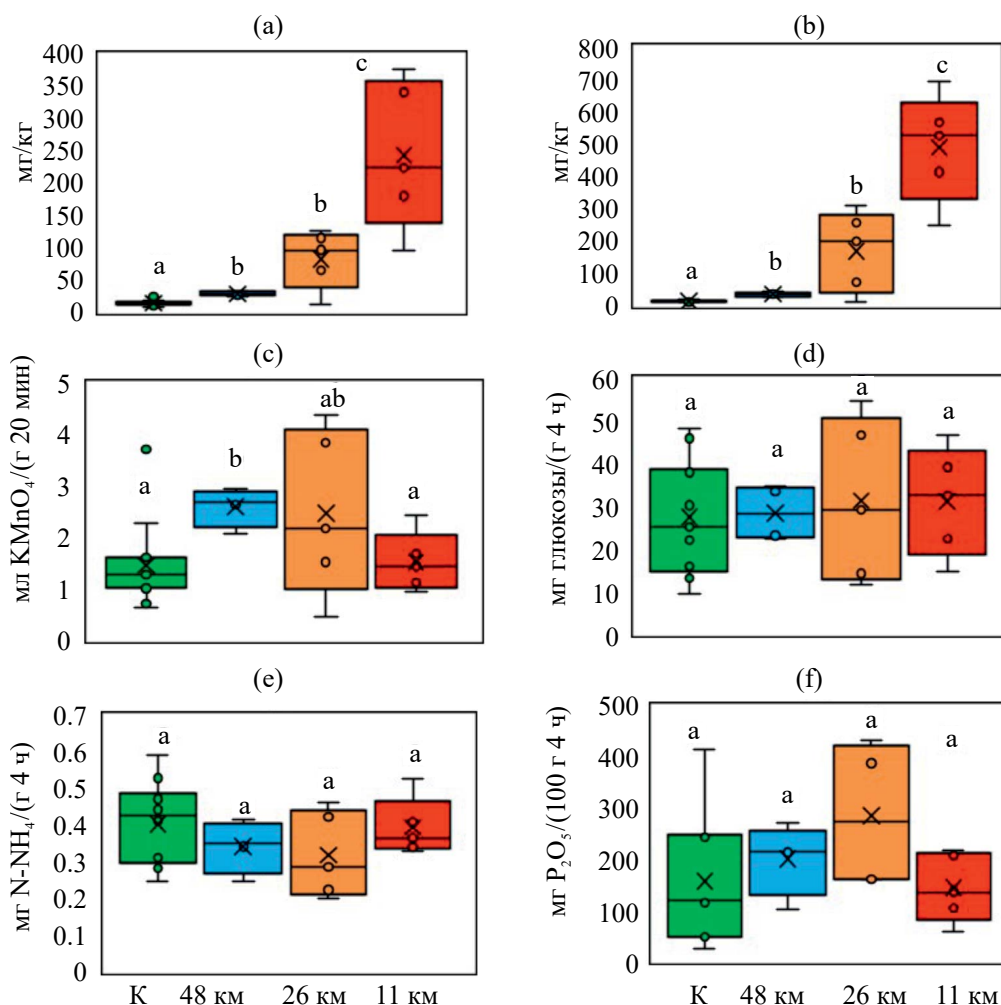


Рис. 4. Содержание меди (а), никеля (б) и активность каталазы (с), инвертазы (д), уреазы (е), фосфатазы (ф) в подстилке почв сосняков брусничных, расположенных на разном удалении от горно-металлургического комбината “Печенганикель” (68 и 81 км (К) – 48 км – 26 км – 11 км).

уреазы [31]. Ряд авторов полагает, что к действию Cu и Ni наиболее чувствительна фосфатаза [54, 59]. Есть сведения, что существует обратная связь между содержанием Cu и Ni в почве и активностью почвенных ферментов [16, 31]. Считается, что наибольшую опасность для почвенных ферментов и микроорганизмов представляют подвижные формы металлов [16]. Так, при исследовании мерзлотно-лугово-черноземных почв в транспортной зоне Аэропорт–Якутск показано, что содержание в них подвижной Cu в количестве 3–5 мг/кг приводит к снижению активности инвертазы, фосфатазы, уреазы в 4–5 раз, а каталазы – в 10 раз [16]. ГМК “Печенганикель” начал свою работу в 1937 г.; пик медно-никелевого производства пришелся на 1970-е гг.; с 1992 по 2002 гг. происходил постепенный отказ от переработки руды норильских месторождений, что привело к снижению выбросов сернистого ангидрида и тяжелых металлов; модернизация ряда блоков ГМК в 2015 г. позволила сократить выбросы Ni и Cu – до 250 и 130 т/год, а в 2021 г. комбинат прекратил свою деятельность [11]. Можно предположить, что сокращение выбросов ГМК со временем могло проявиться в снижении подвижных форм Ni и Cu, а обнаруженные в работе высокие содержания металлов – это, в основном, труднодоступные для растений формы, накопленные в почве за весь период работы комбината. Так, отмечена положительная реакция деревьев сосны обыкновенной, произрастающих на расстоянии 11 км от ГМК, на уменьшение аэротехногенного загрязнения в период 1988–2018 гг., а именно – увеличение радиального прироста [11]. Следует отметить, что внутри ПП, расположенных на расстоянии 11 и 26 км от комбината, наблюдалась пространственная неоднородность как содержания Cu и Ni, так и активности изучаемых ферментов в лесной подстилке. Также не выявлено достоверных отличий в содержании основных минеральных элементов в лесной подстилке между ПП, различающихся по содержанию Cu и Ni (табл. S2).

В обзорной работе [14] подробно рассмотрена роль ферментов в сохранении биохимического равновесия почв. По мнению автора, поддержание биохимического гомеостаза в почвах возможно, как за счет имеющегося пула иммобилизованных ферментов без резкого увеличения общего количества микроорганизмов, так и путем повторного создания пула микроорганизмов и ферментов. Считается, что модификации микробиологической и ферментативной активности, вызванные загрязнением почвы, имеют тенденцию со временем восстанавливаться, исключения составляют только экстремальные нарушения почвы [14]. На пробных площадях, расположенных на разном удалении от комбината, нарушения почвенного покрова не наблюдалось. Исходя из представленных в этой работе данных и результатов мониторинговых

исследований в районе действия ГМК “Печенганикель”, высказано предположение, что факт отсутствия изменения активности почвенных ферментов подстилки на фоне увеличения содержания Cu и Ni может указывать на высокий адаптивный потенциал системы микроорганизмы–почва.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвенные ферменты катализируют биохимические процессы, связанные с разрушением органического вещества почвы, приводя к ее обогащению биогенными элементами и гуминовыми веществами. На основании ферментативной активности можно дать оценку активности почвенной биоты, что, в свою очередь, позволяет судить о качестве лесорастительных условий и потенциале производительности лесов. Таким образом, возможно охарактеризовать функциональные связи между почвой, микробио- и фитоценозом. Комплексное исследование биохимической активности лесной подстилки почв бореальных лесов показало, что активность каталазы, уреазы и инвертазы совместно с показателями химических свойств, рекомендуется использовать как показатель для мониторинговых исследований экологического состояния почв в различных лесорастительных условиях. Биохимическую активность подстилки, как правило, рассматривают в системе микроорганизмы–почва. Полученные в работе данные по изменению активности инвертазы в разных лесорастительных условиях указывают на важность дальнейшего изучения влияния на ферментативную активность почвы растительного яруса, в том числе, транспорта сахаров по флоэме древесных растений в корневые системы и почву. Особый интерес представляют данные о стабильности биохимической активности лесной подстилки при разных уровнях накопления в ней меди и никеля. Данные об изменении активности почвенных ферментов при действии тяжелых металлов, широко представленные в литературе, в основном, касаются почв, вовлеченных в сельскохозяйственное использование. Дальнейшее изучение биохимического гомеостаза почв бореальных лесов в условиях действия антропогенного загрязнения может дать дополнительную информацию о природе взаимоотношений почвы, микробио- и фитоценоза.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность сотрудникам заповедника “Кивач” и заповедника “Пасвик” за помощь в организации полевых работ, а также Татьяне Владимировне Тарелкиной за помощь в отборе образцов.

Исследования проводили на пробных площадях Института леса КарНЦ РАН, заложенных в

2021–2022 гг. в рамках проекта РНФ (№ 21-14-00204).

Анализ почвенных образцов выполнен на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена за счет средств федерального бюджета по государственному заданию Карельского научного центра Российской академии наук (Институт леса КарНЦ РАН).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X24110119>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас Карельской АССР: М., 1989. 40 с.
2. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
3. Водяницкий Ю.Н., Яковлев А.С. Оценка загрязнения почвы по содержанию тяжелых металлов в профиле // Почвоведение. 2011. № 3. С. 329–335.
4. Зинченко М.К., Зинченко С.И. Ферментативный потенциал агроландшафтов серой лесной почвы Владимирского ополья // Успехи соврем. естествозн. 2015. № 1–8. С. 1319–1323.
5. Казеев К.Ш., Солдатов В.П., Шхапацев А.К., Шевченко Н.Е., Грабенко Е.А., Ермолаева О.Ю., Колесников С.И. Изменение свойств дерново-карбонатных почв после сплошной рубки в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2021. № 4. С. 426–436. <https://doi.org/10.31857/s0024114821040069>
6. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумкна, 2004. 342 с.
7. Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Горнова М.В., Смирнов В.Э. и др. Запасы углерода в песчаных почвах сосновых лесов на западе

- России // Почвоведение. 2020. № 8. С. 959–969. <https://doi.org/10.31857/s0032180x20080109>
8. Курганова И.Н., Телеснина В.М. Лопес Де Гереню В.О., Личко В.И., Овсепян Л.А. Изменение запасов углерода, микробной и ферментативной активности агродерново-подзолов южной тайги в ходе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2022. № 7. С. 825–842. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22070073>
9. Ромашкин И.В., Галибина Н.А., Мошников С.А., Геникова Н.В., Мошкина Е.В., Никерова К.М. Комплексная характеристика сосняков, произрастающих в широком спектре лесорастительных условий и состоящих из насаждений разных стадий онтогенеза // Официальный бюллетень “Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем”. № 11. от 08.11.2023.
10. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Под ред. Федорец Н.Г. М.: Наука, 2006. 287 с.
11. Ромашкин И.В., Геникова Н.В., Крышень А.М., Мошников С.А., Поликарпова Н.В. Зависимость радиального прироста *Pinus sylvestris* (Pinaceae) от метеорологических условий и аэротехногенного загрязнения на северо-западе Мурманской области // Раст. ресурсы. 2023. № 1. С. 76–92. <https://doi.org/10.31857/S0033994623010089>
12. Хазиев Ф.Х. Экологические связи ферментативной активности почв // Экобиотех. 2018. № 1. С. 80–92.
13. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 251 с.
14. Хазиев Ф.Х. Функциональная роль ферментов в почвенных процессах // Вестник АН Республики Башкортостан. 2015. Т. 20. № 2. С. 14–24.
15. Хазиев Ф.Х., Гулько А.Е. Ферментативная активность почв агроценозов и перспективы ее изучения // Почвоведение. 1991. № 8. С. 88–103.
16. Щелчкова М.В., Жергонова М.С. Ферментативная активность мерзлотной лугово-черноземной почвы транспортной зоны Аэропорт-Якутск // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2014. № 2. С. 14–18.
17. Юрковская Т.К., Елина Г.А. Восстановленная растительность Карелии на геоботанической и палеокартах. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 136 с.
18. Błońska E., Lasota J., Zwydak M. The relationship between soil properties, enzyme activity and land use // For. Res. Pap. 2017. V. 78. P. 39–44. <https://doi.org/10.1515/frp-2017-0004>
19. Brandt J. P., Flannigan M. D., Maynard D. G., Thompson I.D., Volney W.J.A. An introduction to Canada's boreal zone: Ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues // Environ. Rev. 2013. V. 21. P. 207–226. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0040>

20. Bungau S., Behl T., Aleya L., Bourgeade P., Aloui-Sossé B., Purza A.L., Abid A., Dora A. S. Expatriating the impact of anthropogenic aspects and climatic factors on long-term soil monitoring and management // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2021. V. 28. P. 30528–30550. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-14127-7>
21. Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // *Science*. 2013. V. 339. P. 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
22. Corstanje R., Schulin R., Lark R. Scale – dependent relationships between soil organic matter and urease activity // *Eur. J. Soil Sci.* 2007. V. 58. P. 1087–95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2007.00902.x>
23. Das S.K., Varma A. Role of enzymes in maintaining soil health // *In Soil Enzymology*. 2011. P. 22–42. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_2
24. Delarue F., Laggoun-Défarge F., Buttler A., Gogo S., Jassey V.E.J., Disnar, J.-R. Effects of short-term ecosystem experimental warming on water-extractable organic matter in an ombrotrophic Sphagnum peatland (Le Forbonnet, France) // *Org. Geochem.* 2011. V. 42. P. 1016–1024. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.07.005>
25. Galibina N.A., Moshnikov S.A., Nikerova K.M., Afoshin N.V., Ershova M.A., Ivanova D.S. et al. Changes in the intensity of heartwood formation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) ontogenesis // *IAWA*. 2022. V. 43. P. 299–321. <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10082>
26. Germon A., Laclau J.-P., Robin A., Jourdan C. Deep fine roots in forest ecosystems: Why dig deeper? // *For. Ecol. Manage.* 2020. V. 466. P. 118135. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118135>
27. Gianfreda L., Rao M.A. Soil enzymes activities for soil quality assessment // *In Bioremediation of Agricultural Soils*. 2019. P. 239–261. <https://doi.org/10.1201/9781315205137-12>
28. Hartmann H., Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know // *New Phytol.* 2016. V. 211. P. 386–403. <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
29. Hewins D.B., Chuan X., Bork E.W., Carlyle C.N. Measuring the effect of freezing on hydrolytic and oxidative extracellular enzyme activities associated with plant litter decomposition // *Pedobiologia*. 2016. V. 59. P. 253–256. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.09.002>
30. Höglberg P., Höglberg M.N., Göttlicher S.G., Betson N.R., Keel S.G., Metcalfe D.B., Näsholm T. High temporal resolution tracing of photosynthate carbon from the tree canopy to forest soil microorganisms // *New Phytol.* 2008. V. 177. P. 220–228. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02238.x>
31. Hu X.-F., Jiang Y., Shu Y., Hu X., Liu L., Luo F. Effects of mining wastewater discharges on heavy metal pollution and soil enzyme activity of the paddy fields // *J. Geochem. Explor.* 2014. V. 147. P. 139–150. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2014.08.001>
32. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. *World Soil Resour. Rep.* № 106. 2014. FAO, Rome. P. 181.
33. Joseph J., Gao D., Backes B., Bloch C., Brunner I., Gleixner G. et al. Rhizosphere activity in an old-growth forest reacts rapidly to changes in soil moisture and shapes whole-tree carbon allocation // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2020. V. 117. P. 24885–24892. <https://doi.org/10.1073/pnas.2014084117>
34. Karaca A., Cetin S.C., Turgay O.C., Kizilkaya R. Soil Enzymes as Indication of Soil Quality // *Soil Biol.* 2010. P. 119–48. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_7
35. Karthikeyan A.S., Varadarajan D.K., Mukatira U.T., D’Urzo M.P., Damaz B., Raghothama K.G. Regulated Expression of Arabidopsis Phosphate Transporters // *Plant Physiol.* 2002. V. 130. P. 221–233. <https://doi.org/10.1104/pp.020007>
36. Maphuhla N.G., Lewu F.B., Oyediji O.O. The effects of physicochemical parameters on analysed soil enzyme activity from a landfill site // *Int. J. Environ. Res. Publ. Health.* 2020. V. 18. P. 221. <https://doi.org/10.3390/ijerph18010221>
37. Martinez-Salgado M.M., Gutiérrez-Romero V., Jannsens M., Ortega-Blu R. Biological Soil Quality Indicators // *Current Research, Technology and Education Topics in Applied Microbiology and Microbial Biotechnology*. Ed. Mendez-Vilas A. 2010.
38. Moghimian N., Hosseini S.M., Kooch Y., Darki B.Z. Impacts of changes in land use/cover on soil microbial and enzyme activities // *Catena*. 2017. V. 157. P. 407–414. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.003>
39. Olsson R. Boreal Forest and Climate Change // *Air Pollution and Climate Secretariat*. 2009. V. 23. P. 9.
40. Ovsepyan L., Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Kuzyakov Y. Conversion of cropland to natural vegetation boosts microbial and enzyme activities in soil // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 743. P. 140829. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140829>
41. Panchal P., Preece C., Peñuelas J., Giri J. Soil carbon sequestration by root exudates // *Trends Plant Sci.* 2022. V. 27. P. 749–757. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.04.009>
42. Paz-Ferreiro J., Fu S. Biological Indices for Soil Quality Evaluation: Perspectives and Limitations // *Land Degradation Development*. 2013. V. 27. P. 14–25. <http://dx.doi.org/10.1002/ldr.2262>

43. Prescott C.E., Grayston S.J., Helmisaari H-S., Kašovská E., Körner C., Lambers H. et al. Surplus carbon drives allocation and plant–soil interactions // Trends Ecol. Evol. 2020. V. 35. P. 1110–1118. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.08.007>
44. Rin'kis G., Ramane K.K., Kunitskaia T.A. Methods of analyzing soils and plants. Riga: Zinatne, 1987. 174 p.
45. Sah S.P., Bryant C.L., Leppälammil-Kujansuu J., Lõhmus K., Ostonen I., Helmisaari H-S. Variation of carbon age of fine roots in boreal forests determined from ¹⁴C measurements // Plant Soil. 2013. V. 363. P. 77–86. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1294-4>
46. Sardans J., Peñuelas J., Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland // Appl. Soil Ecology. 2008. V. 39. P. 223–235. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.12.011>
47. Schloter M., Dilly O., Munch J.C. Indicators for evaluating soil quality // Agric. Ecosyst. Environ. 2003. V. 98. P. 255–262. [https://doi.org/10.1016/s0167-8809\(03\)00085-9](https://doi.org/10.1016/s0167-8809(03)00085-9)
48. Sethi S., Gupta S. Responses of soil enzymes to different heavy metals // Biolife. 2015. V. 3. P. 147–153.
49. Shen J., Zeng Y., Zhuang X., Sun L., Yao X., Pimpl P., Jiang L. Organelle pH in the Arabidopsis Endomembrane System // Mol. Plant. 2013. V. 6. P. 1419–1437. <https://doi.org/10.1093/mp/sst079>
50. Silva-Olaya A.M., Mora-Motta D.A., Cherubin M.R., Grados D., Somenahally A., Ortiz-Moreno F.A. Soil enzyme responses to land use change in the tropical rainforest of the Colombian Amazon region // PLOS ONE. 2021. V. 16. P. e0255669. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255669>
51. Skujins J.J. Extracellular enzymes in soil // Crit. Rev. Microbiol. 1976. V. 4. P. 383–421. <https://doi.org/10.3109/10408417609102304>
52. Steffen W., Richardson K., Rockström J., Cornell S.E., Fetzer I., Bennett M.E. et al. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet // Science. 2015. V. 347(6223). P. 1259855. <https://doi.org/10.1126/science.1259855>
53. Tarelkina T.V., Galibina N.A., Moshnikov S.A., Nikerova K.M., Moshkina E.V., Genikova N.V. Anatomical and Morphological Features of Scots Pine Heartwood Formation in Two Forest Types in the Middle Taiga Subzone // Forests. 2022. V. 13. P. 91. <https://doi.org/10.3390/f13010091>
54. Tyler G. Heavy metal pollution, phosphatase activity, and mineralization of organic phosphorus in forest soils // Soil Biol. Biochem. 1976. V. 8. P. 327–332. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(76\)90065-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(76)90065-1)
55. Utobo E.B., Tewari L. Soil enzymes as bioindicators of soil ecosystem status // Appl. Ecol. Environ. Res. 2015. V. 13. P. 147–169. http://dx.doi.org/10.15666/aer/1301_147169
56. Versaw W.K., Harrison M.J. A Chloroplast Phosphate Transporter, PHT2; 1, Influences Allocation of Phosphate within the Plant and Phosphate-Starvation Responses // Plant Cell. 2002. V. 14. P. 1751–1766. <https://doi.org/10.1105/tpc.002220>
57. Wang W., Page-Dumroese D., Lv R., Xiao C., Li G., Liu Y. Soil enzyme activities in *Pinus tabulaeformis* (Carrière) plantations in Northern China // Forests. 2016. V. 7. P. 112. <https://doi.org/10.3390/f7060112>
58. Weatherarchive.ru [Электронный ресурс]. URL: <http://weatherarchive.ru/> / дата обращения: 20.02.2024
59. Wyszowska J., Kucharski J. Liczebność drobnoustrojów w glebie zanieczyszczonej metalami ciężkimi // Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych. 2003. V. 492. P. 427–433.
60. Yang Y.Z., Liu S., Zheng D., Feng S. Effects of cadmium, zinc and lead on soil enzyme activities // Journal of Environmental Sciences. 2006. V. 18. P. 1135–1141. [https://doi.org/10.1016/s1001-0742\(06\)60051-x](https://doi.org/10.1016/s1001-0742(06)60051-x)
61. Yeboah J.O., Shi G., Shi W. Effect of Heavy Metal Contamination on Soil Enzymes Activities // J. Geosci. Environ. Prot. 2021. V. 9. P. 135–154. <https://doi.org/10.4236/gep.2021.96008>

The Biochemical Activity of Litter as an Indicator of Soil Quality in Pine Forests of Eastern Fennoscandia

N.A. Galibina^{1,*}, K.M. Nikerova¹, E.V. Moshkina¹, and A.V. Klimova¹

¹Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia

*e-mail: galibina@krc.karelia.ru

Using the example of ferruginous illuvial podzols and podzolized podburs (Albic Podzol and Entic Podzol), the biochemical activity of forest litter was studied in a gradients of: (1) edaphic and climatic conditions and (2) anthropogenic pollution. First, Blueberry (BP), lingonberry (LinP), and lichen (LicP) pine forests from the middle subzone of the taiga were the objects of the study, along with LinP located

in the middle and northern taiga forests (Karelia) and on the border of the taiga and forest-tundra (Murmansk region). Second, there are pine forests at different distances from the zone of influence of the Pechenganikel mining and metallurgical plant. The study examined how the “ground cover – litter” system affected soil enzymes and chemical properties (pH, C, N, P, K, S, Cu, Ni). It was shown that in the LinP of the middle subzone of the taiga, the activity of invertase and phosphatase in the forest litter was 1.5–1.8 times higher compared to the BP and LinP. Changes in climatic conditions (a decrease in average daily temperature by 2–3°C) were accompanied by a decrease in the activity of catalase by 58 and 69%, urease by 43 and 52%, and invertase by 51 and 28%. It has been suggested that the absence of significant differences in the activity of the studied enzymes in the forest litter, depending on the accumulation of copper and nickel in it, may indicate a high adaptive potential of the microorganisms – soil system. The possibility of using soil biochemical activity in monitoring studies of the state of forest biogeocenoses is discussed.

Keywords: Podzol, forest litter, urease, catalase, phosphatase, invertase, forest conditions, anthropogenic pollution