

## RESEARCH ARTICLES

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ ПОСТПИРОГЕННЫХ ПОЧВ  
ЗАПОВЕДНИКА «УТРИШ» (РОССИЯ) НА РАННИХ СТАДИЯХ СУКЦЕССИИВ. В. Вилкова<sup>ID</sup>, К. Ш. Казеев\*<sup>ID</sup>, Д. А. Привизенцева,  
М. С. Нижельский, С. И. Колесников<sup>ID</sup>*Южный федеральный университет, Россия*  
*\*e-mail: kamil\_kazeev@mail.ru*

Поступила: 23.01.2023. Исправлена: 03.04.2023. Принята к опубликованию: 18.04.2023.

В связи с увеличивающейся частотой пожаров изучение влияния пирогенного фактора на состояние лесных экосистем становится все более актуальной темой исследований для ученых во всем мире. Особый интерес изучения вызывает не только прямое воздействие пожара, но и косвенное, проявляющееся на ранних стадиях сукцессии. Исследования проведены на территории заповедника «Утриш» (Россия), расположенного на полуострове Абрау в северо-западной части Черноморского побережья Западного Кавказа. Территория заповедника «Утриш» сходна со всей зоной средиземноморского климата и представляет особый интерес изучения не только за счет произрастания уникальных можжевельно-фисташковых редколесий, но и за счет распространения редких для России коричневых почв (Cambisols). В результате пожара 2020 г. было уничтожено 4800 деревьев; значительно изменились биологические свойства коричневых почв, что привело к нарушению их экологических функций. Изменения свойств почв в первые несколько лет после пирогенного воздействия изучены в недостаточной мере по сравнению с долгосрочными изменениями. Целью исследования является изучение активности почвенных ферментов из класса оксидаз и гидролаз на территории заповедника «Утриш» сразу после пожара, спустя один год и спустя два года. В ходе проведения полевых исследований было заложено девять мониторинговых площадок по три площадки для слабой, средней и сильной степени повреждения огнем. За время исследования отобран 81 почвенный образец, по три индивидуальных образца с каждой мониторинговой площадки. Были исследованы следующие ферменты: каталаза, пероксидаза, инвертаза, уреазы, фосфатаза. Для оценки экологического состояния почв рассчитан интегральный показатель биологического состояния (ИПБС), и определено содержание органического углерода. Полученные результаты сравнивали с контрольными значениями, характерными для фоновой территории леса. Проведен корреляционный и факторный анализ. Рассчитан U-критерий Манна-Уитни для оценки достоверности полученных данных. Реакция ферментов зависит от вида фермента и степени повреждения огнем. Сразу после пожара в 2020 г. установлено значительное уменьшение активности каталазы, уреазы и инвертазы для слабой, средней и сильной степени повреждения в среднем на 53%. Активность фосфатазы достоверно не изменилась; активность пероксидазы, наоборот, повысилась в среднем на 47%; при этом чем сильнее воздействие, тем выше активность фермента. В 2020 г. экологическое состояние почв определено как неблагоприятное, ИПБС снижен до 82–90%. В 2021 г. для слабой степени пирогенного повреждения почв отмечено увеличение активности каталазы, инвертазы, уреазы, фосфатазы в среднем на 31%. Для постпирогенных почв со средним и сильным повреждением отмечено снижение активности исследуемых ферментов, но в меньшей степени, чем в 2020 г. Активность каталазы и уреазы снижена для всех исследуемых воздействий в среднем на 47%. Активность пероксидазы и фосфатазы выше относительно контрольных значений на 55%. Для слабой степени повреждения установлено снижение активности фосфатазы на 16%. Спустя два года после пожара экологическое состояние почв констатировано как неблагоприятное, ИПБС снижен до 89%. Однако показано, что ферменты из класса гидролаз спустя два года ближе к контрольным значениям, чем оксидазы. Понимание взаимосвязи между характером повреждения и реакцией компонентов экосистем, например, почвы, позволит в дальнейшем прогнозировать реакцию экосистем после лесных пожаров.

**Ключевые слова:** биодиагностика, биологические свойства почв, биомониторинг, гидролазы, коричневые почвы, лесные пожары, оксидазы, органический углерод

**Введение**

Продолжительные периоды летней засухи приводят к значительному увеличению количества лесных пожаров (Lindner et al., 2010). Ежегодно по всему миру происходят десятки тысяч пожаров. По данным ИСДМ-Рослесхоз, только за 2022 г. на территории России площадь, пройденная огнем, составила 130 000 км<sup>2</sup>

(ИСДМ-Рослесхоз, 2022). Пожары – это не только большая угроза для лесов и биологического разнообразия, но и источник эмиссии диоксида углерода. Ежегодно на всех континентах планеты в результате лесных пожаров в атмосферу выбрасывается большое количество CO<sub>2</sub>, что примерно в три раза больше, чем лес может поглотить (Плотникова и др., 2021). Эмиссия ди-

оксида углерода включает в себя как пожарную эмиссию, так и послепожарную. Несомненно, на площади сгоревших лесов углекислый газ продолжает выделяться и после пожара при гниении и разложении поврежденных деревьев. К тому же углекислый газ вносит основной вклад в повышение концентрации парниковых газов в атмосфере, что считают одной из главных причин глобального потепления (Oertel et al., 2016).

Распространение пожаров носит комплексный характер, включающий три фактора: метеорологические условия (продолжительность засухи и скорость ветрового потока), запасы и состояние лесных горючих материалов (тип леса и возрастная структура древостоя) и рельеф (расчлененность и крутизна склона) (Харитоновна, Харитоновна, 2021). Лесные пожары вносят основной вклад в динамику и формирование растительных сообществ, лесных экосистем и ландшафтов. Однако нельзя не отметить тот факт, что лесные пожары необходимы для долгосрочного функционирования лесных биомов, почвообразования и способствуют возобновлению лесов в лесной зоне России (Aleinikov, 2019; Galaktionova & Vasilchenko, 2019). После пирогенного воздействия круговорот питательных веществ, а также химические, физические и биологические свойства почв претерпевают значительные изменения (Kazeev et al., 2020); к тому же возрастает скорость поверхностного стока и эрозии (Shakesby, 2011). Пожар может существенно изменить направление почвообразования, привести к заболачиванию равнинных территорий, образованию каменных россыпей в горах или может лишь усилить те процессы, которые протекали в почве и ранее. Поэтому в зависимости от характера и силы самого воздействия и параметров почвы связь «пожар – почва» может обнаружиться более или менее четко или не проявиться совсем (Сапожников и др., 2001). Изменения, затрагивающие свойства почв и напочвенных растительных сообществ, требуют особого изучения в зависимости от степени повреждения огнем и стадии постпирогенной сукцессии. Для изучения скорости восстановления биологических свойств почв необходим длительный мониторинг нарушенных территорий. По результатам многих исследований почв спустя десятилетия после воздействия огня отмечены изменения эдафических свойств, состава микробных сообществ и связанных с ними почвенных ферментов (Treseder et al., 2004; Holden et al., 2013; Вилкова и др., 2021), в то время как ранние стадии сукцессии остаются менее изученными.

Почвенные ферменты играют важную роль в биохимических циклах круговорота веществ в экосистемах (Tabatabai, 1994; Kandeler et al., 1999; Sinsabaugh et al., 2002; Казеев и др., 2016). Реакции почвенных ферментов на естественные и антропогенные факторы наблюдаются быстрее, чем других свойств почв. Поэтому активность ферментов почв считается наиболее чувствительным индикатором для оценки качества почвы на ранних этапах нарушений (Theriot et al., 2013). Некоторые внеклеточные, внутриклеточные и почвенные ферменты обладают термостабильностью. Ферменты, адсорбированные на твердой поверхности почвенных коллоидов, менее склонны к денатурации (Dadwal et al., 2021). Чистые свободные ферменты частично инактивируются при температуре около 60°C, внутриклеточные ферменты полностью инактивируются уже при 60–80°C, а активность почвенных ферментов постепенно снижается и частично сохраняется даже после нагревания до 140–180°C. Температура, в которой постоянно существует почва, влияет на температурный оптимум ферментов. Так, ферменты, вырабатываемые микроорганизмами в холодном климате, имеют более низкие температурные оптимумы (Feller, 2003). Термическая денатурация зависит от продолжительности воздействия. К тому же для фермента термин «оптимальная температура» не имеет реального значения, если не фиксировать продолжительность воздействия этой температуры (Robinson, 2015). Однако при совершенно очевидном ингибирующем воздействии физического фактора на ферментативную активность в литературе встречаются данные о стимулирующем влиянии огня на некоторые ферменты почв (Sorokin & Afanasova, 2012; Alcáñiz et al., 2016; Vilkova et al., 2022). В других работах отмечено незначительное влияние лесных пожаров на биологические свойства почв после низкоинтенсивных пожаров (Verma & Jayakumar, 2012; Catalanotti et al., 2018), что связано с исследованием только верхних почвенных слоев на небольшой площади нарушенных участков.

Цель исследования состоит в изучении активности ферментов почв заповедника «Утриш» (Россия) на ранних стадиях сукцессии. Для достижения поставленной цели решены следующие задачи: изучить, как пирогенный фактор влияет на активность ферментов, стимулирует или ингибирует их активность; ферменты каких классов (оксидазы или гидролазы) более чувствительны к воздействию пирогенного фактора.

## Материал и методы

### Полевые исследования

Объектом исследования послужил государственный природный заповедник «Утриш», расположенный на полуострове Абрау. Рельеф исследуемой территории низкогорный, состоящий из невысоких хребтов с разной крутизной склонов, абсолютными высотами чуть более 500 м н.у.м., расчлененный узкими межхребтовыми понижениями. Ландшафты в данном районе характеризуются преобладанием низкогорных и предгорных ландшафтов лесного типа. Климат умеренно-теплый: довольно жаркое сухое лето и относительно теплая зима без устойчивого снежного покрова (Петрушина, Мерекалова, 2017). Уникальные экосистемы заповедника «Утриш» представлены сухими восточно-средиземноморскими субтропиками с большим числом эндемиков и реликтов (Иваненко, 2014). Почвенный покров представлен разновидностями коричневых, луговато-коричневых и аллювиально-луговых почв, Cambisols, Fluvisols по WRB (IUSS Working Group WRB, 2015). Чаще всего на территории заповедника «Утриш» встречаются выщелоченные разновидности коричневых почв, почвенный профиль которых полностью освобожден от карбонатов кальция. Они формируются в увлажненных повышенных местах, выше 200–250 м н.у.м., на некарбонатных плотных породах, реже на элювии окарибонированных песчаников (Казеев и др., 2013). При этом большинство почв относят к неполноразвитым родам коричневых почв по причине их формирования на плотных породах разного состава. В связи с этим коричневые почвы отличаются высокой степенью скелетности, то есть содержат значительное количество обломков плотных пород в своем профиле (Опанасенко, Евтушенко, 2019).

В августе 2020 г. в результате сильного верхового пожара на территории заповедника «Утриш» сгорело более 1.20 км<sup>2</sup> реликтового леса. В результате было уничтожено 4800 деревьев разных пород, возрастов и диаметров. Доля редких и исчезающих видов, таких как *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Juniperus deltoids* R.P.Adams, *Juniperus oxycedrus* L., *Pistacia mutica* Desf., *Pinus brutia* Ten. составила 73%; на *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Carpinus orientalis* Mill., *Fraxinus excelsior* L. пришлось около 27%; доля хвойных деревьев составила около 67% (Казеев et al., 2022). Большинство обгоревших деревьев в последующие годы засохли. Спустя год после пожара на удобренной золой почве появились *Ruscus ponticus* L. и *Jasminum fruticans* L.

В 2022 г. отмечен вид *Rhus coriaria* L., который не наблюдали в этих комплексах до пожара. В 2022 г. увеличилось видовое разнообразие; возросла доля злаков за счет *Piptatherum holciforme* (M.Bieb.) Roem. & Schult; заметно выросла средняя высота травостоя. Такое развитие травостоя и кустарников связано не только с возрастными особенностями сукцессий и обогащением почв золой, но и с повышенным увлажнением за счет зимних и весенне-раннелетних осадков этого года. В травостое были отмечены *Carex halleriana* Asso, *Asparagus verticillatus* L., *Linaria genisitifolia* (L.) Mill. (Петрушина, Сулова, 2022).

Полевые исследования пострадавших участков были проведены трижды: в сентябре 2020 г., октябре 2021 г., сентябре 2022 г. Были заложены мониторинговые площадки площадью 10 × 10 м. Исследуемые участки визуальным образом разделены по степени повреждения огнем (слабая, средняя, сильная) по следующим признакам согласно Parson et al. (2010): количество золы на поверхности почвы, состояние травянистой растительности и деревьев, степень обугленности растительности, наличие на деревьях нетронутых пожаром листьев и хвои, степень изменения структуры почвы и корней. Каждый год исследовали почвы с девяти мониторинговых площадок, т.е. по три площадки для слабой, средней и сильной степени повреждения огнем. Описание мониторинговых площадок приведено в табл. 1.

Предыдущими исследованиями установлено влияние пирогенного фактора на поверхностный слой почвы 3–5 см; с глубиной отмечена, наоборот, инверсия ферментативной активности (Казеев et al., 2019). По этой причине образцы почв отбирали из верхнего слоя 3–5 см в трехкратной повторности для каждой исследуемой мониторинговой площадки. При отборе проб зола с поверхности почвы была удалена. Исследования ферментативной активности почв проводили в первые две недели после отбора проб; почву хранили в воздушно-сухом состоянии при комнатной температуре. За период исследования отобран 81 почвенный образец и сделано более 1500 определений биологических свойств постпирогенных почв. В качестве контроля были взяты образцы почв, не подвергшихся влиянию огня (контроль). Для каждого года исследования отбирали контрольные образцы, что необходимо по причине высокого сезонного варьирования биологических свойств почв. Фотографии участка с сильной степенью повреждения сразу после пожара, спустя один год и спустя два года представлены на рис. 1.

**Таблица 1.** Описание мониторинговых площадок на территории заповедника «Утриш» (Россия) и их диагностические признаки различной степени пирогенного повреждения сразу после пожара 2020 г.

**Table 1.** Description of monitoring sites established in the Utrish State Nature Reserve, and their diagnostic attributes of various degrees of pyrogenic damage immediately after the fire impact in 2020

| Степень повреждения огнем | Географические координаты | Высота над уровнем моря, м н.у.м. | Крутизна склона | Диагностические признаки   |
|---------------------------|---------------------------|-----------------------------------|-----------------|--|
| Слабая                    | 44.72924° N, 37.42844° E  | 14                                | 20° В           | Травяной покров частично сохраняется, но сильно угнетен; деревья угнетены незначительно; нагар на стволах высотой до 1.0–1.5 м.  |
| Средняя                   | 44.72909° N, 37.43119° E  | 34                                | 15–20° В        | Травяной покров полностью отсутствует; обуглены нижние части стволов до 4 м; угнетенные сухие деревья; на поверхности почвы зола, пепел; единичные включения в виде небольших углей.                           |
| Сильная                   | 44.73029° N, 37.43235° E  | 77                                | 5° Ю            | Травяной покров полностью отсутствует; стволы, ветви стоящих деревьев полностью обуглены; некоторые деревья выжжены до корней, живых деревьев нет. На поверхности почвы большое количество золы, пепла, углей. |
| Контроль                  | 44.73012° N, 37.43170° E  | 70                                | 10° В           | Травяной покров полностью сохранен; древостой не угнетен; нагара на стволах деревьев не обнаружено; включений в виде угля нет.   |



**Рис. 1.** Местоположение государственного природного заповедника «Утриш». Обозначения фотографий участка сильного повреждения пожаром сразу после пожара, 2020 г. (а), спустя один год после пожара, 2021 г. (б), спустя два года, 2022 г. (с).  
**Fig. 1.** The location of the Utrish State Nature Reserve. Designations of photographs of the site affected by severe fire impact immediately after the fire impact, in 2020 (a), one year after the fire impact, in 2021 (b), and two years after the fire impact, in 2022 (c).

**Исследование ферментативной активности**

Аналитические исследования были выполнены с использованием распространенных в биологии и почвоведении методов (Казеев и др., 2016). Определение активности каталазы почв произведено волуметрическим методом Галстяна (1980) и основано на учете количества, переработанного в процессе реакции субстрата. Активность пероксидазы была установлена по методу Карягиной, Михайловой (1986). В качестве акцепторов кислорода использовали гидрохинон. Активность уреазы определяли с помощью реактива Несслера по количеству образующегося при гидроли-

зе мочевины аммиака по методике Галстяна (1980). Активность инвертазы определяли модифицированным колориметрическим методом с реактивом Феллинга. Активность почвенных ферментов изучали при естественной рН почвы, как рекомендовано для целей биодиагностики (German et al., 2011; Казеев и др., 2016). Активность фосфатазы определена методом Табатабая, Бремнера (Tabatabai, 1994); в качестве субстрата использовали п-нитрофенилфосфат натрия. Для оценки обогащенности почв ферментами с расчетом на весовые единицы почвы использовали соответствующую шкалу Звягинцева (1978).

Содержание органического углерода определяли методом И.В. Тюрина в модификации Никитина (1972) по окисляемости хромовой смесью со спектрофотометрическим окончанием. Полученные результаты биологической активности постпирогенных почв сравнивали с контрольными образцами, которые принимали за 100%.

#### **Оценка биологического состояния почв**

Одним из информативных показателей нарушения экологических функций нарушенной антропогенным воздействием почвы является интегральный показатель биологического состояния (ИПБС) почвы, определяемый на основе наиболее информативных биологических показателей. Установлено (Kolesnikov et al., 2002), что если ИПБС уменьшился менее чем на 5%, то почва выполняет экологические функции нормально. При уменьшении интегрального показателя от 5% до 10% наблюдается нарушение информационных экосистемных функций почвы. ИПБС рассчитывается по следующей формуле:

$$\text{ИПБС} = \frac{\sum a}{n}$$

где  $\sum a$  – сумма значений изменения всех почвенных ферментов постпирогенных почв (%);  $n$  – количество исследуемых показателей (каталаза, пероксидаза, уреазы, инвертаза, фосфатаза,  $C_{\text{орг}}$ ).

#### **Статистическая обработка данных**

Статистическая обработка данных проведена посредством пакета Statistica 13.3 (StatSoft Inc., США) с использованием корреляционного анализа (корреляция Пирсона) для изучения тесноты и формы связи между биологическими показателями почв. При помощи U-критерия Манна-Уитни установили статистическую значимость отличия изучаемых показателей почв между степенями повреждения внутри каждого года при  $p < 0.05$ . Также проведен факторный анализ для выявления структуры корреляции внутри набора наблюдаемых переменных.

### **Результаты**

#### **Ферментативная активность почв фоновой территории леса**

Биологические свойства являются динамическим показателем, зависят от температуры, влажности и подвержены сезонным

изменениям. Степень обогащенности почв каталазой в поверхностных горизонтах почв фоновых участков заповедника «Утриш» по шкале Звягинцева (1978) определена, как богатая ( $13.2 \pm 2.4$  мг/г/мин.). Активность пероксидазы варьирует в почвах фоновых участков: бензохинона ( $21.9\text{--}35.4$  мг/г/30 мин.). Активность уреазы также на очень высоком уровне со значительным варьированием  $\text{NH}_3$  на разных участках (от  $44.6 \pm 7.9$  мг/10 г/24 ч. до  $325.6 \pm 7.7$  мг/10 г/24 ч.). Активность инвертазы в почвах контрольных участков средняя: глюкозы –  $2.1\text{--}4.2$  мг/24 ч. Степень обогащенности почв фосфатазой богатая, от  $138.6$  мг п-нитрофенола/г/ч и выше.

#### **Изменение активности оксидаз постпирогенных почв в ходе сукцессии**

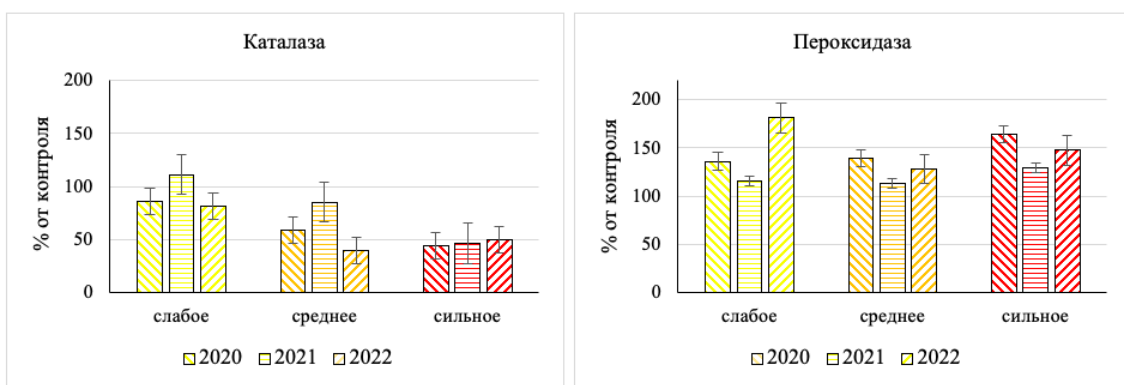
В 2020 г. сразу после пожара установлено существенное снижение активности каталазы для слабой, средней и сильной степени повреждения пожаром, соответственно, на 14%, 41% и 66% относительно контрольных значений. Критерий Манна-Уитни показал, что различия между слабым и сильным повреждениями в случае активности каталазы статистически значимы ( $p < 0.05$ ). В 2021 г. для участка слабого повреждения отмечено увеличение активности данного фермента на 11%; для участков средней и слабой степени повреждения все еще выявлено снижение на 15% и 54% соответственно. Выявленные различия статистически значимы ( $p < 0.05$ ) для всех исследуемых участков. В 2022 г., спустя два года после пирогенного воздействия, отмечено статистически значимое снижение ( $p < 0.05$ ) активности каталазы для каждой степени повреждения, соответственно, на 19%, 60% и 50%, что изображено на рис. 2а.

Реакция активности пероксидазы на пирогенное воздействие отличается от реакции каталазы. Установлено увеличение активности пероксидазы для всех степеней повреждения на протяжении всего периода исследования. Активность фермента на участках со слабым, средним и сильным повреждением огнем превышает контрольные значения, соответственно, на 36%, 40% и 64% сразу после пожара (2020 г.), на 16%, 13% и 29% в 2021 г., на 81%, 28% и 47% в 2022 г. (рис. 2б). Выявленные отличия между разными степенями повреждения статистически значимы ( $p < 0.05$ ) только для результатов 2022 г.

**Изменение активности гидролаз постпирогенных почв в ходе сукцессии**

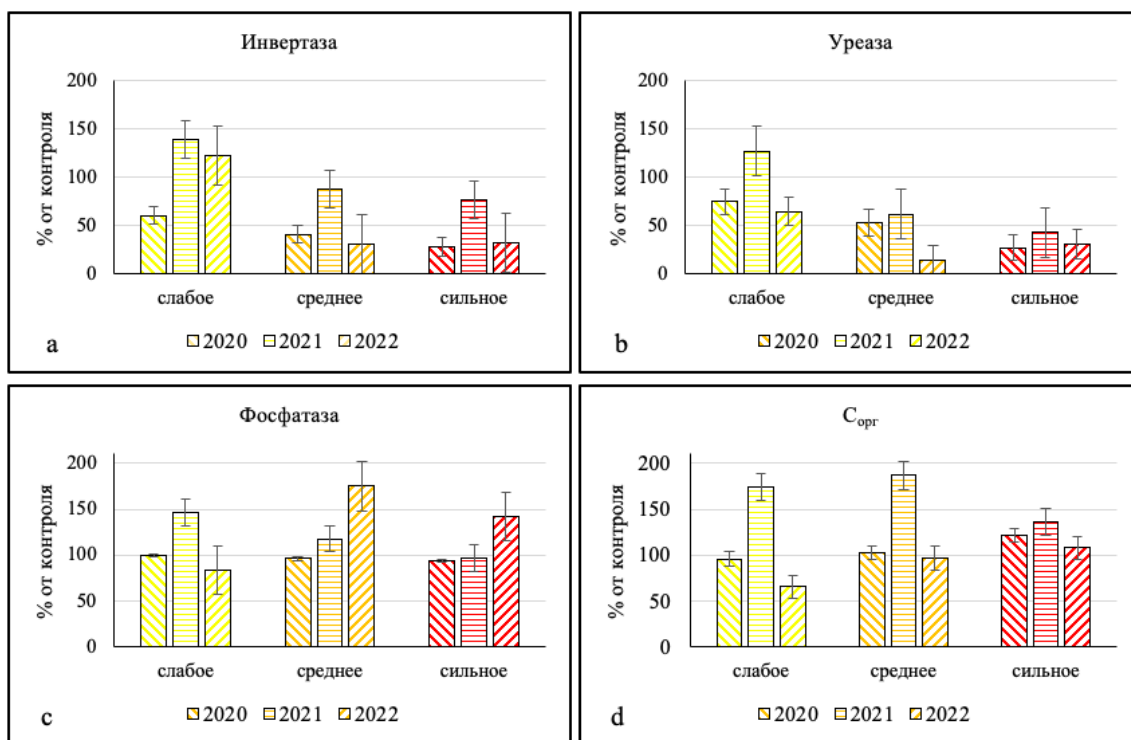
Реакция активности почвенных ферментов из класса гидролаз варьирует в широких пределах. Установлено снижение активности инвертазы сразу после пожара на 39% (различия статистически не значимы;  $p < 0.05$ ), 58% (различия статистически значимы;  $p < 0.05$ ) и 71% (различия статистически значимы;  $p < 0.05$ ), соответственно, для слабой, средней и сильной степени повреждения. В 2021 г. для слабого повреждения отмечено недостоверное ( $p < 0.05$ ) повышение

активности фермента на 40%, для средней и сильной степени повреждения установлено достоверное ( $p < 0.05$ ) снижение, соответственно, на 11% и 33% относительно контрольных значений. В 2022 г. для участка слабого повреждения все еще отмечено статистически значимое ( $p < 0.05$ ) увеличение активности инвертазы на 23%, в то время как для средней и сильной степени повреждения выявлено снижение, соответственно, на 69% (различия статистически не значимы;  $p < 0.05$ ) и 67% (различия статистически значимы;  $p < 0.05$ ) (рис. 3а).



**Рис. 2.** Изменение активности каталазы (а) и пероксидазы (б) постпирогенных коричневых почв слабой, средней и сильной степени повреждения сразу после пожара (2020 г.), спустя один (2021 г.) и два года (2022 г.) на территории заповедника «Утриш».

**Fig. 2.** Changes in catalase (a) and peroxidase (b) activity in post-pyrogenic brown soils under weak, medium, and severe damage, immediately after fire impact (2020), one year later (2021), and two years later (2022), in the Utrish State Nature Reserve.



**Рис. 3.** Изменение активности инвертазы (а), уреазы (б) и фосфатазы (с) постпирогенных коричневых почв при слабой, средней и сильной степени повреждения сразу после пожара (2020 г.), спустя один (2021 г.) и два года (2022 г.) на территории заповедника «Утриш».

**Fig. 3.** Changes in invertase (a), urease (b), and phosphatase (c) activity in post-pyrogenic brown soils under weak, medium, and severe damage, immediately after fire impact (2020), one year later (2021), and two years later (2022), in the Utrish State Nature Reserve.

Активность уреазы сразу после воздействия пирогенного фактора значительно снижена по сравнению с контрольными значениями, соответственно, на 25%, 47% и 72% для слабой, средней и сильной степени повреждения. В 2021 г. для слабого повреждения отмечено увеличение активности фермента на 28%, а для среднего и сильного повреждения снижение, соответственно, на 38% и 57%. В 2022 г. после пожара снижение активности уреазы отмечено для всех участков вне зависимости от степени повреждения в среднем на 63% (рис. 3b). Согласно критерию Манна-Уитни, выявленные различия статистически значимы ( $p < 0.05$ ) для всех степеней повреждения на протяжении всего периода исследования.

Сразу после пожара активность фосфатазы практически не изменяется для почв участков разной степени повреждения. При этом выявленные различия статистически значимы ( $p < 0.05$ ) для средней и сильной степени повреждения огнем. В 2021 г. отмечено достоверное ( $p < 0.05$ ) увеличение активности фосфатазы на 47% и 18%, соответственно, для слабой и средней степени повреждения и недостоверное ( $p < 0.05$ ) снижение на 3% для сильной степени повреждения. В 2022 г. для слабого повреждения отмечено статистически значимое ( $p < 0.05$ ) снижение активности фосфатазы на 16%, для среднего и сильного повреждения – повышение на 75% (отличия не значимы;  $p < 0.05$ ) и 42% (отличия значимы;  $p < 0.05$ ), что показано на рис. 3с.

#### **Содержание органического углерода в почвах после пожара**

Изменения биологических свойств почв зачастую тесно связано с содержанием органического углерода. Сразу после пожара установлено недостоверное ( $p < 0.05$ ) снижение  $C_{\text{орг}}$  для слабого и среднего повреждения огнем. Для сильного повреждения отмечено достоверное ( $p < 0.05$ ) повышение содержания органического углерода на 21% (содержание  $C_{\text{орг}}$  в контроле 2020 г. – 10.1%). В 2021 г. повышение содержания  $C_{\text{орг}}$  установлено для почв всех исследуемых участков на 74%, 86% и 36% (содержание  $C_{\text{орг}}$  в контроле 2020 г. – 6.8%), соответственно, для слабой, средней и сильной степени повреждения. Выявленные различия статистически значимы ( $p < 0.05$ ) для средней и сильной степени повреждения. В 2022 г. отмечено достоверное ( $p < 0.05$ ) снижение на 44% (содержание  $C_{\text{орг}}$  в контроле 2020 г. – 9.7%) для слабой степени

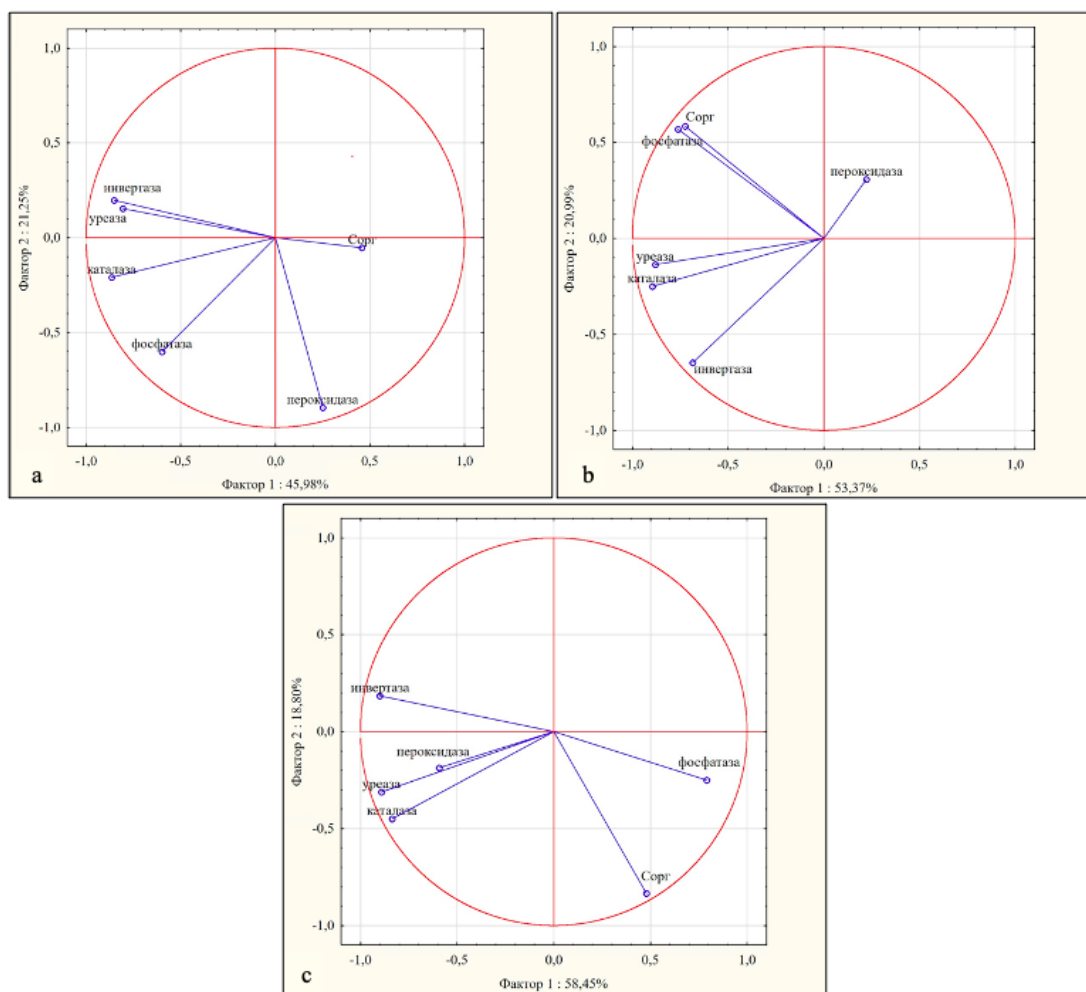
повреждения, для средней снижение значения недостоверно ( $p < 0.05$ ), для сильного – достоверное ( $p < 0.05$ ) повышение на 8% (рис. 3d).

#### **Изменение биологического состояния постпирогенных почв в ходе сукцессии**

Экологическое состояние почв сразу после пожара в 2020 г. определено как неблагоприятное по результатам расчета ИПБС. Показатель снизился до 80–92% для всех степеней повреждения. В 2021 г. экологическое состояние почв слабой и средней степени повреждения определено как хорошее. Для сильной степени повреждения ИПБС снижен до 88% и констатирует неблагоприятное состояние. В 2022 г. экологическое состояние почв для участков слабого повреждения несколько снизилась, однако все еще характеризуется благополучным состоянием. Для почв средней и сильной степени повреждения ИПБС снизился до 81–85%, что является неблагоприятным состоянием и свидетельствует о нарушении экологических функций почвы.

#### **Корреляционная связь исследуемых показателей**

Средняя положительная корреляционная связь между активностью каталазы, инвертазы и уреазы (от  $r = 0.58$  до  $r = 0.64$ ) отмечена сразу после пожара. В 2021 г. установлена сильная положительная корреляционная связь между этими показателями от ( $r = 0.72$  до  $r = 0.82$ ). Положительная сильная корреляция также установлена между содержанием органического углерода и активностью фосфатазы ( $r = 0.83$ ). В 2022 г. активность каталазы положительно коррелировала с активностью фосфатазы и уреазы (от  $r = 0.70$  до  $r = 0.85$ ). Между активностью фосфатазы, инвертазы, уреазы и каталазы установлена средняя отрицательная корреляция (от  $r = -0.58$  до  $r = -0.69$ ). При этом корреляционная связь между активностью фосфатазы и содержанием  $C_{\text{орг}}$  спустя два года после пожара, а в 2022 г. определена как средняя положительная ( $r = 0.47$ ). На рис. 4 показаны графики корреляции переменных, перенесенные на факторную плоскость. На рис. 4 показана взаимосвязь между всеми переменными: переменные с положительной корреляцией сгруппированы вместе, а переменные с отрицательной корреляцией расположены на противоположных сторонах графика. Переменные, которые находятся вдали от начала координат, хорошо воспроизводимы на факторной плоскости.



**Рис. 4.** Проекция переменных на факторную плоскость на основе корреляций между всеми исследуемыми показателями сразу после пожара в 2020 г. (а), спустя один год в 2021 г. (б), спустя два года в 2022 г. (с) на территории заповедника «Утриш». **Fig. 4.** Projection of variables onto the factor plane based on correlations between all studied indicators, immediately after the fire impact in 2020 (a), one year later in 2021 (b), and two years later in 2022 (c), in the Utrish State Nature Reserve.

### Обсуждение

Пожар 2020 г. на территории заповедника «Утриш» нанес существенный ущерб как растительному сообществу, так и экологическому состоянию почв. Сразу после пожара можно наблюдать значительное снижение активности многих ферментов, каталазы, уреазы, инвертазы, в среднем на 53%. При этом снижение ферментативной активности установлено в почвах всех исследуемых участков и связано со степенью повреждения пожаром. Снижение биологической активности почв сразу после пирогенного воздействия обусловлено воздействием высоких температур, при которых белковые структуры ферментов разрушаются, снижением влажности и, следовательно, снижением микробной биомассы почвы. Сразу после пожара установлено увеличение активности пероксидазы, которое также связано со степенью повреждения почвы. Чем сильнее степень повреждения пожаром, тем выше стимулирование. Повышение активности этого фермента

может быть следствием увеличения содержания органического углерода в почве и повышения метаболической активности микроорганизмов, так как данный фермент участвует в окислительно-восстановительных реакциях и, вероятно, использует дополнительный источник углерода из золы (Köster et al., 2016). Увеличение содержания  $C_{\text{орг}}$  улучшает окислительную активность почвы, что приводит к повышению активности пероксидазы (Zhang et al., 2010). В других работах также показано повышение активности некоторых ферментов после пирогенного воздействия (Singh et al., 2021; Kazeev et al., 2022). Остальные исследуемые ферменты оказались чувствительными и информативными для диагностики экологического состояния почв. Также установленное повышение  $C_{\text{орг}}$  обусловлено наличием золы и пепла на поверхности почвы после пожара. По общему снижению биологической активности постпирогенных коричневых почв можно сделать вывод о том, что экологические функции почвы нарушены.



В 2021 г., спустя год после пожара, наблюдается значительное варьирование активности ферментов почв между участками разной степени повреждения. Для почв слабой степени повреждения отмечено увеличение активности каталазы, уреазы и инвертазы, хотя сразу после воздействия наблюдали снижение активности этих ферментов. Вероятно, спустя один год, повышенное содержание питательных элементов из золы, повышение влажности почвы создали благоприятные условия для микробного сообщества. Установлено повышение содержания  $C_{\text{орг}}$  на 78% по сравнению с предыдущим (2020) годом, что повлияло на повышение биологической активности почвы. Для средней и сильной степени воздействия огня установлено достоверное снижение активности ферментов, но в меньшей степени чем в 2020 г. Также в 2021 г. отмечено повышение активности фосфатазы по сравнению с контрольными значениями. Как известно, фосфатазы продуцируются при недостатке фосфора и ингибируются при повышении его доступности (Макаров, 2009). Снижение содержания фосфора объясняется его ассимилированием появившимися растениями. К тому же содержание органического углерода тесно коррелирует с активностью фосфатазы.

В 2022 г. на участках слабой и средней степени повреждения отмечено снижение содержания  $C_{\text{орг}}$ . Потери почвенного углерода при пожаре зависят от температуры горения, от количества и распределения органического материала и скорости разложения оставшегося после пирогенного воздействия органического вещества (Verma & Jayakumar, 2012). Длительное время данный участок был лишен защитного действия лесной подстилки. Поэтому повышенная скорость эрозии, большая водопроницаемость и воздухопроницаемость обуславливают здесь потери органического вещества. В 2022 г., спустя два года после воздействия пожара, активность каталазы и уреазы достоверно снижена. Активность инвертазы снижена для участков среднего и сильного повреждения, а для участка слабого повреждения отмечено, наоборот, увеличение активности. Ферменты класса гидролаз почв со слабой степенью повреждения восстанавливаются быстрее, чем ферменты из класса оксидоредуктаз.

Неблагополучное экологическое состояние почв сразу после пожара установлено для всех степеней повреждения по причине значительного снижения всех исследуемых показателей почв, использованных для расчета ИПБС. Хорошее

экологическое состояние почв слабой и средней степени повреждения спустя год после пожара установлено ввиду повышения активности ряда ферментов и не свидетельствует о восстановлении свойств почв, а диагностирует улучшение экосистемных функций по причинам, описанным ранее (Kolesnikov et al., 2002).

Средние положительные корреляционные связи отмечены в постпирогенных почвах между активностью фермента из класса оксидаз, каталазы, и ферментов из класса гидролаз, уреазы, инвертазы, фосфатазы. Отсюда следует, что процесс окисления перекиси водорода может способствовать гидролизу сахарозы, мочевины и фосфорорганических соединений за счет высвободившихся молекул воды. Закономерна выявленная сильная и средняя корреляционная зависимость активности фосфатазы от содержания  $C_{\text{орг}}$  в 2020 и в 2021 гг. Косвенная роль органического углерода в обеспечении ферментативной активности почв проявляется путем воздействия на жизнедеятельность почвенных микроорганизмов, бактерий и растений за счет запаса питательных веществ (Хазиев, 2018). Прямое действие обусловлено связыванием молекул ферментов с гумусовыми кислотами в почве (Воронин и др., 2006).

По причине оголенности почв постпирогенных территорий из-за отсутствия высокой древесно-кустарниковой растительности, затеняющей почвенный покров, отмечено повышение температуры поверхности почвы. Потемнение почвы вследствие обугливания частиц приводит к изменению альбедо и температурного режима почв после пожаров (Fernández-García et al., 2020). Как показывают проведенные исследования (Вилкова и др., 2021), спустя 10 лет после пожара на территории субтропических редколесий России отмечены существенные отличия химических и биологических свойств нарушенных почв по сравнению с контрольной территорией нетронутого леса. Исследование ферментативной активности (уреазы, фосфатазы, глюкозидазы) почв лесов средиземноморья Испании (Fernández-García et al., 2020), пострадавших от верховых пожаров через 1–4 года, показывает ежегодное снижение содержания органического углерода и повышение ферментативной активности. Это связывают с увеличением скорости минерализации, улучшением микроклиматических условий почвы и восстановлением растительности. Ферментативная активность также снижается с увеличением степени повреждения, как было отмечено и в настоящей работе. В течение трех

лет исследований послепожарной сукцессии для экосистем с преобладанием *Pinus ponderosa* var. *scopulorum* Engelm. и *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (Beissn.) Franco, Fourmile Canyon, USA, активность почвенных ферментов меняется в связи с быстрыми изменениями доступности питательных веществ (Knelman et al., 2017).

### Заключение

Для лесов средиземноморского климата пожары – явление достаточно распространенное. После лесных пожаров биологические свойства почв претерпевают изменения, в результате которых постпирогенные почвы не могут полноценно выполнять экологические функции. Активность ферментов из класса оксидаз и гидролаз являются чувствительными и информативными показателями для диагностики состояния почв после пирогенного воздействия. При этом реакция ферментов зависит от вида фермента, степени повреждения и стадии восстановительной сукцессии. Так, пероксидаза и фосфатаза реагируют в сторону повышения активности. В 2021 г. ферменты почв слабой степени повреждения менее отличны от контрольных значений по сравнению с другими нарушенными участками. Наибольшие отличия от контрольных значений показаны для активности ферментов из класса оксидаз. Большую устойчивость к воздействию пирогенного фактора показала фосфатаза. Ее активность осталась практически неизменной сразу после пожара. Таким образом, наиболее информативными ферментами для диагностики состояния постпирогенных почв на ранних стадиях сукцессии являются каталаза, пероксидаза, инвертаза, уреазы. К настоящему моменту результаты исследования постпирогенной сукцессии на ранних сроках не позволяют проследить однозначную динамику изменения биологических свойств почв. Это связано со стремительным перераспределением питательных веществ и быстрой сменой стадий восстановительной сукцессии. Рекомендовано продолжение мониторинга постпирогенных участков для прогнозирования дальнейших изменений и их моделирования для других экосистем.

### Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность руководству и сотрудникам государственного природного заповедника «Утриш» за предоставленную возможность и помощь при проведении полевых исследований. Исследования выполнены при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках

государственного задания в сфере научной деятельности (№FENW-2023-0008) и ведущей научной школы Российской Федерации (НШ-449.2022.5).

### Литература

- Вилкова В.В., Казеев К.Ш., Шабунина В.В., Колесников С.И. 2021. Ферментативная активность постпирогенных почв заповедника «Утриш» // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. №138. С. 71–77. DOI: 10.36305/0513-1634-2021-138-71-77
- Воронин А.А., Протасова Н.А., Беспалова Н.С. 2006. Динамика ферментативной активности чернозема обыкновенного в условиях полевого стационарного опыта федерального полигона «Каменная степь» // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. Т. 2. С. 122–127.
- Галстян А.Ш. 1980. Ферментативная диагностика почв // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Изд-во МГУ. С. 110–121.
- Звягинцев Д.Г. 1978. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых ее показателей // Почвоведение. №6. С. 48–54.
- Иваненко Ф.К. 2014. Особенности структуры и прогнозируемая динамика климаксных насаждений можжевельника государственного природного заповедника «Утриш» // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 16(1–4). С. 1200–1204.
- ИСДМ-Рослесхоз. 2022. Сводный отчет о лесных пожарах (тепловых аномалиях) на всех типах территорий по данным космического мониторинга на 31 декабря 2021 г. Федеральное агентство лесного хозяйства ФБУ «Авиалесоохрана». Доступен через [https://public.avialeso.ru/main\\_pages/openform1.shtml?2021-12-31](https://public.avialeso.ru/main_pages/openform1.shtml?2021-12-31)
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Быхалова О.Н. 2013. Коричневые почвы заповедника «Утриш» // Биоразнообразие государственного природного заповедника «Утриш». Т. 1. С. 154–163.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Акименко Ю.В., Даденко Е.В. 2016. Методы диагностики наземных экосистем. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮФУ. 356 с.
- Карягина Л.А., Михайлова Н.А. 1986. Определение активности полифенолоксидазы и пероксидазы // Вестник АН БССР. №2. С. 40–41.
- Макаров М.И. 2009. Фосфор органического вещества почв. М.: ГЕОС. 397 с.
- Никитин Б.А. 1972. Методика определения содержания гумуса в почве // Агрохимия. №3. С. 123–125.
- Опанасенко Н.Е., Евтушенко А.П. 2019. О классификации скелетных агрокоричневых почв низких таксонов и интегральных показателей их плодородия // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. №130. С. 42–51.
- Петрушина М.Н., Мерекалова К.А. 2017. Ландшафтные исследования в заповеднике «Утриш» // Наземные и прилегающие морские экосистемы полуострова Абрау: структура, биоразнообразие и охрана. Т. 4. М.: ИП И.В. Казенин. С. 43–69.

- Петрушина М.Н., Суслова Е.Г. 2022. Постпирогенная динамика субсредиземноморских ландшафтов полуострова Абрау // Природа и общество: интеграционные процессы. Симферополь: Ариал. С. 233–238.
- Плотникова И.Н., Володин С.А., Кочнева Ю.Ю., Салыхова А.Р. 2021. Актуальные вопросы декарбонизации. Казань: Изд-во «ФЭН» Академии наук РТ. 56 с.
- Сапожников А.П., Карпачевский Л.О., Ильина Л.С. 2001. Послепожарное почвообразование в кедрово-широколиственных лесах // Вестник МГУЛ. №1. С. 132–165.
- Хазиев Ф.Х. 2018. Экологические связи ферментативной активности почв // Экобиотех. Т.1 (2). С. 80–92. DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-2-80-92
- Харитонов А.О., Харитонova Т.И. 2021. Влияние ландшафтной структуры Мордовского заповедника (Россия) на распространение пожара 2010 года // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 6(2). С. 29–41. DOI: 10.24189/ncr.2021.022
- Alcañiz M., Outeiro L., Francos M., Farguell J., Úbeda X. 2016. Long-term dynamics of soil chemical properties after a prescribed fire in a Mediterranean forest (Montgri Massif, Catalonia, Spain) // Science of the Total Environment. Vol. 572. P. 1329–1335. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.115
- Aleínikov A.A. 2019. The fire history in pine forests of the plain area in the Pechora-Ilych Nature Biosphere Reserve (Russia) before 1942: possible anthropogenic causes and long-term effects // Nature Conservation Research. Vol. 4(Suppl.1). P. 21–34. DOI: 10.24189/ncr.2019.033
- Catalanotti A.E., Giuditta E., Marzaioli R., Ascoli D., Esposito A., Strumia S., Mazzoleni S., Rutigliano F.A. 2018. Effects of single and repeated prescribed burns on soil organic C and microbial activity in a *Pinus halepensis* plantation of Southern Italy // Applied Soil Ecology. Vol. 125. P. 108–116. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.12.015
- Dadwal A., Sharma S., Satyanarayana T. 2021. Thermostable cellulose saccharifying microbial enzymes: Characteristics, recent advances and biotechnological applications // International Journal of Biological Macromolecules. Vol. 188. P. 226–244. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2021.08.024
- Feller G. 2003. Molecular adaptations to cold in psychrophilic enzymes // Cellular and Molecular Life Sciences. Vol. 60(4). P. 648–662. DOI: 10.1007/s00018-003-2155-3
- Fernández-García V., Marcos E., Reyes O., Calvo L. 2020. Do fire regime attributes affect soil biochemical properties in the same way under different environmental conditions? // Forests. Vol. 11(3). Article: 274. DOI: 10.3390/f11030274
- Galaktionova L.V., Vasilchenko A.V. 2019. Sustainability of soils to fires as a factor of preservation the shape of steppe Protected Areas // Nature Conservation Research. Vol. 4(Suppl.2). P. 98–103. DOI: 10.24189/ncr.2019.041
- German D.P., Weintraub M.N., Grandy A.S., Lauber C.L., Rinkes Z.L., Allison S.D. 2011. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 43(7). P. 1387–1397. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.03.017
- Holden S.R., Gutierrez A., Treseder K.K. 2013. Changes in Soil Fungal Communities, Extracellular Enzyme Activities, and Litter Decomposition Across a Fire Chronosequence in Alaskan Boreal Forests // Ecosystems. Vol. 16(1). P. 34–46. DOI: 10.1007/s10021-012-9594-3
- IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. World Soil Resources Reports. Vol. 106. Rome: FAO. 192 p.
- Kandeler E., Stemmer M., Klimanek E.M. 1999. Response of Soil Microbial Biomass, Urease and Xylanase within Particle Size Fractions to Long-Term Soil Management // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 31(2). P. 261–273. DOI: 10.1016/S0038-0717(98)00115-1
- Kazeev K.Sh., Poltoratskaya T.A., Yakimova A.S., Odobashyan M.Yu., Shkhatpatsev A.K., Kolesnikov S.I. 2019. Post-fire changes in the biological properties of the brown soils in the Utrish State Nature Reserve (Russia) // Nature Conservation Research. Vol. 4(Suppl.1). P. 93–104. DOI: 10.24189/ncr.2019.055
- Kazeev K.Sh., Odobashyan M.Yu., Trushkov A.V., Kolesnikov S.I. 2020. Assessment of the Influence of Pyrogenic Factors on the Biological Properties of Chernozems // Eurasian Soil Science. Vol. 53(11). P. 1610–1619. DOI: 10.1134/S106422932011006X
- Kazeev K.Sh., Vilkoval V.V., Shkhatpatsev A., Bykhalova O., Rudenok Y., Nizhelskiy M., Kolesnikov S., Minkina T., Sushkova S., Mandzhieva S., Rajput V. 2022. Consequences of the catastrophic wildfire in 2020 for the soil cover of the Utrish State Nature Reserve // Sains Tanah. Vol. 19(1). P. 52–59. DOI: 10.20961/stjssa.v19i1.58709
- Knelman J.E., Graham E.B., Ferrenberg S., Lecoeuvre A., Labrador A., Darcy J.L., Nemergut D.R., Schmidt S.K. 2017. Rapid shifts in soil nutrients and decomposition enzyme activity in early succession following forest fire // Forests. Vol. 8(9). Article: 347. DOI: 10.3390/f8090347
- Kolesnikov S.I., Kazeev K.Sh., Val'kov V.F. 2002. Ecological functions of soils and the effect of contamination with heavy metals // Eurasian Soil Science. Vol. 35(12). P. 1335–1340.
- Köster K., Berninger F., Heinonsalo J., Lindén A., Köster E., Ilvesniemi H., Pumpanen J. 2016. The long-term impact of low-intensity surface fires on litter decomposition and enzyme activities in boreal coniferous forests // International Journal of Wildland Fire. Vol. 25(2). P. 213–223. DOI: 10.1071/WF14217
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbatí A., García-Gonzalo A., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer J.M., Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems // Forest Ecology and Management. Vol. 259(4). P. 698–709. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.023
- Oertel C., Matschullat J., Zurba K., Zimmermann F., Erasmi S. 2016. Greenhouse gas emissions from soils – A review // Geochemistry. Vol. 76(3). P. 327–352. DOI: 10.1016/j.chemer.2016.04.002
- Parson A., Robichaud P.R., Lewis S.A., Napper C., Clark J.T. 2010. Field guide for mapping post-fire soil burn severity. Fort Collins, USA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 49 p.
- Robinson P.K. 2015. Enzymes: principles and biotechnological applications // Essays in Biochemistry. Vol. 59. P. 1–41. DOI: 10.1042/bse0590001

- Shakesby R.A. 2011. Post-wildfire soil erosion in the Mediterranean: Review and future research directions // *Earth-Science Reviews*. Vol. 105(3–4). P. 71–100. DOI: 10.1016/j.earscirev.2011.01.001
- Singh D., Sharma P., Kumar U., Daverey A., Arunachalam K. 2021. Effect of forest fire on soil microbial biomass and enzymatic activity in oak and pine forests of Uttarakhand Himalaya, India // *Ecological Processes*. Vol. 10(1). Article: 29. DOI: 10.1186/s13717-021-00293-6
- Sinsabaugh R.L., Carreiro M.M., Repert D.A. 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss // *Biogeochemistry*. Vol. 60(1). P. 1–24. DOI: 10.1023/A:1016541114786
- Sorokin N.D., Afanasova E.N. 2012. Microbiological diagnostics of soil stage in the phyllosphere of the woodland ecosystem of Siberia // *Biology Bulletin*. Vol. 39(1). P. 85–92. DOI: 10.1134/S1062359012010086
- Tabatabai M.A. 1994. *Soil Enzymes // Methods of Soil Analysis: Part 2 Microbiological and Biochemical Properties / A.L. Page (Ed.)*. Madison, USA: The American Society of Agronomy. P. 775–833. DOI: 10.2136/sssabookser5.2.c37
- Theriot J.M., Conkle J.L., Reza Pezeshki S., DeLaune R.D., White J.R. 2013. Will hydrologic restoration of Mississippi River Riparian Wetlands improve their critical biogeochemical functions? // *Ecological Engineering*. Vol. 60. P. 192–198. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2013.07.021
- Treseder K.K., Mack M.C., Cross A. 2004. Relationships among fires, fungi, and soil dynamics in Alaskan boreal forests // *Ecological Applications*. Vol. 14(6). P. 1826–1838. DOI: 10.1890/03-5133
- Verma S., Jayakumar S. 2012. Impact of forest fire on physical, chemical and biological properties of soil: A review // *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences*. Vol. 2(3). P. 168–176.
- Vilkova V.V., Kazeev K.Sh., Shkhatpatsev A.K., Kolesnikov S.I. 2022. Reaction of the enzymatic activity of soils of xerophytic forests on the Black Sea Coast in the Caucasus to the pyrogenic impact // *Arid Ecosystems*. Vol. 12(1). P. 93–98. DOI: 10.1134/S2079096122010139
- Zhang N., He X.D., Gao Y.B., Li Y.H., Wang H.T., Ma D., Zhang R., Yang S. 2010. Pedogenic carbonate and soil dehydrogenase activity in response to soil organic matter in *Artemisia ordosica* community // *Pedosphere*. Vol. 20(2). P. 229–235. DOI: 10.1016/S1002-0160(10)60010-0
- effects of single and repeated prescribed burns on soil organic C and microbial activity in a *Pinus halepensis* plantation of Southern Italy. *Applied Soil Ecology* 125: 108–116. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.12.015
- Dadwal A., Sharma S., Satyanarayana T. 2021. Thermostable cellulose saccharifying microbial enzymes: Characteristics, recent advances and biotechnological applications // *International Journal of Biological Macromolecules* 188: 226–244. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2021.08.024
- Feller G. 2003. Molecular adaptations to cold in psychrophilic enzymes. *Cellular and Molecular Life Sciences* 60(4): 648–662. DOI: 10.1007/s00018-003-2155-3
- Fernández-García V., Marcos E., Reyes O., Calvo L. 2020. Do fire regime attributes affect soil biochemical properties in the same way under different environmental conditions?. *Forests* 11(3): 274. DOI: 10.3390/f11030274
- Galaktionova L.V., Vasilchenko A.V. 2019. Sustainability of soils to fires as a factor of preservation the shape of steppe Protected Areas. *Nature Conservation Research* 4(Suppl.2): 98–103. DOI: 10.24189/ncr.2019.041
- Galstyan A.Sh. 1980. Enzymatic diagnostics of soils. In: *Problems and methods of biological diagnostics and indication of soils*. Moscow: Moscow State University. P. 110–121. [In Russian]
- German D.P., Weintraub M.N., Grandy A.S., Lauber C.L., Rinkes Z.L., Allison S.D. 2011. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. *Soil Biology and Biochemistry* 43(7): 1387–1397. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.03.017
- Holden S.R., Gutierrez A., Treseder K.K. 2013. Changes in soil fungal communities, extracellular enzyme activities, and litter decomposition across a fire chronosequence in Alaskan boreal forests. *Ecosystems* 16(1): 34–46. DOI: 10.1007/s10021-012-9594-3
- ISDM-Rosleskhoz. 2022. *Consolidated report on forest fires (thermal anomalies) in all types of territories according to space monitoring data by 31 December 2021*. Federal Forestry Agency «Avialesookhrana». Available from [https://public.aviales.ru/main\\_pages/openform1.shtml?2021-12-31](https://public.aviales.ru/main_pages/openform1.shtml?2021-12-31) [In Russian]
- IUSS Working Group WRB. 2015. *World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. World Soil Resources Reports*. Vol. 106. Rome: FAO. 192 p.
- Ivanenko F.K. 2014. Features of the structure and predicted dynamics of climax plantations of juniper in the Utrish State Nature Reserve. *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 16 (1–4): 1200–1204. [In Russian]
- Kandeler E., Stemmer M., Klimanek E.M. 1999. Response of soil microbial biomass, urease and xylanase within particle size fractions to long-term soil management. *Soil Biology and Biochemistry* 31(2): 261–273. DOI: 10.1016/S0038-0717(98)00115-1
- Karyagina L.A., Mikhailova N.A. 1986. Determination of the activity of polyphenol oxidase and peroxidase. *Bulletin of the Academy of Sciences of the BSSR* 2: 40–41. [In Russian]
- Kazeev K.Sh., Kolesnikov S.I., Bykhalova O.N. 2013. Brown soils of the Utrish State Nature Reserve. In: *Biodiversity of the Utrish State Natural Reserve*. Vol. 1. P. 154–163. [In Russian]

## References

Alcañiz M., Outeiro L., Francos M., Farguell J., Úbeda X. 2016. Long-term dynamics of soil chemical properties after a prescribed fire in a Mediterranean forest (Montgri Massif, Catalonia, Spain). *Science of the Total Environment* 572: 1329–1335. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.115

Aleinikov A.A. 2019. The fire history in pine forests of the plain area in the Pechora-Ilych Nature Biosphere Reserve (Russia) before 1942: possible anthropogenic causes and long-term effects. *Nature Conservation Research* 4(Suppl.1): 21–34. DOI: 10.24189/ncr.2019.033

Catalanotti A.E., Giuditta E., Marzaioli R., Ascoli D., Esposito A., Strumia S., Mazzoleni S., Rutigliano F.A. 2018. Ef-

- Kazeev K.Sh., Kolesnikov S.I., Akimenko Yu.V., Dadenko E.V. 2016. *Methods for diagnostics of terrestrial ecosystems*. Rostov-on-Don: Southern Federal University. 356 p. [In Russian]
- Kazeev K.Sh., Poltoratskaya T.A., Yakimova A.S., Odobashyan M.Yu., Shkhatpatsev A.K., Kolesnikov S.I. 2019. Post-fire changes in the biological properties of the brown soils in the Utrish State Nature Reserve (Russia). *Nature Conservation Research* 4(Suppl.1): 93–104. DOI: 10.24189/ncr.2019.055
- Kazeev K.Sh., Odobashyan M.Yu., Trushkov A.V., Kolesnikov S.I. 2020. Assessment of the Influence of Pyrogenic Factors on the Biological Properties of Chernozems. *Eurasian Soil Science* 53(11): 1610–1619. DOI: 10.1134/S106422932011006X
- Kazeev K.Sh., Vilkoval V.V., Shkhatpatsev A., Bykhalova O., Rudenok Y., Nizhelsky M.S., Kolesnikov S., Minkina T., Sushkova S., Mandzhieva S., Rajput V.D. 2022. Consequences of the catastrophic wildfire in 2020 for the soil cover of the Utrish State Nature Reserve. *Sains Tanah* 19(1): 52–59. DOI: 10.20961/stjssa.v19i1.58709
- Kharitonova A.O., Kharitonova T.I. 2021. The effect of landscape pattern on the 2010 wildfire spread in the Mordovia State Nature Reserve, Russia. *Nature Conservation Research* 6(2): 29–41. DOI: 10.24189/ncr.2021.022 [In Russian]
- Khaziev F.Kh. 2018. Ecological connections of soil enzymatic activity. *Ecobiotech* 1(2): 80–92. DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-2-80-92 [In Russian]
- Knelman J.E., Graham E.B., Ferrenberg S., Lecoeuvre A., Labrador A., Darcy J.L., Nemerget D.R., Schmidt S.K. 2017. Rapid shifts in soil nutrients and decomposition enzyme activity in early succession following forest fire. *Forests* 8(9): 347. DOI: 10.3390/f8090347
- Kolesnikov S.I., Kazeev K.Sh., Val'kov V.F. 2002. Ecological functions of soils and the effect of contamination with heavy metals. *Eurasian Soil Science* 35(12): 1335–1340.
- Köster K., Berninger F., Heinonsalo J., Lindén A., Köster E., Ilvesniemi H., Pumpanen J. 2016. The long-term impact of low-intensity surface fires on litter decomposition and enzyme activities in boreal coniferous forests. *International Journal of Wildland Fire* 25(2): 213–223. DOI: 10.1071/WF14217
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garcia-Gonzalo A., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer J.M., Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259(4): 698–709. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.023
- Makarov M.I. 2009. *Phosphorus of the soil organic matter*. Moscow: GEOS. 397 p. [In Russian]
- Nikitin B.A. 1972. Method for determining the content of humus in the soil. *Agrochemistry* 3: 123–125. [In Russian]
- Oertel C., Matschullat J., Zurba K., Zimmermann F., Erasmi S. 2016. Greenhouse gas emissions from soils – A review. *Geochemistry* 76(3): 327–352. DOI: 10.1016/j.chemer.2016.04.002
- Opanasenko N.E., Evtushenko A.P. 2019. About the classification of skeletal agro-brown soils of low taxa and the integral indicators of their fertility. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* 130: 42–51. [In Russian]
- Parson A., Robichaud P.R., Lewis S.A., Napper C., Clark J.T. 2010. *Field guide for mapping post-fire soil burn severity*. Fort Collins, USA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 49 p.
- Petrushina M.N., Merekalova K.A. 2017. Landscape research in the Utrish State Nature Reserve. In: *Terrestrial and adjacent marine ecosystems of the Abrau Peninsula: structure, biodiversity and protection*. Vol. 4. Moscow: I.V. Kazenin. P. 43–69. [In Russian]
- Petrushina M.N., Suslova E.G. 2022. Post-pyrogenic dynamics of the sub-Mediterranean landscapes of the Abrau Peninsula. In: *Nature and society: integration processes*. Simferopol: Arial. P. 233–238. [In Russian]
- Plotnikova I.N., Volodin S.A., Kochneva Yu.Yu., Salyakhova A.R. 2021. *Topical issues of decarbonisation*. Kazan: FEN Publishing House. 56 p. [In Russian]
- Robinson P.K. 2015. Enzymes: principles and biotechnological applications. *Essays in Biochemistry* 59: 1–41. DOI: 10.1042/bse0590001
- Sapozhnikov A.P., Karpachevsky L.O., Ilyina L.S. 2001. Post-fire soil formation in cedar-broad-leaved forests. *Vestnik MGUL* 1: 132–165. [In Russian]
- Shakesby R.A. 2011. Post-wildfire soil erosion in the Mediterranean: Review and future research directions. *Earth-Science Reviews* 105(3–4): 71–100. DOI: 10.1016/j.earscirev.2011.01.001
- Singh D., Sharma P., Kumar U., Daverey A., Arunachalam K. 2021. Effect of forest fire on soil microbial biomass and enzymatic activity in oak and pine forests of Uttarakhand Himalaya, India. *Ecological Processes* 10(1): 29. DOI: 10.1186/s13717-021-00293-6
- Sinsabaugh R.L., Carreiro M.M., Repert D.A. 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry* 60(1): 1–24. DOI: 10.1023/A:1016541114786
- Sorokin N.D., Afanasova E.N. 2012. Microbiological diagnostics of soil stage in the phyllosphere of the woodland ecosystem of Siberia. *Biology Bulletin* 39(1): 85–92. DOI: 10.1134/S1062359012010086
- Tabatabai M.A. 1994. Soil Enzymes. In: A.L. Page (Ed.): *Methods of Soil Analysis: Part 2 Microbiological and Biochemical Properties*. Madison, USA: The American Society of Agronomy. P. 775–833. DOI: 10.2136/sssabookser5.2.c37
- Theriot J.M., Conkle J.L., Reza Pezeshki S., DeLaune R.D., White J.R. 2013. Will hydrologic restoration of Mississippi River Riparian Wetlands improve their critical biogeochemical functions? *Ecological Engineering* 60: 192–198. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2013.07.021
- Treseder K.K., Mack M.C., Cross A. 2004. Relationships among fires, fungi, and soil dynamics in Alaskan boreal forests. *Ecological Applications* 14(6): 1826–1838. DOI: 10.1890/03-5133
- Verma S., Jayakumar S. 2012. Impact of forest fire on physical, chemical and biological properties of soil: A review. *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences* 2(3): 168–176.
- Vilkova V.V., Kazeev K.Sh., Shkhatpatsev A.K., Kolesnikov S.I. 2022. Reaction of the enzymatic activity of soils of

- xerophytic forests on the Black Sea Coast in the Caucasus to the pyrogenic impact. *Arid Ecosystems* 12(1): 93–98. DOI: 10.1134/S2079096122010139
- Vilkova V.V., Kazeev K.Sh., Shabunina V.V., Kolesnikov S.I. 2021. Enzymatic activity of postpyrogenic soils of the Utrish State Nature Reserve. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* 138: 71–77. DOI: 10.36305/0513-1634-2021-138-71-77 [In Russian]
- Voronin A.A., Protasova N.A., Bepalova N.S. 2006. Dynamics of enzymatic activity of ordinary chernozem under conditions of field stationary experiment of the federal polygon «Stone steppe». *Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy* 2: 122–127. [In Russian]
- Zhang N., He X.D., Gao Y.B., Li Y.H., Wang H.T., Ma D., Zhang R., Yang S. 2010. Pedogenic carbonate and soil dehydrogenase activity in response to soil organic matter in *Artemisia ordosica* community. *Pedosphere* 20(2): 229–235. DOI: 10.1016/S1002-0160(10)60010-0
- Zvyagintsev D.G. 1978. Biological activity of soils and scales for evaluating some of its indicators. *Soviet Soil Science* 6: 48–54. [In Russian]

## ACTIVITY IN POST-PYROGENIC SOILS IN THE UTRISH STATE NATURE RESERVE (RUSSIA) IN THE EARLY SUCCESSION STAGES

Valeria V. Vilkova , Kamil Sh. Kazeev\* , Dariya A. Privizentseva, Mikhail S. Nizhelsky, Sergey I. Kolesnikov 

*Southern Federal University, Russia*

\*e-mail: [kamil\\_kazeev@mail.ru](mailto:kamil_kazeev@mail.ru)

Due to the increasing frequency of fires, the study of the influence of the pyrogenic factor on the state of forest ecosystems is becoming an increasingly relevant research topic for scientists around the world. Of particular interest in the study is not only the direct wildfire impact, but also its indirect influence, which manifests itself in the early stages of succession. The study has been conducted in the Utrish State Nature Reserve, located on the Abrau Peninsula, northwestern part of the Black Sea coast of the Western Caucasus. The area of the State Nature Reserve «Utrish» is similar to the territory of the entire zone of the Mediterranean climate. The wildfire of 2020 has destroyed 4800 trees, and considerably changed biological properties of brown soils that led to a violation of their ecological functions. Changes in soil properties in the first few years after the wildfire impact are studied insufficiently compared to long-term changes. This study was aimed to investigate the activity of soil enzymes from the oxidase and hydrolase classes in the Utrish State Nature Reserve, immediately after the fire impact (2020), one year later (2021), and two years later (2022). During the field surveys, nine monitoring plots were established, i.e. three plots on each site under weak, medium, and strong degrees of the fire-induced damage. During the study, 81 soil samples were collected, i.e. three soil samples from each monitoring plot. Such enzymes as catalase, peroxidase, invertase, urease, and phosphatase were investigated. To assess the ecological condition of soils, we calculated the Integral Indicator of Biological State (IIBS), and determined the content of organic carbon. The results obtained were compared with the control values, typical for the background area of the forest. A correlation and factor analysis have been carried out. The Mann-Whitney U-test was used to assess the reliability of the data obtained. The enzyme response depends on the type of enzyme and the degree of fire-induced damage. Immediately after the fire impact (2020), a significant decrease (by 53% in average) in catalase, urease, and invertase activity was found on the sites under weak, medium, and strong degrees of damage. Phosphatase activity did not change significantly, while peroxidase activity increased on average by 47%. In 2020, the ecological condition of soils was determined as unfavourable, with the IIBS equal to 82–90%. The activity of catalase, invertase, urease, and phosphatase increased by an average of 31% for soils with a weak degree of fire-induced damage. In 2021, a decrease in activity of the studied enzymes was noted in post-pyrogenic soils under medium and strong damage degree, but to a lesser extent than in 2020. The activity of catalase and urease decreased for all investigated impacts by 47%. The activity of peroxidase and phosphatase was higher in relation to the control values by 55%. For the weak degree of fire-induced damage, a decrease in phosphatase activity by 16% was found. In 2022 (two years after the fire impact), the ecological condition of soils was still recognised as unfavourable, with the IIBS decreased to 89%. However, it was demonstrated that the activity of enzymes from the class of hydrolases two years after the fire impact was closer to the control values than the activity of oxidases. Understanding the relationships between the nature of damage and the response of ecosystem components, such as soil, can allow us to predict the response of ecosystems after forest fires.

**Key words:** biodiagnostics, biological properties of soils, biomonitoring, brown soils, forest fires, hydrolases, organic carbon, oxidases