

Ферментативная активность как индикатор экологического состояния аллювиальных почв (на примере р. Зeya)

А. В. МАРТЫНОВ¹, О. А. ПИЛЕЦКАЯ²

¹Институт геологии и природопользования ДВО РАН
675000, Благовещенск, пер. Релочный, 1
E-mail: lexxtm@ascnet.ru

²Дальневосточный государственный аграрный университет
675005, Благовещенск, ул. Политехническая, 86
E-mail: olgapiletskaya1988@gmail.com

Статья поступила 04.02.2022

После доработки 07.04.2022

Принята к печати 07.04.2022

АННОТАЦИЯ

Регулирование речного стока вследствие строительства ГЭС и плотин приводит к значительной трансформации пойменных экосистем и их компонентов в нижнем бьефе. Одним из способов оценки экологического состояния природных ландшафтов является определение ферментативной активности. Вместе с тем в мировой литературе данных по активности ферментов в пойменных ландшафтах, не только нарушенных, но и естественных, незаслуженно мало. Данный факт связан с трудностями в исследовании пойменных территорий, высокодинамичных природных объектов с сильным варьированием свойств и параметров в пространстве и времени. Данной работой мы частично восполняем этот пробел, показывая, можно ли использовать активность ферментов для оценки экологического состояния пойменных почв при длительном регулировании речного стока. В качестве примера взята р. Зeya, зарегулированная Зейской ГЭС с 1975 г. Определена активность ферментов (фосфатазы, уреазы, каталазы, полифенолоксидазы и пероксидазы) в пяти типах пойменных ландшафтов: луг на прирусловой пойме; луг, пашня и лес на центральной пойме; болото в притеррасном понижении. Установлена высокая активность фосфатазы (макс. до 10 мг/г) и низкая активность уреазы (макс. до 0,55 мг/г) и каталазы (макс. до 0,55 г/см³). Активность полифенолоксидазы (макс. до 85 мг/100 г) и пероксидазы (макс. до 290 мг/100 г), выраженная через коэффициент гумусонакопления (макс. 41 %), указывает на средний уровень плодородия почв поймы. Разнообразие ферментов оценивалось с помощью индекса Пиелю и геометрического среднего. Определено, что в условиях длительного регулирования лучшие показатели ферментативной активности характерны для почв под пойменным лесом, минимальные – для почв пашни. Единого почвенного параметра, который бы достоверно влиял на все ферменты, не выявлено. Фосфатаза, уреазы и каталаза проявляют значимые положительные взаимосвязи с обменной кислотностью. Сильные положительные взаимосвязи у каталазы с органическим веществом и отрицательные – с рН. Полученные данные позволяют констатировать, что длительное регулирование речного стока приводит к снижению активности и разнообразия ферментов.

Ключевые слова: аллювиальные почвы, пойма, ферменты, фосфатаза, уреазы, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, регулирование стока, Зейская ГЭС.

ВВЕДЕНИЕ

Поймы – сложные и важные экосистемы, обеспечивающие выполнение множества экологических процессов, протекающих в пределах речных долин. Они способствуют сокращению пиков паводков, стабилизации береговой линии, подпитки грунтовых вод и улучшению качества воды, а также служат местом обитания для широкого спектра флоры и фауны [Amoros, Bornette, 2002; Lair et al., 2009]. Важнейшая функция пойм – участие в глобальном круговороте вещества, так как через поймы осуществляется транспортировка макро- и микроэлементов с суши в реки, а затем в моря и океаны [Zocatelli et al., 2013]. При этом поймы выполняют ряд экологических функций, являясь как поглотителем, так и источником органического вещества и макро- и микроэлементов [Wei et al., 2002; Thoms, 2003].

Ключевым элементом формирования, развития и поддержания пойменных территорий служат колебания речного стока (наводнения), обуславливающие цикличность паводков и периодов засухи [Baldwin, Mitchell, 2000; Unger et al., 2009]. Строительство плотин и гидроэлектростанций приводит к срезанию паводковых пиков и, как следствие, снижению частоты и длительности затопления пойменных территорий, вызывая процесс осушения [Huang et al., 2010]. В поймах снижается влажность почвенного покрова и изменяется видовой состав растительности [Кузьмина, 2005; Кузьмина и др., 2018]. В свою очередь видовой принадлежность растений влияет на экосистемные процессы, протекающие в ландшафтах, такие как круговорот питательных веществ и характер микробной биомассы [Hobbie, 1992; Bardgett et al., 1999]. Также в создаваемых водохранилищах оседает значительная часть аллохтонного вещества, достигая, по данным Nilsson et al. [2005], 15 % от мирового годового геохимического стока, что нарушает круговорот биогенных и минеральных веществ в поймах и речных системах [Baldwin, Mitchell, 2000; Pinay et al., 2002; Valett et al., 2005].

Подобные масштабные изменения в поймах и пойменных почвах не могут не сказаться на таком параметре, как ферментативная активность почв, – важнейшем показателе,

характеризующем почвенные биогеохимические процессы [Хазиев, 1982] и крайне чувствительном к изменениям окружающей среды как естественного, так и антропогенного происхождения [Trasar-Cepeda et al., 2008]. Это связано с тем, что ферменты катализируют все биохимические реакции, протекающие в почвах. Они служат непосредственными агентами образования и разложения органического вещества почвы [Aon, Colaneri, 2001], являются неотъемлемой частью круговорота питательных веществ, играя решающую роль в цикле С, N, P, S, и поэтому часто положительно коррелируют в почве с содержанием биогенных элементов и микробной биомассой [Wang et al., 2012; Moghimian et al., 2017], оказывают большое влияние на структуру и стабильность почвенных агрегатов, влагоудерживающую способность и плодородие почв в целом [Burns et al., 2013].

Столь значимая роль ферментов при относительной простоте их измерения обуславливает частое применение их в качестве индикаторов экологического состояния почв [Nannipieri et al., 2002; Raiesi, Beheshti, 2015; Wang et al., 2016; Esimbekova et al., 2021]. Но, несмотря на масштабность проблемы регулирования речного стока (например, по данным Dynesius and Nilsson [1994], 107 из 139 крупнейших рек в Северной Америке и Евразии зарегулированы), сведений о том, как данный процесс влияет на ферментативную активность в пойменных почвах, незаслуженно мало. Так, Ф. Х. Хазиев [1982] указывает, что при осушении пойменных территорий ферментативная активность почв возрастает, что усиливает минерализационные процессы, результатом которых является накопление подвижных соединений азота, фосфора и органического вещества. И если грунтовые воды в почвенном профиле не опускаются на глубину ниже 120 см, пойменные почвы сохраняют высокую биологическую активность. В другой своей работе Ф. Х. Хазиев с соавт. [1983] сообщают, что влияние осушения пойменных почв на ферментативную активность может сильно различаться в зависимости от свойств почв. Негативный аспект осушения отражен в работе Н. Kang и Е. Н. Stanley [2005], которые выявили снижение активности глюкозидазы и фосфатазы в пойменных почвах после

строительства дамбы. Интересна работа J. Sardans и J. Penuelas [2005], показывающая, что снижение влажности почв всего на 10 % может привести к снижению активности уреазы (10–67 %), протеазы (15–66 %) и глюкозидазы (10–80 %). Нужно отметить, что имеющиеся работы, хоть их и мало, затрагивают изменения в поймах, протекающие сразу после начала регулирования стока. О ферментативной активности в пойменных почвах при длительном регулировании ничего не известно, хотя в конечном счете оно приводит к значительным сукцессионным изменениям в растительном сообществе и эволюционным – в почвенном покрове.

В Амурской области гидроэнергетика – одна из основных составляющих экономики. Здесь с 1975 г. работает одна из крупнейших в России Зейская ГЭС, с 2004 г. введена в эксплуатацию Бурейская ГЭС, а с 2017 г. – Нижне-Бурейская ГЭС. В стадии проектирования Нижне-Зейская ГЭС. Это дает возможность оценить последствия регулирования речного стока на поймы и пойменные почвы на разных стадиях антропогенного воздействия. К сожалению, каких-либо работ по влиянию бурейских ГЭС на окружающую среду на данный момент фактически нет. В основном акцент исследований смещен на Зейскую ГЭС, где подтвержден факт выхода всего комплекса форм пойменного рельефа выше 5 м относительной высоты из зоны затопления паводковыми водами [Гусев, 1990, 2002]. В результате в поймах произошло снижение площадей болот и озер в среднем на 35 % [Никитина, 2021]. В почвенном покрове активно идет трансформация серогумусовых глееватых и глеевых почв в серогумусовые почвы с усилением в них признаков зонального почвообразования [Мартынов, 2016]. В видовом разнообразии растительности повысилось количество ксерофитовых и мезоксерофитовых растений (на 25 и 33 %) при снижении гидромезофитов и мезогидрофитов (на 25 и 14 %) [Старченко, 1990]. Вместе с тем нет каких-либо сведений о микробиологической и ферментативной активности в почвах пойменных ландшафтов р. Зeya. Поэтому была проведена работа по изучению ферментативной активности пойменных почв р. Зeya и использованию их как индикатора экологического состояния пойменных ландшафтов после

более чем 40 лет регулирования речного стока Зейской ГЭС. На ферментативную активность значительное влияние оказывают топография и видовое разнообразие растительных сообществ [Kourtev et al., 2002; Breulmann et al., 2012; Fekete et al., 2017]. Поэтому использовалось пять различных типов пойменных ландшафтов: луговая растительность в прирусловой пойме, луговая растительность на центральной пойме, занятая под пшеницу пашня на центральной пойме, смешанный лес на центральной пойме и болотная растительность в притеррасном понижении.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в пределах поймы среднего течения р. Зeya, вблизи с. Сиан, ниже устья р. Уркан (рис. 1). Пойма шириной около 5 км. В прирусловой и центральной частях это преимущественно выположенная равнина с превышением относительно условного уреза от 3 до 5 м. В тыловой части поймы по островному типу сформированы пойменные леса, расположенные гипсометрически выше центральной поймы на 3–4 м. Ограничена пойма залесенными холмами. У их подножия, в пределах старой протоки, в притеррасном понижении образовалась сеть озер и болот.

На исследуемой территории были выделены типы почвы по классификации почв России [Шишов и др., 2004]:

Аллювиальные слоистые (Ал_{сл}) – занимают небольшую полосу вдоль современного берегового вала. Это песчаные или супесчаные почвы, представляющие собой по сути окрашенную органическими кислотами толщу аллювия. Для них характерно среднее содержание углерода органических веществ (УОВ) до 1,5 %, средняя емкость катионного обмена до 8 мг-экв/100 г с преобладанием обменного кальция (до 80 % от ЕКО) и слабокислая или близкая к нейтральной реакция среды почвенного раствора (рН).

Аллювиальные серогумусовые (Ал_д) – самый распространенный тип почв в пределах исследуемой территории. Эти почвы характеризуются варьированием гранулометрического состава от супесчаного до среднесуглинистого с хорошо развитым гумусово-аккумулятивным горизонтом и средним содержанием УОВ

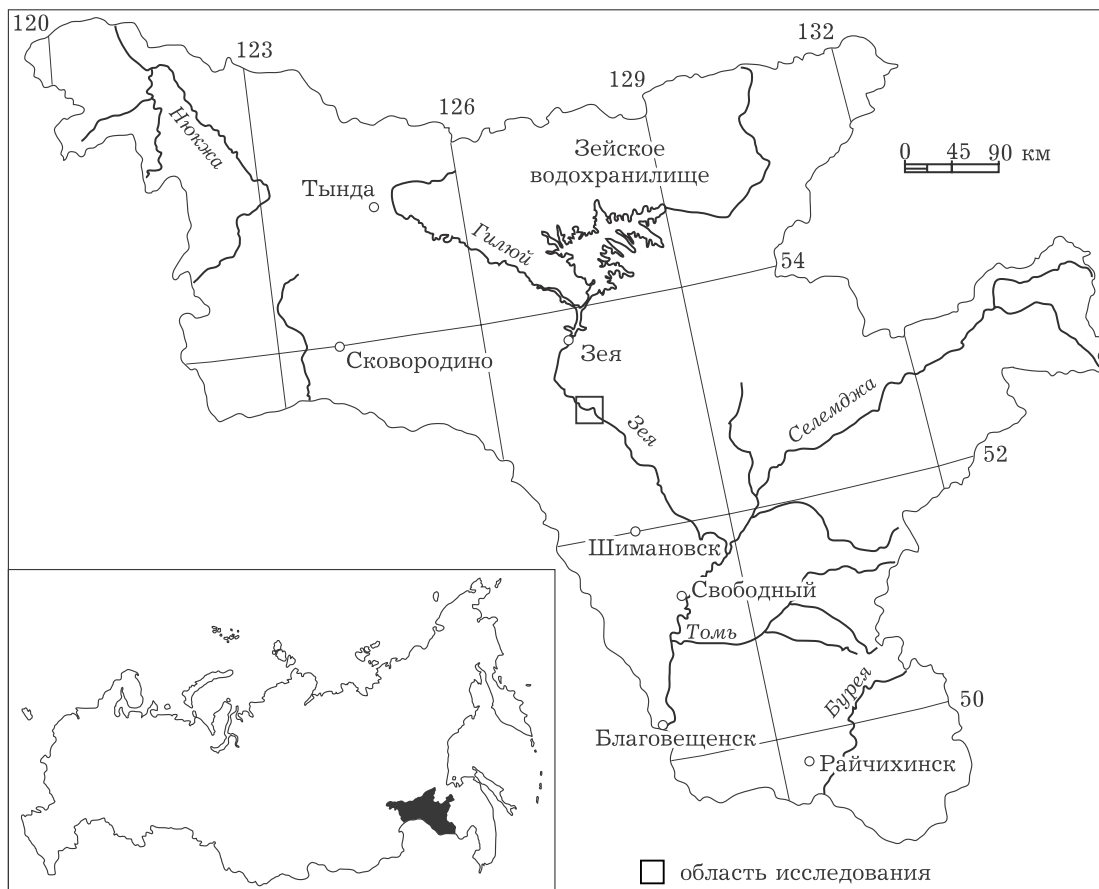


Рис. 1. Расположение области исследования на карте-схеме Амурской области

до 4,5 %, рН от слабокислой до кислой, ЕКО до 25 мг-экв/100 г с преобладанием Ca^+ и Al^+ . В пределах пашни сформирован подтип аллювиальные агросерогумусовые почвы (АА_л).

Аллювиальные торфяно-глеевые (Ал_т) – распространены в глубоких пойменных понижениях с неглубоким залеганием грунтовых вод и по берегам пойменных озер и проток. Это сильно переувлажненные, тяжелые (среднесуглинистые-легкоглинистые) почвы со средним содержанием УОВ до 10 %, ЕКО до 30 мг-экв/100 г с преобладанием Ca^+ и Al^+ и кислой или очень кислой рН. Характерен мощный торфяной горизонт с обильной примесью глинистых и первичных минералов.

Ржавоземы остаточно-аллювиальные (Рж) – сформировались на высоких гипсометрических поверхностях поймы под смешанным лесом. Почвы тяжелые (среднесуглинистые-легкоглинистые), но не переувлажненные. Среднее содержание УОВ до 6 %, ЕКО до 30 мг-экв/100 г с преобладанием Ca^+ и Al^+ и кислой или очень кислой рН. Характерной

особенностью профиля этих почв является его очень резкая дифференциация по УОВ.

На каждом из пяти выбранных участков были отобраны пробы в пяти повторностях, через каждые 100 м с глубины 0–8 и 8–16 см (гумусово-аккумулятивный горизонт), всего – 50 проб. Так как образцы значительно различались по влажности, то для приведения к единообразию они высушивались до воздушно-сухого состояния и гомогенизировались. Несмотря на то что для ферментативной активности чаще используют исследования, растянутые во времени, наша работа заключалась в одномоментном получении данных в разных типах пойменных ландшафтов. Частично это обусловлено невозможностью достоверно сравнить почвы ландшафтов постоянно различающихся по степени увлажнения почв. Также в некоторых работах [dos Santos Teixeira et al., 2021] указывается, что при отсутствии значительных колебаний в экологическом состоянии ландшафта средняя годовая ферментативная активность сильных вариаций не проявляет.

Выбор ферментов для оценки экологического состояния аллювиальных почв основан на их чувствительности к физико-химическим и химическим процессам, протекающим в почвах, и относительной простоте анализа. Определение ферментов проводилось в Дальневосточном государственном аграрном университете канд. биол. наук О. А. Пилецкой.

Определены следующие ферменты:

Фосфатаза – группа ферментов, которые катализируют гидролиз сложных эфиров и ангидридов фосфорной кислоты [Condron et al., 2005]. Основными источниками фосфатазы в почве являются растения и микроорганизмы. Количество фосфатазы в почве зависит от количества микробов, обеспеченности почв УОВ, внесения минеральных и органических удобрений, характера обработки почвы и уровня загрязнения [Banerjee et al., 2012]. Поскольку растения используют только минеральный фосфор, при его нехватке жизненно важной становится минерализация органического фосфора [Nannipieri et al., 2011]. Корни растений и микроорганизмы увеличивают секрецию фосфатазы, чтобы усилить солубилизацию и ремобилизацию органического фосфора, тем самым влияя на способность растения справляться со стрессом в условиях его дефицита [Kai et al., 2002]. Это показывает, что потребность растений и микроорганизмов в фосфоре может быть связана с производством и активностью почвенной фосфатазы [Condron et al., 2005]. Следовательно, активность фосфатазы можно использовать в качестве индикатора доступности неорганического фосфора для растений и микроорганизмов [Piotrowska-Dlugosz, Charzynski, 2015].

Уреаза – способствует гидролизу мочевины до CO и NH, что приводит к повышению pH почвы и выделению азота в атмосферу через NH [Das, Varma, 2010]. Уреаза катализирует гидролиз гидроксимочевины, дигидроксимочевины и семикарбазида с никелем в качестве сопутствующего фактора [Alef, Nannipieri, 1995]. Фермент широко распространен в природе и происходит из бактерий, дрожжей, грибов, водорослей, отходов животноводства и растений [Follmer, 2008]. Уреаза обычно находится под регуляцией N, и присутствие мочевины или альтернативного источника азота активирует выработку уреазы [Machuca et

al., 2015; Mobley et al., 1995]. Исследования активности уреазы в почве представляли большой интерес на протяжении многих лет и использовались в качестве хорошего показателя качества почвы из-за роли уреазы в регуляции поступления азота [Piotrowska-Dlugosz, Charzynski, 2015]. Кроме того, этот фермент является частью микробных продуктов, которые могут накапливаться в бесклеточных формах, поскольку они обладают высокой устойчивостью к разрушению в окружающей среде [Zantua, Bremner, 1977].

Каталаза – антиоксидантный фермент, который отвечает за расщепление перекиси водорода (H₂O₂) на воду и кислород, не вызывая свободных радикалов, что предотвращает повреждение клеток активными формами кислорода [Yao et al., 2006; Bartkowiak, Lemanowicz, 2017]. Снижение каталазы приводит к угнетению растительных и микробных сообществ, поэтому она часто используется в качестве показателя плодородия почвы [Gianfreda, Bollag, 1996; Shiyin et al., 2004]. Активность каталазы очень стабильна в почве и показывает значительную корреляцию с содержанием УОВ [Alef, Nannipieri, 1995]. Каталаза связана с метаболической активностью, присущей аэробным бактериям и большинству факультативных анаэробов, но отсутствует у облигатных анаэробов [Trasar-Cepeda et al., 2000; Shiyin et al., 2004]. Хотя это был один из первых выделенных и очищенных ферментов, его физиологическая функция и регуляция все еще плохо изучены.

Полифенолоксидаза и пероксидаза – энзимы, участвующие в многоступенчатых процессах разложения и синтеза органических соединений ароматического ряда, влияя на образование в почве гумуса. Пероксидаза – окислительный фермент, использующий H₂O₂ в качестве акцептора электронов для генерации радикальных форм, которые затем катализируют синтез гумусовых веществ [Passardi et al., 2007]. Пероксидаза может быть важным фактором деградации лигнина, удаления перекиси водорода из клетки и окисления токсичных веществ [Erman, Vitello, 2002]. Полифенолоксидаза – разрушает белковые полифенольные комплексы, оказывая сильное влияние на минерализацию углерода [Bartosz et al., 2009]. Процессы синтеза и распада гумусовых веществ происходят одновременно, в связи с чем

темпы накопления гумуса определяются соотношением активности данных ферментов.

Для определения ферментов в почве использовались следующие методы:

Фосфатаза – метод гидролиза фенолфтаlein фосфата (нейтральная фосфатаза) [Муртазина и др., 2006]. Принцип метода основан на количественном учете неорганического фосфора, образующегося при расщеплении органических фосфорных соединений под действием фосфатазы.

Уреаза – метод А. Ш. Галстяна [Муртазина и др., 2006]. Принцип метода основан на измерении количества негидролизованной мочевины по разности между количеством мочевины, внесенным в почвенную пробу и обнаруженным после реакции.

Каталаза – перманганатометрический метод по Джонсону и Темпле [Муртазина и др., 2006]. Принцип метода основан на измерении скорости распада перекиси водорода при ее взаимодействии с почвой путем определения количества неразложившейся перекиси, определяемой перманганатометрическим титрованием.

Полифенолоксидаза и пероксидаза – метод А. Ш. Галстяна [Хазиев, 2005]. Метод основан на учете количества продуктов окисления полифенолов, используемых в качестве субстратов фермента, путем фотометрических измерений интенсивности их окраски в случае образования окрашенных соединений пурпургаллина.

Помимо ферментов для краткой характеристики физико-химических свойств пойменных почв в ЦКП “Амурский центр минералого-геохимических исследований ИГиП ДВО РАН были определены: рН_{KCl} – потенциометрическим методом; обменные кальций и магний – методом полного вытеснения по Гедройцу; обменные водород и алюминий – методом

Соколова [Новицкий и др., 2009]. Общий углерод определялся на ТОС-L анализаторе с реактором низкотемпературного термокаталитического окисления (Shimadzu, Япония). Выбор именно этих параметров обусловлен анализом литературных данных, по которым ферменты чаще всего проявляют достоверные связи с реакцией среды, содержанием углерода и гранулометрическим составом. Гранулометрический состав не определялся, но в аллювиальных почвах сумма обменных катионов почти всегда создает коллинеарные связи, аналогичные взаимосвязям, которые формирует гранулометрический состав.

Статистическая обработка данных проводилась в программе Statistica v.7. Построены графики средних по глубине с размахом минимум–максимум и определены коэффициенты корреляции методом Пирсона (*R*).

Для оценки ферментативной активности пойменных почв использовалась разработанная Д. Г. Звягинцевым шкала [1978] (табл. 1), коэффициент накопления гумуса, предложенный А. И. Чундеровой [1970], и геометрическое среднее [Paz-Ferreiro et al., 2012]. Также часто применяется индекс Шэннона [Lagomarsino et al., 2011], но в нашей работе использовалось его нормированное значение или индекс Пиелу [Городничев и др., 2019].

Коэффициент накопления гумуса (*K*) представляет собой отношение активности полифенолоксидазы к активности пероксидазы, выраженное в процентах:

$$K = (S \cdot 100) / D,$$

где *S* – активность полифенолоксидазы; *D* – активность пероксидазы.

Индекс выровненности Пиелу (*E*) – это нормированный индекс Шэннона, который

Т а б л и ц а 1

Шкала для оценки ферментативной активности почв (расчет на весовые единицы почв) (по: [Звягинцев, 1978])

Биологическая активность почвы	Каталаза, см ³ O ₂ /г за 1 мин	Фосфатаза, мг P ₂ O ₅ на 1 г за 24 ч	Уреаза, мг NH ₃ на 1 г за 24 ч
Очень слабая	<1	<0,05	<0,3
Слабая	1–3	0,05–0,15	0,3–1,0
Средняя	3–10	0,15–0,5	1,0–3,0
Высокая	10–30	0,5–1,5	3,0–10,0
Очень высокая	>30	>1,5	>10

позволяет измерить разнообразие видов, учитывая их однородность. Индекс Пиелу стремится к единице, т. е. к равному распространению видов:

$$E = H/\text{Ln}S,$$

где H – индекс Шэннона; S – число видов (активность ферментов);

$$H = -\sum(n_i/N) \cdot \text{Ln}(n_i/N),$$

где n_i – обилие видов (активность ферментов); N – число видов.

Геометрическое среднее (GME) используется для определения равноудаленной величины от максимального и минимального значения в сумме признаков, отличающихся друг от друга:

$$\text{GME} = (X_1 \cdot X_2 \cdot X_i)^{1/N_i},$$

где X – анализируемая переменная (активность ферментов); N_i – количество переменных.

Данная величина хорошо показывает влияние условий окружающей среды на активность ферментов (чем она ниже, тем однороднее условия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования показали, что средняя максимальная активность фосфатазы (до 7 мг) наблюдается в аллювиальных почвах, сформированных на прирусловой пойме (Ал_{сл}) и в пойменном лесу (Рж). Средняя минимальная активность – в аллювиальных почвах под пашней (ААл_д) (0,5 мг), здесь же наиболее однородная активность фосфатазы. Ржавоземы характеризуются максимальным варьированием значений. С глубиной активность фосфатазы не меняется или незначительно снижается (рис. 2, 3). Значимые высокие R у фосфатазы с почвенными свойствами (ЕКО и С) выявлены только в Ал_{тг} и с углеродом в Ал_д (рис. 4). Наблюдается значимая тенденция к взаимосвязи с обменной кислотностью (рис. 5).

Средняя максимальная активность уреазы в слое 0–8 см наблюдается в Ал_{сл} (0,19 мг), в слое 8–16 см – в Рж (0,47 мг). Минимальная активность в ААл_д. Для уреазы характерно значительное варьирование значений во всех типах почв с преимущественным повышением активности с глубиной (см. рис. 2, 3). В Рж

и Ал_{сл} уреазы проявляет значимые отрицательные R с реакцией среды. В Рж и ААл_д у уреазы значимые отрицательные R с углеродом, а в Ал_д значимые положительные R с обменной кислотностью и ЕКО (см. рис. 4). Как и у фосфатазы, проявляются значимые взаимосвязи с обменной кислотностью (см. рис. 5)

Каталазная активность во всех почвах, кроме болотных (Ал_{тг}), с глубиной снижается. Средняя максимальная активность отмечается в Рж и Ал_{тг} (0,53 см³), минимальная – в Ал_{сл} (0,35 см³). В Ал_{сл}, Ал_д и ААл_д активность каталазы с глубиной снижается, в Ал_{тг} возрастает, а в Рж не меняется. Интенсивность в варьировании значений активности каталазы высокая во всех почвах, кроме Рж и слоя 8–16 см в Ал_{тг} (см. рис. 2, 3). Значимые высокие положительные R каталаза проявляет с углеродом в Ал_{сл} и Ал_д на пашне, а отрицательные R – с реакцией среды в почвах Ал_д (см. рис. 4). При суммарной корреляционной характеристике проявляются сильные значимые R с обменной кислотностью, реакцией среды и УОВ (см. рис. 5).

Средняя максимальная активность полифенолоксидазы наблюдается в ААл_д (62,3 мг), минимальная – в Ал_{сл} (45,7 мг). Распределение активности с глубиной возрастающее в Ал_д и Рж и убывающее в Ал_{сл}, Ал_{тг} и ААл_д. Все почвы характеризуются большой вариативностью значений ферментативной активности (см. рис. 2, 3). С почвенными свойствами каких-либо значимых высоких R полифенолоксидаза не проявляет (см. рис. 4, 5).

Активность пероксидазы с глубиной во всех почвах возрастает со средним минимумом в Рж (148 мг) и средним максимумом в ААл_д (188 мг). Разброс значений ферментативной активности высокий во всех исследуемых почвах (см. рис. 2, 3). Как и полифенолоксидазы, у пероксидазы нет значимых высоких R с почвенными свойствами (см. рис. 4, 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Фосфатаза – один из наиболее часто используемых ферментов для оценки экологического состояния почв. Данный факт обусловлен общепринятым мнением, что по активности фосфатазы можно судить о содержании минеральных форм фосфора, необходимых для обеспечения высокого уровня

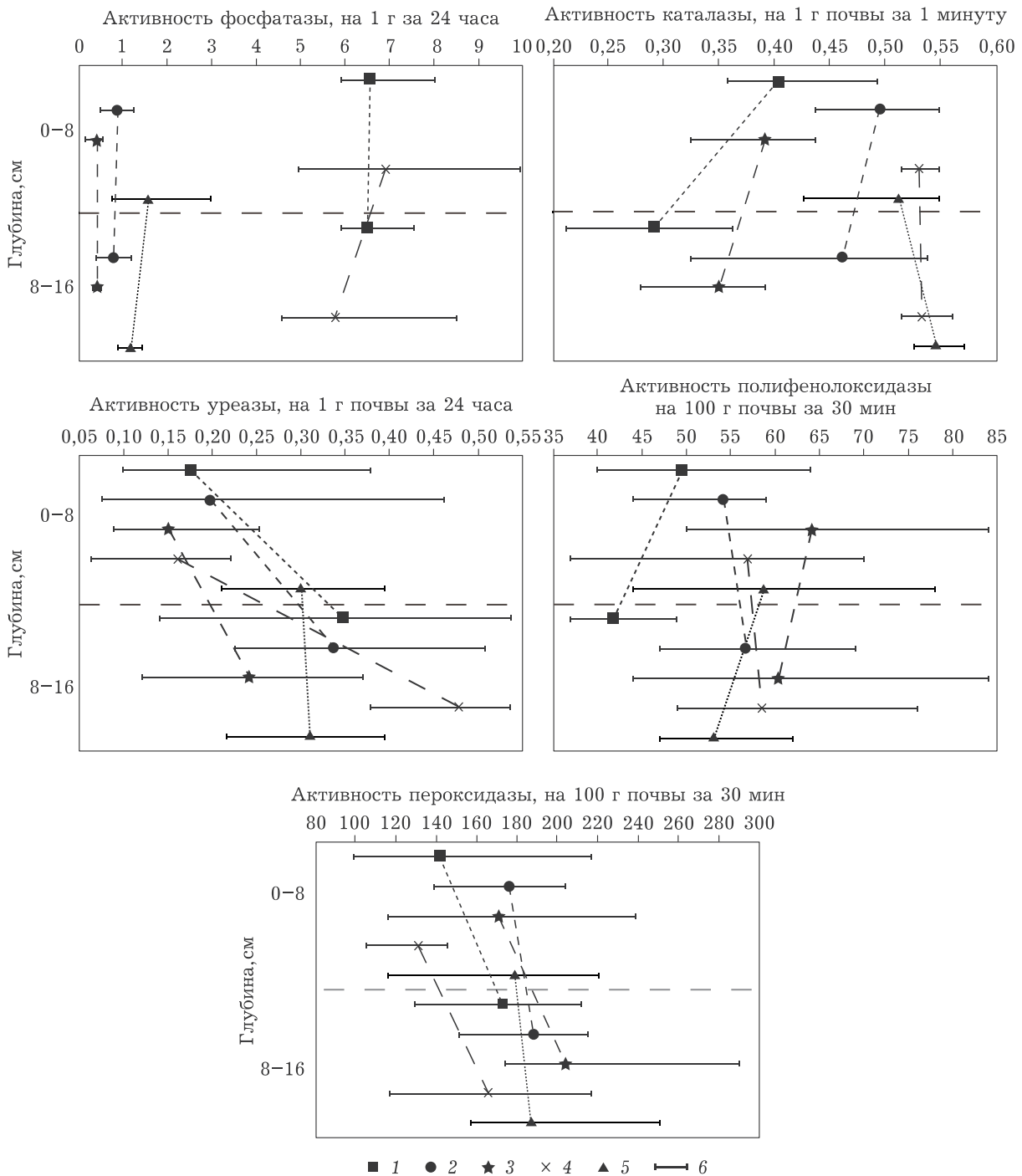


Рис. 2. Средняя активность ферментов в исследуемых почвах поймы р. Зея.

1 - Ал_{сл}; 2 - Ал_д; 3 - ААл_д; 4 - Рж; 5 - Ал_т; 6 - минимум/максимум

плодородия почв. Используя разработанную Д. Г. Звягинцевым шкалу по оценке ферментативной активности, можно сделать вывод, что для исследуемой территории, за исключением пашни, характерна высокая и очень

высокая активность фосфатазы. Это не согласуется с данными о содержании фосфора в аллювиальных почвах не только р. Зея, но и других рек Амурской области. Содержание обменных форм фосфора в аллювиальных



Рис. 3. Ряды возрастания ферментативной активности почв (средняя по почве) в пойменных ландшафтах

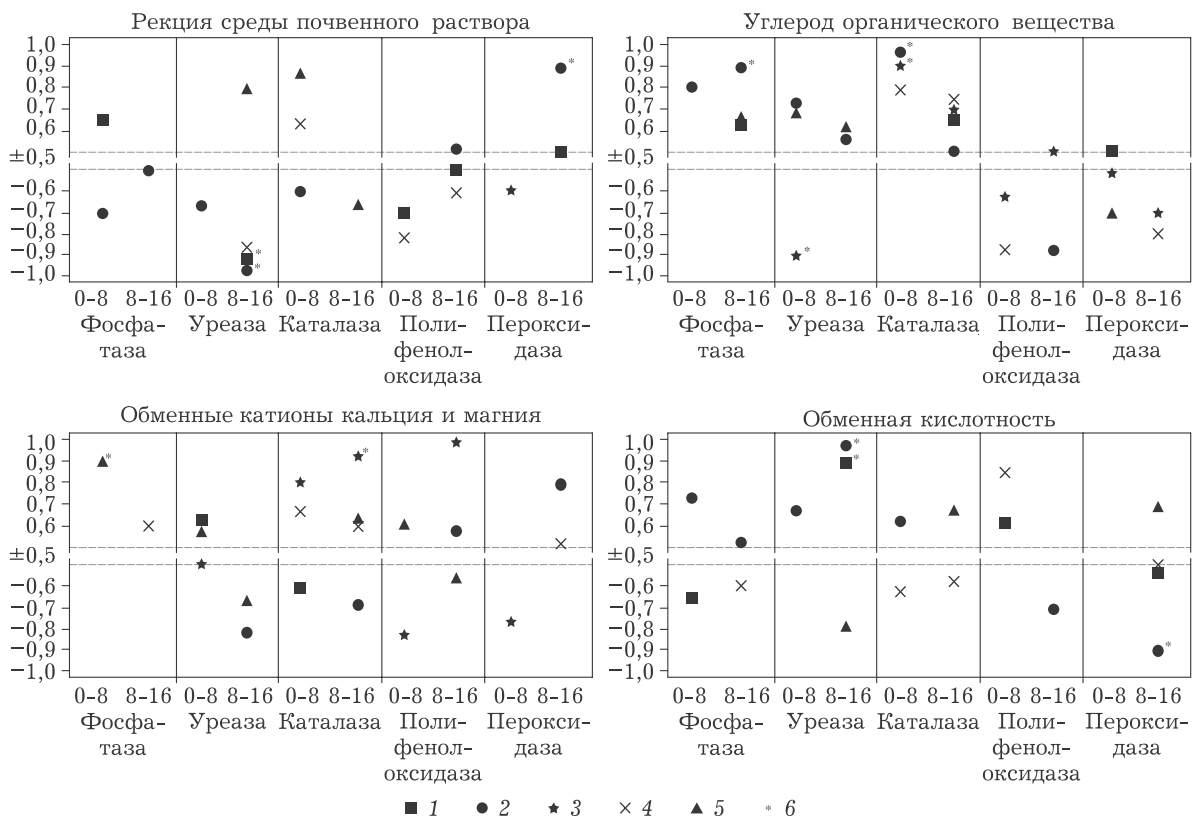


Рис. 4. Коэффициенты корреляции (в интервале $\pm 0,5 - \pm 1$) между ферментативной активностью и свойствами различных почв поймы р. Зей.

1 - Ал_{сн}; 2 - Ал_д; 3 - АА_{лд}; 4 - Рж; 5 - Ал_{тг}; 6 - $p < 0,05$.

почвах крупных рек Амурской области преимущественно высокое [Мартынов, 2010, 2021] с максимумом в Ал_{сл}. Следовательно, данный фосфор либо недоступен для растений, либо другие почвенные факторы обуславливают активность фосфатазы.

Фосфатаза продуцируется и высвобождается в почву почвенными микроорганизмами и корнями растений [Nannipieri et al., 2011; Rejsek et al., 2012]. Растения увеличивают активность фосфатазы в ризосфере непосредственно за счет высвобождения фосфата [Tarafdar, Claassen, 1988; George et al., 2002] и косвенно [Rejsek et al., 2012], стимулируя микробную активность и продукцию фосфатазы в ризосфере через корневые экссудаты [Landi et al., 2006; Spohn, Kuzyakov, 2013]. При этом важнейшими условиями являются: содержание влаги в почве [Manzoni et al., 2012; Ali et al., 2015], содержание углерода и азота [Kalembasa, Symanowicz, 2012], реакция среды почвенного раствора (оптимально 4,5–6) [Acosta-Martinez, Tabatabai, 2000] и температура почвы (оптимально 45–60 °С) [Johnson et al., 2010]. Также есть данные, что состав растительного покрова влияет на активность фосфатазы больше, чем почвенные и климатические параметры [Tan et al., 2014; Mayor et al., 2016; Margalef et al., 2017]. Антропогенное влияние на фосфатазы преимущественно негативное. Например, сельскохозяйственное использование черноземов привело к угнетению активности фосфатазы [Kazeev et al., 2020].

Исследуемые почвы значительно различаются по своим свойствам. Аллювиальные слоистые почвы, где зафиксирована максимальная фосфатазная активность, чаще всего песчаные или супесчаные, с небольшим содержанием УОВ. Они расположены преимущественно в пределах берегового вала и бечевника, что обуславливает быстрый сток атмосферных осадков. В подобных условиях почвы испытывают дефицит влаги, но хорошо прогреваются, и в них отсутствуют условия для закисления (рН 5,5–6). Противоположными свойствами обладают Рж, которые по активности фосфатазы сопоставимы с Ал_{сл}. Они тяжелые, кислые, защищены от солнца древесной кроной, но в них высокое содержание УОВ и они хорошо увлажнены. Можно предположить, что комбинирование оптимальных для фосфатазы почвенных свойств



Рис. 5. Коэффициенты корреляции (в интервале $\pm 0,4 \dots \pm 1$) между ферментативной активностью и свойствами всех почв поймы р. Зея.

1 – рН; 2 – УОВ; 3 – Ca+Mg; 4 – H+Al; 5 – $p < 0,05$.

и условий окружающей среды дает синергический эффект. Активность ферментов значительно повышается и перестает согласовываться с данными по содержанию фосфора в почве. Также, поскольку исследуемые почвы кислые, они обладают повышенной емкостью фиксации фосфора [Motta et al., 2002], и более высокая активность фосфатазы может быть связана с более низкой доступностью фосфора в этих средах. Есть работы, в которых в принципе отрицается наличие взаимосвязи между фосфатазой и содержанием фосфора [Margalef et al., 2017].

С глубиной активность фосфатазы меняется, как правило, незначительно. Самое сильное снижение наблюдается в Рж. В данных почвах дифференциация горизонтов сильнее всего проявляется по кислотности и содержанию УОВ. В своей работе W. Xun et al. [2015] сообщил, что микробные сообщества хорошо адаптируются к ограничивающим условиям кислотности на глубине. Поэтому основным фактором снижения активности фосфатазы с глубиной можно считать уменьшение УОВ, что подтверждается схожими выводами в работе de Barros et al. [2020].

Анализ R между фосфатазой и почвенными свойствами говорит о вторичности почвенных параметров. Фосфатаза чаще всего проявляет высокие R с почвенными свойствами (С, рН, H+Al) в Ал_д. И хотя из-за малой выборки большинство R характеризуется слабой значимостью, эти данные позволяют сделать некоторые выводы. В исследуемых пойменных почвах фосфатаза активно взаимодействует

с почвенными свойствами только при отсутствии других доминирующих факторов: переувлажненности в Ал_т; антропогенного влияния в ААл_д; древесной растительности в Рж. В Ал_{сл} отсутствие сильных *R* увязывается со слабой развитостью почвы как таковой и преобладанием в растительном покрове пионерных видов растительности, способствующих обогащению почвенного субстрата органическими и минеральными веществами, благодаря чему активизируется деятельность почвенной микрофлоры [Серая, Шубин, 1976].

При выделении общих для всех типов почв взаимосвязей между фосфатазой и почвенными свойствами прослеживается значимая, но средней силы взаимосвязь с обменной кислотностью. В исследуемых почвах, легких по гранулометрическому составу, и в горизонтах с преобладанием УОВ обменная кислотность представлена в равной мере обменным алюминием и водородом и невелика по своему содержанию. Утяжеление гранулометрического состава и влажности приводит к резкому увеличению содержания обменного алюминия (до 40 мг-экв/100 г и до 90 % от ЕКО). Обменный алюминий токсичен для корней растений и микроорганизмов [Яковлева, 2018] и, следовательно, не может активизировать ферментативную активность. Вероятно, имеет место косвенная взаимосвязь с влажностью почвы или гранулометрическим составом, что подтверждается литературными данными [Manzoni et al., 2012; Ali et al., 2015].

Уреаза часто используется при экологических исследованиях из-за ее индикаторных свойств в отношении содержания азота в почве [Piotrowska-Dlugosz, Charzynski, 2015] и высокой отзывчивости на различные методы ведения сельского хозяйства [Corstanje et al., 2007; Blonska, Lasota, 2014]. Активность уреазы снижается при поглощении запасов минеральных форм азота почвенными микроорганизмами [Meysner et al., 2006], что позволяет с ее помощью эффективно контролировать внесение удобрений. При интенсификации обработки почвы активность уреазы также снижается [Adetunji et al., 2017].

Влияние почвенных факторов на стабильность уреазы многогранно и можно выделить: температуру почвы, влияющую на ее гидролиз [Machuca et al., 2015]; содержание УОВ [Mohammadi, 2011]; влажность [Sardans, Pe-

nelas, 2005]; реакцию среды почвенного раствора с оптимумом pH 5,8 [Yang et al., 2006; Blonska, Lasota, 2014]; предпочтительный тяжелый гранулометрический состав [Paul, 2007]; глубину почвенного профиля и наличие тяжелых металлов [Yang et al., 2006].

По оценочной шкале активность уреазы слабая или очень слабая, что говорит о незначительном содержании минерального азота в исследуемых почвах. В своей работе N. G. Maphuhla et al. [2021] указали, что низкая активность данного фермента может быть связана с замедленной скоростью разложения органического вещества, в результате чего скорость поступления азотистых соединений в почву при минерализации растительных остатков ниже, чем скорость его поглощения микроорганизмами. Скорость разложения органического вещества в значительной мере зависит от влажности и температуры. Также есть данные, что почвенные коллоиды защищают часть уреазы от разложения микроорганизмами и способствуют ее аккумуляции в почве [Щербакова, 1983]. Это объясняет то, что максимальная активность уреазы наблюдается в Ал_т и Рж. В сравнении с Ал_д и Ал_{сл}, они хорошо увлажнены, тяжелые по гранулометрическому составу, с высоким содержанием УОВ. Но для них также характерны высокая кислотность и низкая почвенная температура, которые выступают лимитирующими факторами, замедляя разложение органических остатков и не давая уреазе усилить свою активность. Минимальная активность уреазы зафиксирована в ААл_д, что подтверждает тезис A. T. Adetunji et al. [2017] о негативном влиянии почвенной обработки.

Анализ *R* показывает сильную вариативность зависимости активности уреазы от почвенных свойств в разных типах почв. Значимые *R* выявлены только с УОВ и обменной кислотностью. Эти взаимосвязи прослеживаются и при корреляции с объединенными данными по почвам, и добавочно выявляются отрицательные *R* с кислотностью. Следовательно, можно утверждать, что активность уреазы во многом зависит от содержания УОВ и pH. Взаимосвязь с обменной кислотностью здесь проявляется по тому же принципу, что и у фосфатазы.

Нехарактерно усиление активности уреазы с глубиной. Обычно с уменьшением содер-

жания УОВ и подземной биомассы, микробная и, как следствие, ферментная активность снижаются [Wu et al., 2020]. В наших же исследованиях на глубине 8–16 см активность уреазы значительно выше, чем в слое 0–8 см. Сильнее всего разница по глубине выражена в лесных Рж, в которых наблюдается самая сильная дифференциация слоев по содержанию УОВ. В Ал_{тг}, с мощным органическим торфяным горизонтом, разница минимальна. Можно предположить, что на стыке органического и минерального горизонтов более активно формируются органоминеральные коллоидные комплексы, способные аккумулировать и сохранять уреазу.

Данные в мировой литературе о распределении каталазы в почвенном профиле показывают, что в большинстве случаев с глубиной активность каталазы закономерно снижается [Alef, Nannipieri, 1995; Kuscu et al., 2018]. Подобный эффект прослеживается и в исследуемых Ал_{сл}, Ал_д и ААл_д. В Ал_{тг} активность каталазы с глубиной не снижается, а в Рж незначительно возрастает. Подобную вариативность активности каталазы с глубиной хорошо объясняет работа Brzezińska et al. [2001], в которой говорится, что в почвах, сформированных под растительностью с хорошо развитой мощной корневой системой, способной проникать на большую глубину, активность каталазы может быть идентичной или выше в сравнении с органическими горизонтами вплоть до глубины 50 см. Это мнение частично согласуется с работой Huličová et al., [2018], подтверждающей, что самая высокая активность каталазы наблюдается в лесных почвах, а самая низкая – на лугах. Возможно, что более высокая активность каталазы в Рж и Ал_т связана с химически различными источниками УОВ в качестве источника питательных веществ и энергии для микроорганизмов и их способностью к миграции [Gömöryová, 2008].

В целом активность каталазы во всех изучаемых почвах оценивается как очень слабая. Данный фермент выполняет в почвах детоксицирующую функцию, защищая не только клетки растений, но и почвенные микроорганизмы [Nelson, Cox, 2000]. Полученные данные могут указывать на негативное экологическое состояние исследуемых почв. С другой стороны, перекись водорода, которую расщепляет

каталаза, выделяется во время синтеза энергии в митохондриях живых организмов и зависит от интенсивности метаболизма организмов и их количества [Finkel, Holbrook, 2000]. Каталаза при отсутствии прямого токсического эффекта от загрязняющих веществ находится в равновесии с выделяемой перекисью водорода. Следовательно, ее низкая активность говорит о замедленном функционировании микробных и растительных сообществ, что может быть связано со снижением продуктивности растительных сообществ из-за осушения поймы.

Помимо видового состава растительности и содержания УОВ, на активность каталазы негативное влияние оказывает повышение кислотности почв, на что указывает Tan et al. [2014]. Так же, как у фосфатазы и уреазы, взаимосвязь каталазы с обменной кислотностью косвенно может указывать на значительную роль влажности в активности каталазы, о чем сообщают в своей работе Gömöryová et al. [2013]. Наличие достоверной значимой взаимосвязи между активностью фермента и обменными кальцием и магнием и повышение активности по мере утяжеления гранулометрического состава почв подтверждают мнение A. Borowik [Borowik et al., 2014], что повышение сорбционной емкости почв приводит к усилению каталазной активности.

Полифенолоксидаза и пероксидаза в научных работах, как правило, исследуются вместе, поскольку представляют собой две противоположные стороны одного процесса – образования гумуса. Влияние почвенных свойств на эти ферменты, несмотря на их важность, изучено слабо, так как они не стабильны в окружающей среде и характеризуются высокой пространственно-временной изменчивостью [Sinsabaugh, 2010]. Установлено только достоверное влияние УОВ и азота – положительное с полифенолоксидазой и отрицательное с пероксидазой. С повышением плодородия почвы возрастает активность полифенолоксидазы и снижается активность пероксидазы и наоборот [Чундерова, 1976; Brockett et al., 2012]. Для данных ферментов характерно повышение их активности с глубиной [Чундерова, 1976; Brockett et al., 2012]. Данное явление объяснил в своей работе Daradick [2007]. Стойкие соединения углерода, такие как ароматические кислоты и фенолы,

полученные из лигнина, активно аккумулируются на глинистых минералах. Они продуцируют полифенолоксидазу и пероксидазу и при этом являются мощными ингибиторами других ферментов. Поэтому активность гидролитических ферментов выше в органических горизонтах, а активность полифенолоксидазы и пероксидазы – в минеральных горизонтах.

В исследуемых почвах полифенолоксидаза и пероксидаза значимых достоверных взаимосвязей с УОВ не проявляют. Наблюдается тенденция к отрицательной взаимосвязи с УОВ у обоих ферментов во всех почвах, кроме Ал_{сл}, и при большей выборке она, вероятно, была бы значимой. Это противоречит положению, что у полифенолоксидазы сильная положительная связь с УОВ, но упоминания об этом факте в мировой литературе встречаются, например, у Zhao et al. [2018] в почвах рисовых полей.

Коэффициент интенсивности накопления гумуса часто используют для характеристики активности полифенолоксидазы и пероксидазы, и применительно к исследуемым пойменным почвам он варьируется от 25 до 44 (табл. 2). Четкие критерии для данного коэффициента отсутствуют, поэтому использованы данные Чундеровой А. И. [1976] для дерново-подзолистых почв. Так, почвы со значениями К от 6 до 27 % относятся к слабокультуренным, 11–39 % – среднекультуренным, 85–238 % – хорошо окультуренным и 135–410 % – высококультуренным. Следовательно, почвы поймы р. Зейя характеризуются средним уровнем плодородия с максимумом в почвах под пойменным лесом. На основе этих данных можно сказать, что процессы разрушения органического вещества в 2–3 раза превышают синтез вновь формируемого, что, вероятно, связано с оскудением растительного покрова и его ксерофитизацией вследствие осушения поймы [Старченко, 1990].

К другим коэффициентам, часто используемым для характеристики ферментативной активности, относятся индекс Шэннона или его нормированное значение – индекс Пиеллоу (E) и геометрическое среднее (GME) (см. табл. 2). Применительно к ферментам индекс Пиеллоу показывает, насколько разнообразно представлены определяемые виды ферментов в пределах определенного типа почв. Геометрическое среднее по смыслу похоже, но характеризует разнообразие ферментов количественно, и чем выше его значение, тем сильнее вариативность суммарной ферментативной активности. Наши данные показывают, что максимально разнообразные условия, способствующие активизации ферментов разных типов, формируются в лесных пойменных ландшафтах и в пределах прирусловой поймы, а минимальные – в ААл_д. Пойменные леса не пострадали от осушения поймы, так как изначально развивались на самых возвышенных участках поймы, затапливаемых только в период катастрофических паводков. А после зарегулирования реки Зейской ГЭС площадь лесов только расширяется [Никитина, 2021]. Аллювиальные слоистые почвы находятся на начальной стадии эволюционного развития, и в них сохранились запасы минеральных веществ. Почвенные минералы, подвергаясь внутрпочвенному выветриванию, высвобождают питательные вещества, обеспечивая лучшее питание растений и микробов в сравнении с почвами центральной поймы. Также Ал_{сл}, находящимся на начальной стадии почвообразования, проще было перестроиться под изменившиеся условия, чем сформированным Ал_д. Но низкое содержание УОВ в Ал_{сл} лимитирует ферментативную активность, и несмотря на высокое разнообразие средняя активность ферментов ниже, чем в других почвах. В ААл_д влияние сельскохозяйственной деятельности привело к го-

Т а б л и ц а 2
Коэффициенты ферментативной активности

Индекс	Тип почвы				
	Ал _{сл}	Ал _д	ААл _д	Ал _{тг}	Рж
E	0,42	0,38	0,37	0,37	0,46
GME	59,6	31,3	18,0	46,8	90,1
K, %	32,0	30,3	35,1	31,4	41,4

могенизации почвенных свойств как в латеральном, так и в радиальном направлении, что сузило интервал оптимальных параметров для широкого видового и количественного разнообразия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка экологического состояния почв поймы р. Зeya в условиях длительного регулирования речного стока показала, что фермент фосфатазу использовать как индикатор целесообразно. В условиях сильного влияния внешних почво- и средообразующих факторов он не способен отражать реальную обеспеченность почв запасами фосфора, как говорится об этом в мировой литературе. Использование уреазы, каталазы, полифенолоксидазы и пероксидазы более эффективно, так как они хорошо характеризуют запасы УОВ и его качество, видовой состав растительных сообществ и в целом экологическое состояние почв как среды обитания бактериальных сообществ.

В целом, низкая активность ферментов в почвенном покрове поймы р. Зeya показывает негативное влияние длительного регулирования речного стока. Лишившись источника аллохтонного вещества и избыточной влаги, продуктивность пойменных почв значительно снизилась и не восстановилась даже спустя более 40 лет. В почвенной структуре сильнее всего пострадали серогумусовые почвы, которые к тому же служат основным объектом сельскохозяйственного использования, что ускоряет их деградацию. Наиболее оптимальным уровнем ферментативной активности и разнообразием ферментов на данный момент обладают ржавоземы остаточно-аллювиальные под пойменным лесом, которые в незарегулированных условиях по биологическому потенциалу обычно уступают серогумусовым почвам.

ЛИТЕРАТУРА

Городничев Р. М., Пестрякова Л. А., Ушницкая Л. А., Левина С. Н., Давыдова П. В. Методы экологических исследований. Основы статистической обработки данных. Якутск: Изд. дом СВФУ, 2019. 94 с.

Гусев М. Н. Особенности динамики современных русловых процессов реки Зeya в ее среднем и нижнем течении // География и природ. ресурсы. 1990. № 1. С. 82–92.

Гусев М. Н. Морфодинамика днища долины Верхнего Амура. Владивосток: Дальнаука, 2002. 232 с.

Звягинцев Д. Г. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых ее показателей // Почвоведение. 1978. № 6. С. 48–54.

Кузьмина Ж. В. Последствия изменения режима речного стока для пойменных экосистем при создании малых (низконапорных) гидротехнических сооружений // Оценка влияния изменения режима вод суши на наземные экосистемы / под ред. Н. М. Новикова. М.: Наука, 2005. С. 134–163.

Кузьмина Ж. В., Трешкин С. Е., Шинкаренко С. С. Влияние зарегулирования речного стока и изменений климата на динамику наземных экосистем Нижней Волги // Аридные экосистемы. 2018. Т. 24, № 4 (77). С. 3–18.

Мартынов А. В. Структура и свойства почвенного покрова поймы среднего течения р. Зeya в условиях регулируемого стока // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион: Естественные науки. 2010. № 6. С. 111–116.

Мартынов А. В. Влияние регулирования речного стока на почвенный покров пойм крупных рек Зейско-Селемджинской равнины // Вестн. Сев.-Вост. науч. центра ДВО РАН. 2016. № 4. С. 40–51.

Мартынов А. В. Подвижные формы фосфора в пойменных катенах реки Амур // Бюл. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. 2021. Т. 107. С. 61–91.

Муртазина С. Г., Гайсин И. А., Муртазин М. Г. Практикум по почвоведению. Казань: Казан. гос. с.-х. академия, 2006. 225 с.

Никитина О. И. Влияние регулирования стока на водные экосистемы бассейна Амура и меры по их сохранению: дис. ... канд. геогр. наук. М., 2021. 147 с.

Новицкий М. В., Чернов Д. В., Назаров А. В., Мельников С. П., Баева Н. Н., Лаврищев А. В., Донских И. Н. Лабораторно-практические занятия по почвоведению. СПб.: Изд-во "Проспект Науки", 2009. 320 с.

Серая Г. П., Шубин Ф. М. Особенности роста и развития пионерных растений при выращивании их на каменноугольной золе // Растения и промышл. среда. 1976. № 4. С. 56–62.

Старченко В. М. Флора лугов в бьефах Зейского водохранилища // Экологические последствия строительства Зейской ГЭС / под ред. В. И. Готванский. Благовещенск, 1990. С. 188–243.

Хазиев Ф. Х. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука, 1982. 203 с.

Хазиев Ф. Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.

Хазиев Ф. Х., Хабиров И. К., Агафарова Я. М. Экологический анализ биохимических процессов в пойменных и осушенных почвах // Почвоведение. 1983. № 5. С. 80–85.

Чундерова А. И. Активность полифенолоксидазы и пероксидазы в дерново-подзолистых почвах // Почвоведение. 1970. № 7. С. 22–28.

Чундерова А. И. Биохимическая деятельность микрофлоры и плодородие почвы // Агрономическая микробиология / под ред. Г. С. Муромцева. Ленинград: Колос, 1976. С. 47–82.

Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

Щербакова Т. А. Ферментативная активность почв и трансформация органического вещества. Минск: Наука и техника, 1983. 222 с.

- Яковлева О. В. Фитотоксичность ионов алюминия // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 2018. Т. 179. № 3. С. 315–331.
- Acosta-Martínez V., Tabatabai M. Enzyme activities in a limed agricultural soil // *Biol. Fertil. Soils*. 2000. Vol. 31. P. 85–91.
- Adetunji A. T., Lewu F. B., Mulidzi R., Ncube B. The biological activities of β -glucosidase, phosphatase and urease as soil quality indicators: a review // *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2017. Vol. 17. P. 794–807.
- Alef K., Nannipieri P. *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, 1995.
- Ali R. S., Ingwersen J., Demyan M. S., Funkuin Y. N., Wizemann H. D., Kandeler E., Poll C. Modelling in situ activities of enzymes as a tool to explain seasonal variation of soil respiration from agro-ecosystems // *Soil Biol. Biochem.* 2015. Vol. 81. P. 291–303.
- Amoros C., Bornette G. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplain // *Freshwater Biol.* 2002. Vol. 47. P. 761–776.
- Aon M. A., Colaneri A. C. II Temporal and spatial evolution of enzymatic activities and physico-chemical properties in an agricultural soil // *Appl. Soil Ecol.* 2001. Vol. 18. P. 255–270.
- Baldwin D. S., Mitchell A. M. The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: A synthesis // *River Research and Applicat.* 2000. Vol. 16. P. 457–467.
- Banerjee A., Sanyal S., Sen S. Soil phosphatase activity of agricultural land: A possible index of soil fertility // *Agricult. Sci. Res. J.* 2012. Vol. 2. P. 412–419.
- Bardgett R. D., Mawdsley J., Edwards S., Hobbs P. J., Rodwell J. S., Davies W. J. Plant species effects on soil biological properties of temperate upland grasslands // *Functional Ecol.* 1999. Vol. 13. P. 650–660.
- Bartkowiak A., Lemanowicz J. Effect of forest fire on changes in the content of total and available forms of selected heavy metals and catalase activity in soil // *Soil Sci. Ann.* 2017. Vol. 68 (3). P. 140–148.
- Bartosz A., Veikko K., Aino S. Polyphenol oxidase, tannase and proteolytic activity in relation to tannin concentration in the soil organic horizon under silver birch and Norway spruce // *Soil Biol. Biochem.* 2009. Vol. 41. P. 2085–2093.
- Blonska E., Lasota J. Biological and biochemical properties in evaluation of forest soil quality // *Folia Forestalia Polonica*. 2014. Vol. 56. P. 23–29.
- Borowik A., Wyszowska J., Kucharski M., Kucharski J. Resistance of dehydrogenases, catalase, urease and plants to soil contamination with zinc // *J. Elementol.* 2014. Vol. 19 (4). P. 929–936.
- Breulmann M., Schulz E., Weisshuhn K., Buscot F. Impact of the plant community composition on labile soil organic carbon, soil microbial activity and community structure in semi-natural grassland ecosystems of different productivity // *Plant Soil*. 2012. Vol. 352 (1-2). P. 253–265.
- Brockett B. F. T., Prescott C. E., Grayston S. J. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada // *Soil Biol. Biochem.* 2012. Vol. 44 (1). P. 9–20.
- Brzezińska M., Stępniewska Z., Stępniewski W. Dehydrogenase and catalase activity of soil irrigated with municipal wastewater // *Pol. J. Environ. Stud.* 2001. Vol. 10 (5). C. 307–311.
- 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. Vol. 58. P. 216–234.
- Condrón L. M., Turner B. L., Cade-Menun B. J., Sims J., Sharpley A. Chemistry and dynamics of soil organic phosphorus // *Phosphorus: Agriculture and the environment* / Eds: J. T. Sims, A. N. Sharpley. 2005. P. 87–121.
- Corstanje R., Schulin R., Lark R. Scale dependent relationships between soil organic carbon and urease activity // *Eur. J. Soil Sci.* 2007. Vol. 58. P. 1087–1095.
- Daradick S. *Soil Microbial Enzyme Activity and Nutrient Availability in Response to Green Tree Retention Harvesting in Coastal British Columbia*. Canada. Vancouver: University of British Columbia, 2007. 64 p.
- Das S. K., Varma A. Role of enzymes in maintaining soil health // *Soil enzymology* / Eds.: G. Shukla, A. Varma. Springer, 2010. 25–42 p.
- de Barros J. A., de Medeiros E. V., da Costa D. P., Duda G. P., de Sousa Lima J. R., dos Santos U. J., Antonino A. C., Hammecker C. Human disturbance affects enzyme activity, microbial biomass and organic carbon in tropical dry sub-humid pasture and forest soils // *Arch. Agronomy and Soil Sci.* 2020. Vol. 66 (4). P. 458–472.
- dos Santos Teixeira A. F., Silva S. H., Soares de C. T., Silva A. O., Azarias G. A., de Souza Moreira F. M. Soil physicochemical properties and terrain information predict soil enzymes activity in phytophysiognomies of the quadrilátero ferrífero region in Brazil // *Catena*. 2021. Vol. 199. P. 105083.
- Dynesius M., Nilsson C. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world // *Science*. 1994. Vol. 266. P. 753–762.
- Erman J. E., Vitello L. B. Yeast cytochrome c peroxidase: mechanistic studies via protein engineering // *Biochim. Biophys. Acta*. 2002. Vol. 1597. P. 193–220.
- Esimbekovaa E. N., Torgashinaa I. G., Kalyabinaa V. P., Kratasyuka V. A. *Enzymatic Biotesting: Scientific Basis and Application* // *Contemporary Problems of Ecology*. 2021. Vol. 14 (3). P. 290–304.
- Fekete I., Lajtha K., Kotrocó Z., Várbíró G., Varga C., Tóth J. A., Demeter I., Veperdi G., Berki I. Long term effects of climate change on carbon storage and tree species composition in a dry deciduous forest // *Glob. Chang. Biol.* 2017. Vol. 23 (8). P. 3154–3168.
- Finkel T., Holbrook N. J. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing // *Nature*. 2000. Vol. 408 (6809). P. 239–247.
- Follmer C. Insights into the role and structure of plant ureases // *Phytochemistry*. 2008. Vol. 69. P. 18–28.
- George T. S., Gregory P. J., Wood M. K., Read D. B., Buresh R. J. Phosphatase activity and organic acids in the rhizosphere of potential agroforestry species and maize // *Soil Biol. Biochem.* 2002. Vol. 34. P. 1487–1494.
- Gianfreda L., Bollag J. M. Influence of natural and anthropogenic factors on enzyme activity in soil // *Soil Biochemistry* / Eds.: G. Stotzky, J. M. Bollag. New York: Marcel Dekker, 1996. P. 123–193.
- Gömöryová E. The diversity of soil microorganisms // *The soil conditions of the day* / Eds.: J. Kobz. Slovakia: Research Institute for Soil Science, 2008. P. 155–160.
- Gömöryová E., Střelcová K., Škvarenina J., Gömöry D. Responses of soil microorganisms and water content in

- forest floor horizons to environmental factors // *Eur. J. Soil Biol.* 2013. Vol. 55. P. 71–76.
- Hobbie S. E. Effects of plant species on nutrient cycling // *Trends in Ecol. and Evolut.* 1992. Vol. 7. P. 336–339.
- Huang N., Wang Z., Liu D., Niu Z. Selecting Sites for Converting Farmlands to Wetlands in the Sanjiang Plain, Northeast China, Based on Remote Sensing and GIS // *Environmental Management*. 2010. Vol. 46. P. 790–800.
- Huličová P., Fazekašová D., Fazekaš J. Impact of flooding on soil enzyme activity in environmentally sensitive areas // *Carpat. J. Earth and Environ. Sci.* 2018. Vol. 13 (2). P. 567–574.
- Johnson S. C., Yang M. P., Murthy P. N. Heterologous expression and functional characterization of a plant alkaline phytase in *Pichia pastoris* // *Protein Express Purif.* 2010. Vol. 74. P. 196–203.
- Kai M., Takazumi K., Adachi H., Wasaki J., Shinano T., Osaki M. Cloning and characterization of four phosphate transporter cDNAs in tobacco // *Plant Sci.* 2002. Vol. 163. P. 837–846.
- Kalembasa S., Symanowicz B. Enzymatic activity of soil after applying various waste organic materials, ash, and mineral fertilizers // *Polish J. Environ. Stud.* 2012. Vol. 21. P. 1635–1641.
- Kang H., Stanley E. H. Effects of levees on soil microbial activity in a large river floodplain // *River Res. Applic.* 2005. Vol. 21. P. 19–25.
- Kazeev K. S., Trushkov A. V., Odabashyan M. Y., Kolesnikov S. I. Postagrogenic changes in the enzyme activity and organic carbon content in chernozem during the first three years of fallow regime // *Euras. Soil Sci.* 2020. Vol. 53 (7). P. 995–1003.
- Kourtev P. S., Ehrenfeld J. G., Haggbloom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil // *Ecology*. 2002. Vol. 83. P. 3152–3166.
- Kuscu I. S. K., Cetin M., Yiğit N., Savaci G., Sevik H. Relationship between Enzyme Activity (Urease-Catalase) and Nutrient Element in Soil Use // *Pol. J. Environ. Stud.* 2018. Vol. 27 (5). P. 2107–2112.
- Lagomarsino A., Benedetti A. M., Marinari S., Pompili L., Moscatelli M. C., Roggero P. P., Lai R., Ledda L., Grego S. Soil organic C variability and microbial functions in a Mediterranean agro-forest ecosystem // *Biol. Fertility of Soils*. 2011. Vol. 47 (3). C. 283–291.
- Lair G. J., Zehetner F., Fiebig M., Gerzabek M. H., van Gestel C. A., Hein T., Hohensinner S., Hsu P., Jones K. C., Jordan G., Koelmans A. A., Poot A., Slijkerman D., Totsche K. U., Bondar-Kunze E., Barth J. A. How do long-term development and periodical changes of river–floodplain systems affect the fate of contaminants? Results from European rivers // *Environ. Pollut.* 2009. Vol. 157. P. 3336–3346.
- Landi L., Valori F., Ascher J., Renella G., Falchini L., Nannipieri P. Root exudate effects on the bacterial communities, CO₂ evolution, nitrogen transformations and ATP content of rhizosphere and bulk soils // *Soil Biol. Biochem.* 2006. Vol. 38. P. 509–516.
- Machuca A., Cuba-Díaz M., Córdova C. Enzymes in the rhizosphere of plants growing in the vicinity of the Polish Arctowski Antarctic Station // *J. Soil Sci. and Plant Nutrition*. 2015. Vol. 15. P. 833–838.
- Manzoni S., Schimel J. P., Porporato A. M. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis // *Ecology*. 2012. Vol. 93. P. 930–938.
- Maphuhla N. G., Lewu F. B., Oyedeji O. O. The effects of physicochemical parameters on analysed soil enzyme activity from Alice landfill site // *Int. J. Environ. Res. and Public Health*. 2021. Vol. 18 (1). C. 221.
- Margalef O., Sardans J., Fernández-Martínez M., Molowny-Horas R., Janssens I. A., Ciais P., Goll D. S., Richter A., Obersteiner M., Asensio D., Peñuelas J. Global patterns of phosphatase activity in natural soils // *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7 (1). C. 1–13.
- Mayor A. G., Goiran S. B., Vallejo V. R., Bautista S. Variation in soil enzyme activity as a function of vegetation amount, type, and spatial structure in fire-prone Mediterranean shrublands // *Sci. Total Environ.* 2016. Vol. 573. P. 1209–1216.
- Meysner T., Szajdak L., Ku J. Impact of the farming systems on the content of biologically active substances and the forms of nitrogen in the soils // *Agr. Res.* 2006. Vol. 4. P. 531–542.
- Mobley H., Island M. D., Hausinger R. P. Molecular biology of microbial ureases // *Microbiol. Reviews*. 1995. Vol. 59. P. 451–480.
- 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. Vol. 157. P. 407–414.
- Mohammadi K. Soil microbial activity and biomass as influenced by tillage and fertilization in wheat production // *American-Eurasian J. Agr. & Environ. Sci. Deira*. 2011. Vol. 10. P. 330–337.
- Motta P. E. F., Curi N., Siqueira J. O., Rajj B. van, Furtini N. A. E., Lima J. M. Adsorption and forms of phosphorus in latosols: influence of mineralogy and use // *Rev. Bras. Ciencia do Solo*. 2002. Vol. 26. P. 349–359.
- Nannipieri P., Kandeler E., Ruggiero P. Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil. In *Enzymes in the Environment: Activity, Ecology and Applications* / Eds.: Richard G. B., Richard P. D. Boca Raton: CRC Press. 2002. P. 1–34.
- Nannipieri P., Giagnoni L., Landi L., Renella G. Role of phosphatase enzymes in soil. In *Phosphorus in action* / Ed. E. Bünemann. Springer, 2011. P. 215–243.
- Nelson D. L., Cox M. M. Principles of biochemistry. London: Macmillan Press, 2000.
- Nilsson C., Reidy C. A., Dynesius M., Revenga C. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems // *Science*. 2005. Vol. 308. P. 405–408.
- Passardi F., Bakalovic N., Teixeira F. K., Margis-Pinheiro M., Penel C., Dunand C. Prokaryotic origins of the non-animal peroxidase superfamily and organelle-mediated transmission to eukaryotes // *Genomics*. 2007. Vol. 89. P. 567–579.
- Paul E. A. Soil microbiology, ecology, and biochemistry. Oxford: Academic Press, 2007. 532 p.
- Paz-Ferreiro J., Gasco G. R., Gutiérrez B., Méndez A. Soil biochemical activities and the geometric mean of enzyme activities after application of sewage sludge and sewage sludge biochar to soil // *Biol. and Fertility of Soils*. 2012. Vol. 48 (5). C. 511–517.
- Pinay G., Clement J. C., Naiman R. J. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes on nitrogen cycling in fluvial systems // *Environ. Management*. 2002. Vol. 30. P. 481–491.
- Piotrowska-Długosz A., Charzynski P. The impact of the soil sealing degree on microbial biomass, enzymatic activity, and physicochemical properties in the ekranic

- technosols of Toruń (Poland) // *J. Soils and Sediments*. 2015. Vol. 15. P. 47–59.
- Raiesi F., Beheshti A. Microbiological indicators of soil quality and degradation following conversion of native forests to continuous croplands // *Ecol. Indic.* 2015. Vol. 50. P. 173–185.
- Rejsek K., Vranova V., Pavelka M., Formanek P. Acid phosphomonoesterase (E.C.3.1.3.2) location in soil // *J. Plant. Nutr. Soil Sci.* 2012. Vol. 175. P. 196–211.
- Sardans J., Penuelas J. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest // *Soil Biol. Biochem.* 2005. Vol. 37. P. 455–461.
- Shiyin L., Lixiao N., Panying P., Cheng S. P., Liansheng W. Effects of pesticides and their hydrolysates on catalase activity in soil // *Bull. of Environmental Contamination and Toxicol.* 2004. Vol. 72. P. 600–606.
- Sinsabaugh R. L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil // *Soil Biol. Biochem.* 2010. Vol. 42. P. 391–404.
- Spohn M., Kuzyakov Y. Phosphorus mineralization can be driven by microbial need for carbon // *Soil Biol. Biochem.* 2013. Vol. 61. P. 69–75.
- Tan X., Xie B., Wang J., He W., Wang X., Wei G. County-scale spatial distribution of soil enzyme activities and enzyme activity indices in agricultural land: implications for soil quality assessment // *Sci. World J.* 2014. ID535768.
- Tarafdar J. C., Claassen N. Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases // *Biol Fertil Soils*. 1988. Vol. 5. P. 308–312.
- Teixeira A. F. S et al. Soil physicochemical properties and terrain information predict soil enzymes activity in phytophysionomies of the quadrilátero ferrífero region in Brazil // *Catena*. 2021. Vol. 199. P. 105083.
- Thoms M. C. Floodplain-river ecosystems: lateral connections and the implications of human interference // *Geomorphology*. 2003. Vol. 56. P. 335–349.
- Trasar-Cepeda C., Leiros M. C., Gil-Stores F. Hydrolytic enzyme activities in-agricultural and forest soils. Some implications for their use as indicators of soil quality // *Soil Biol. Biochem.* 2008. Vol. 40. P. 2146–2155.
- Trasar-Cepeda C., Leiros M. C., Seoane S., Gil-Sotres F. Limitations of soil enzymes as indicators of soil pollution // *Soil Biology & Biochemistry*. 2000. Vol. 32. P. 1867–1875.
- Unger I. M., Kennedy A. C., Muzika R. M. Flooding effects on soil microbial communities // *Appl. Soil Ecol.* 2009. Vol. 2. P. 1–8.
- Valet H. M., Baker M. A., Morrice J. A., Crawford C. S., Molles M. C., Dahm C. N., Moyer D. L., Thibault J. R., Ellis L. M. Biogeochemical and metabolic responses to the flood pulse in a semiarid floodplain // *Ecology*. 2005. Vol. 86. P. 220–234.
- Wang B., Xue S., Liu G., Zhang G., Li G., Ren Z. Changes in soil nutrient and enzyme activities under different vegetations in the Loess Plateau area, Northwest China // *Catena*. 2012. Vol. 92. P. 186–195.
- Wang P., Wang Y., Wu Q. S. Effect of soil tillage and planting grass on arbuscular mycorrhizal fungal propagules and soil properties in citrus orchards in southeast China // *Soil Tillage Res.* 2016. Vol. 155. P. 54–61.
- Wei D., Jin-liang Z., Yan H. Total N, total P and organic matters content in floodplain soils of Xianghai Nature Reserve // *J. Geogr. Sci.* 2002. Vol. 12 (1). P. 58–64.
- Wu J., Wang H., Li G., Ma W., Wu J., Gong Y., Xu G. Vegetation degradation impacts soil nutrients and enzyme activities in wet meadow on the Qinghai-Tibet Plateau // *Sci. Rep.* 2020. Vol. 10 (1). P. 1–17.
- Xun W., Huang T., Zhao J., Ran W., Wang B., Shen Q., Zhang R. Environmental conditions rather than microbial inoculum composition determine the bacterial composition, microbial biomass and enzymatic activity of reconstructed soil microbial communities // *Soil Biol. Biochem.* 2015. Vol. 90. P. 10–18.
- Yang Z. X., Liu S. Q., Zheng D. W., Feng S. D. Effects of cadmium, zinc and lead on soil enzyme activities // *J. Environ. Sci.* 2006. Vol. 18. P. 1135–1141.
- Yao X. H., Min H., Lu Z. H., Yuan H. Influence of Acetamipri on soil enzymatic activities and respiration // *Eur. J. Soil Biol.* 2006. Vol. 42. P. 120–126.
- Zantua M., Bremner J. M. Stability of urease in soil // *Soil Biol. Biochem.* 1977. Vol. 9. P. 135–140.
- Zhao Q., Tang J., Li Z., Yang W., Duan Y. The influence of soil physico-chemical properties and enzyme activities on soil quality of saline-alkali agroecosystems in western Jilin Province, China // *Sustainability*. 2018. Vol. 10 (5). P. 1529.
- Zocatelli R., Moreira-Turcq P., Bernardes M. C., Turcq B., Cordeiro R. C., Gogo S., Disnar J. R., Boussafir M. Sedimentary evidence of soil organic matter input to the Curuai Amazonian floodplain // *Organic Geochemistry*. 2013. Vol. 63. P. 40–47.

Enzyme activity as an indicator of the ecological state of alluvial soils (on the example of the Zeya river)

A. V. MARTYNOV¹, O. A. PILETSKAYA²

¹*Institute of Geology and Nature Management, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences
675000, Blagoveshchensk, Relochny lane, 1
E-mail: lexxm@ascnet.ru*

²*Far Eastern State Agrarian University
675005, Blagoveshchensk, Politechnicheskaya str., 86
E-mail: olgapiletskaya1988@gmail.com*

Regulation of river flow due to the construction of hydroelectric power plants and dams leads to a significant transformation of floodplain ecosystems and their components downstream. One of the ways to assess the ecological state of natural landscapes is to determine the enzymatic activity. At the same time, there is undeservedly little data in the world literature on the activity of enzymes in floodplain landscapes, not only disturbed but also natural. This fact is associated with difficulties in the study of floodplain areas, highly dynamic natural objects with a strong variation of properties and parameters in space and time. With this work, we partially fill this gap by showing whether the activity of enzymes can be used to assess the ecological state of floodplain soils with long-term regulation of river flow. As an example, the Zeya River has been regulated by the Zeya hydroelectric power station since 1975. We determined the activity of enzymes (phosphatases, ureases, catalases, polyphenol oxidases and peroxidases) in five types of floodplain landscapes: meadow on the riverine floodplain; meadow, arable land and forest on the central floodplain; swamp in the near-red depression. High activity of phosphatase (max. up to 10 mg/g), and low activity of urease (max. up to 0.55 mg/g) and catalase (max. up to 0.55 g/cm³) were found. The activity of polyphenol oxidase (max. up to 85 mg/100 g) and peroxidase (max. up to 290 mg/100 g) expressed through the humus accumulation coefficient (max. 41 %) indicates the average level of soil fertility of the floodplain. The diversity of enzymes was evaluated using the Pielow index and geometric mean. It was determined that under conditions of long-term regulation, the best indicators of enzymatic activity are characteristic of soils under floodplain forest, the minimum – for arable soils. A single soil parameter that would reliably affect all enzymes has not been identified. Phosphatase, urease and catalase exhibit significant positive relationships with H & Al. Strong positive relationships of catalase with organic matter and negative with pH. The data obtained allow us to state that long-term regulation of river flow leads to a decrease in the activity and diversity of enzymes.

Key words: alluvial soils, floodplains, enzymes, phosphatase, urease, catalase, peroxidase, polyphenol oxidase, flow regulation, Zeya hydroelectric power plant.