

УДК 502.72:631.421(571.53/55)

Результаты мониторинга целлюлозолитической активности бурой горнолесной почвы хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье)

Ермакова О. Д.

*Байкальский государственный заповедник
Танхой, Россия
olerm@list.ru*

В результате почвенных исследований, проведённых на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан в 2009–2019 годах, получены сведения о динамике целлюлозолитической активности бурой горнолесной почвы. Использовался стандартный метод с применением «аппликаций». Сравнение по биотопам показало, что основным местом обитания для целлюлозоразлагающих микроорганизмов служит зона между лесной подстилкой и гумусовым горизонтом почвы. Именно здесь, под лесной подстилкой, во все сезоны года (зима, весна, лето, осень) зафиксированы самые высокие значения целлюлозолитической активности. Наивысшая активность микрофлоры во всех биотопах в течение безморозного периода года характерна для второй половины лета (август); самая низкая – на подстилке весной (июнь), а под подстилкой и в почве осенью (сентябрь). Посредством статистического анализа выявлено, что в наибольшей степени активность целлюлозоразлагающей микрофлоры в течение безморозного периода варьирует под подстилкой. Как показывает линейный тренд, к окончанию описываемого периода исследований за различные фенологические сезоны по биотопам прослеживается следующая тенденция развития интенсивности целлюлозоразлагающей микрофлоры (ЦА % распада ткани за сутки). Зимой она на подстилке и в почве остаётся без изменений, а под подстилкой обнаруживает несущественный рост; весной, в первой половине лета (июль) и осенью значительно возрастает во всех биотопах; во второй половине лета (август) во всех биотопах снижается. Корреляционный анализ подтверждает определённую зависимость целлюлозолитической активности от теплового фактора среды. Обнаружена тесная корреляционная связь между целлюлозолитической активностью и датами перехода пороговых температур воздуха (0, 10 °С).

Ключевые слова: целлюлозолитическая активность, Хамар-Дабан, статистический анализ, линейный тренд.

ВВЕДЕНИЕ

Одна из задач заповедника – слежение за динамикой природных явлений и процессов, изучение структуры взаимодействия компонентов природного комплекса – не может быть решена в полной мере без познания свойств почвенного покрова. Почва является главным звеном наземных экосистем, поскольку в её эколого-генетических свойствах отражаются не только абиотические обменные процессы геосистемы, но также и функции всех компонентов биоты. В почвенных исследованиях значительное место отводится живой фазе почвы и в научной литературе есть мнение, согласно которому данная экологическая характеристика может использоваться в качестве уточняющих диагностических признаков почвы (Хутакова, 2007). Активность целлюлозолитических микроорганизмов, посредством которых осуществляется деструкция сложных полисахаридов (клетчатки, целлюлозы, гемицеллюлозы) является важным показателем минерализации органического вещества, а также плодородия почв и её экологического состояния (Экология..., 2006). Плановые исследования целлюлозолитической активности почвы на территории заповедника начались в 2005 году. В результате выяснилось, что целлюлозолитическая активность в значительной степени определяется структурой фитоценоза; разложение целлюлозы осуществляется энергичнее под лесными сообществами с менее кислым растительным опадом (Ермакова, 2006, 2009, 2012). К настоящему моменту интерес представляет вопрос о том, каким образом изменяется целлюлозолитическая активность почвы по фенологическим сезонам года и биотопам во времени. Многолетний фактический материал позволяет, используя метод статистического анализа, показать сезонную и годовую динамику целлюлозолитической

активности почвы, проследить направление её развития и выявить связь с тепловым фактором.

Цель работы – оценка динамики целлюлозолитической активности почвы в различных биотопах и определение её зависимости от теплового фактора на территории северного макросклона хребта Хамар-Дабан.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мониторинг целлюлозолитической активности почвы проводился на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан (в пределах территории Байкальского заповедника) в 2009–2019 годах. По данным метеостанции «Танхой», средняя температура июля 14,7 °С, января – 17,0 °С. Средняя многолетняя сумма осадков около 900 мм в год.

Почвы района исследований, расположенного на высоте 500–600 м н. у. м., по сложению рыхлые; объёмный вес гумусовых горизонтов составляет 0,5–0,7 г / см³, в результате чего почвы высоковолагопроницаемые и не задерживают избыток влаги, что благоприятно для развития микробиологических процессов.

Постоянная пробная площадь заложена у подножья склона северо-восточной экспозиции; 557 м н. у. м.; на открытом участке леса (в лесном «окне»). Кедрово-берёзовый чернично-анемоновый лес. Состав древостоя: 7БЗК+П+Е. Преобладающая порода берёза. Значительна примесь кедра. Единично встречаются ель, пихта. В подлеске рябина. Обильно идёт возобновление пихты. Травяно-кустарничковый ярус высокий, густой, куртины черники чередуются с пятнами анемоны байкальской, папоротников, вейника; проективное покрытие 100 %; обычны брусника, майник двулистный, седмичник европейский, осоки, злаки. Моховой покров не обилён.

Почва: бурая горнолесная грубогумусная.

Для определения биологической активности почвы использовались косвенные «аппликационные» методы (Востров, Петрова, 1961; Терешенкова, Карчевская, 1982). В данном случае это были полоски определённого веса, нарезанные из отстиранной (для удаления крахмала) хлопчатобумажной ткани.

Образцы «аппликаций» прорабатывались в нескольких вариантах: а) помещались на подстилку (крепилась деревянными кольшками); б) закладывались горизонтально под подстилку; в) закладывались горизонтально под гумусовый горизонт.

Использовались данные метеостанции «Танхой».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений обработаны статистически согласно общепринятым рекомендациям (Кремер, 2002). Целлюлозолитическая активность (ЦА %) исчислялась путём деления процентного выражения потери в весе образцов за период экспонирования на количество дней экспонирования.

В табл. 1 представлена статистическая характеристика целлюлозолитической активности, проведённая по ежегодным средним статистическим значениям за ряд представленных лет (n=3–6). Данные сгруппированы и проанализированы по фенологическим сезонам года (зима, весна, лето осень).

Сравнение по биотопам, судя по средним значениям, показывает (табл. 1), что основным местом обитания для целлюлозоразлагающих микроорганизмов является зона между лесной подстилкой и гумусовым горизонтом почвы.

Под подстилкой во все сезоны отмечена самая высокая целлюлозолитическая активность; также идентичной она была в почве в июне и августе. Наивысшая активность микрофлоры во всех биотопах в течение безморозного периода года характерна для второй половины лета (август); самая низкая – на подстилке весной, а под подстилкой и в почве осенью (сентябрь).

Таблица 1

Статистические характеристики целлюлозолитической активности бурой горнолесной грубогумусной почвы по фенологическим сезонам года

Фенологический сезон	Биотоп	\bar{X}	X_{\min}	X_{\max}	σ	V, %	$S_{\bar{x}}$
Потеря в весе «аппликаций» (%) за период исследований							
Зима n = 4	На подстилке	45,41	29,61	64,89	15,481	34,1	7,74
	Под подстилкой	78,75	53,97	89,65	16,691	21,2	8,34
	В почве	60,91	48,12	79,72	15,33	25,2	7,67
Целлюлозолитическая активность (% распада ткани за сутки)							
Зима n = 4	На подстилке	0,17	0,13	0,23	0,045	26,6	0,02
	Под подстилкой	0,29	0,23	0,34	0,046	15,8	0,02
	В почве	0,23	0,18	0,29	0,045	19,5	0,02
Потеря в весе «аппликаций» (%) за период исследований							
Весна (июнь) n = 4	На подстилке	12,00	2,32	23,21	9,013	75,1	4,51
	Под подстилкой	34,87	4,35	50,72	20,880	59,8	10,44
	В почве	34,95	5,45	49,86	20,173	57,7	10,08
Целлюлозолитическая активность (% распада ткани за сутки)							
Весна (июнь) n = 4	На подстилке	0,45	0,08	0,83	0,365	80,4	0,18
	Под подстилкой	1,29	0,14	2,15	0,889	68,8	0,44
	В почве	1,29	0,18	2,13	0,875	67,5	0,43
Потеря в весе «аппликаций» (%) за период исследований							
Лето (июль) n = 6	На подстилке	24,48	2,49	42,59	16,749	68,4	6,83
	Под подстилкой	59,94	16,67	83,33	23,387	39,0	9,54
	В почве	41,24	10,92	62,09	19,796	48,0	8,08
Целлюлозолитическая активность (% распада ткани за сутки)							
Лето (июль) n = 6	На подстилке	0,75	0,08	1,29	0,518	68,8	0,21
	Под подстилкой	1,84	0,55	2,35	0,676	36,7	0,27
	В почве	1,27	0,36	1,88	0,601	47,5	0,25
Потеря в весе «аппликаций» (%) за период исследований							
Лето (август) n = 5	На подстилке	34,14	26,43	49,29	9,881	28,9	4,42
	Под подстилкой	60,71	42,53	85,11	15,795	26,0	7,06
	В почве	60,68	48,65	84,29	14,536	23,9	6,50
Целлюлозолитическая активность (% распада ткани за сутки)							
Лето (август) n = 5	На подстилке	1,11	0,91	1,41	0,218	19,6	0,09
	Под подстилкой	1,98	1,47	2,43	0,357	18,08	0,16
	В почве	1,98	1,68	2,41	0,323	16,3	0,144
Потеря в весе «аппликаций» (%) за период исследований							
Осень (сентябрь) n = 3	На подстилке	14,80	0	27,97	14,057	94,9	8,12
	Под подстилкой	24,42	2,08	45,37	21,679	88,7	12,51
	В почве	19,85	0,91	31,00	16,485	83,0	9,52
Целлюлозолитическая активность (% распада ткани за сутки)							
Осень (сентябрь) n = 3	На подстилке	0,51	0	0,96	0,485	94,9	0,28
	Под подстилкой	0,85	0,10	1,56	0,731	85,7	0,42
	В почве	0,69	0,05	1,07	0,560	81,3	0,32

Примечание к таблице. \bar{X} – среднее арифметическое значение; X_{\min} – минимальное значение; X_{\max} – максимальное значение; σ – среднее квадратическое (стандартное) отклонение; V, % – коэффициент вариации; $S_{\bar{x}}$ – ошибка средней арифметической.

В таблице 2, для наглядности, скомпонованы статистические показатели, посредством которых измеряется степень вариации (R – вариационный размах; σ – среднее квадратическое отклонение) и степень изменчивости ($V\%$ – коэффициент вариации) статистических рядов. Размах вариации для данных по целлюлозолитической активности (ЦА % распада ткани за сутки) определялся по общепринятым рекомендациям (Лакин, 1980) как разность между максимальным и минимальным значением.

Таблица 2

Статистические параметры оценки степени вариации и изменчивости целлюлозолитической активности бурой горнолесной грубогумусной почвы по фенологическим сезонам года

Биотоп / статистические параметры	Доля распада ткани за сутки, %				
	Фенологические сезоны				
	Зима	Весна (YI)	Лето (YII)	Лето (YIII)	Осень (IX)
Вариационный размах (R)					
На подстилке	0,1	0,75	1,21	0,5	0,96
Под подстилкой	0,11	2,01	1,8	0,96	1,46
В почве	0,11	1,99	1,52	0,73	1,02
Среднее квадратическое отклонение (σ)					
На подстилке	0,045	0,365	0,518	0,218	0,485
Под подстилкой	0,046	0,889	0,676	0,357	0,731
В почве	0,045	0,875	0,601	0,323	0,560
Коэффициент вариации, % (V)					
На подстилке	26,6	80,4	68,8	19,6	94,9
Под подстилкой	15,8	68,8	36,7	18,1	85,7
В почве	19,5	67,5	47,5	16,3	81,3

Сравнение по биотопам показывает, что в наибольшей степени активность целлюлозоразлагающей микрофлоры в течение безморозного периода варьирует под подстилкой. В безморозное время года она наиболее высока в почве и под подстилкой весной (июнь), а на подстилке – в первой половине лета (июль). Вариабельность активности микрофлоры в зимний период по биотопам равнозначна, и, в сравнении с другими сезонами, самая минимальная.

Для оценки уровня изменчивости по коэффициенту вариации использовалась общепринятая шкала (Мамаев, 1972): меньше 7 % – очень низкий; 8–15 % – низкий; 16–25 % – средний; 26–35 % – повышенный; 36–50 % – высокий; более 50 % – очень высокий.

Очень высокий уровень изменчивости (67–95 %) целлюлозолитической активности (ЦА) характерен для всех биотопов в течение весеннего и осеннего сезонов; а также – для подстилки в первой половине лета (июль).

Высокому уровню изменчивости (37–48 %) соответствовала ЦА под подстилкой и в почве в первой половине лета (июль).

Средний уровень изменчивости ЦА (16–20 %) отмечен во всех биотопах во второй половине лета (август); а также – под подстилкой и в почве в морозный сезон. На подстилке в течение зимы уровень изменчивости ЦА градуируется как повышенный (27 %).

Судя по коэффициенту вариации, наиболее стабильные условия для жизнедеятельности целлюлозоразлагающей микрофлоры на протяжении всех фенологических сезонов года складываются под подстилкой и в почве.

В таблице 3 показана тенденция развития активности целлюлозоразлагающей микрофлоры за исследованные годы по фенологическим сезонам и биотопам.

Показатели линейного тренда целлюлозолитической активности в различных биотопах (2009–2019 гг.)

Периоды экспонирования «аппликаций»	Сезон	Доля распада ткани за сутки, %		
		Место закладки «аппликаций»		
		На подстилке	Под подстилкой	В почве
13.10.2008–3.06.2009	Зима			
25.08.2015–6.06.2016				
29.08.2017–7.06.2018				
25.09.2018–14.06.2019		$-0,0005x+0,171$	$0,035x+0,208$	$-0,0026x+0,2362$
3.06.2009–10.07.2009	Весна			
30.05.2017–28.06.2017				
7.06.2018–4.07.2018				
14.06.2019–5.07.2019		$0,2206x-0,0978$	$0,4932x+0,0591$	$0,4956x+0,0571$
23.06.2014–22.07.2014	Лето (июль)			
19.06.2015–21.07.2015				
23.06.2016–27.07.2016				
28.06.2017–2.08.2017				
4.07.2018–31.07.2018				
5.07.2019–7.08.2019		$0,269x-0,188$	$0,2944x+0,8074$	$0,3001x+0,2167$
21.07.2015–25.08.2015	Лето (август)			
27.07.2016–26.08.2016				
2.08.2017–29.08.2017				
31.07.2018–28.08.2018				
7.08.2019–5.09.2019		$-0,1332x+1,5083$	$-0,2163x+2,6278$	$-0,0404x+2,103$
17.09.2009–7.10.2009	Осень (сентябрь)			
28.08.2018–25.09.2018				
5.09.2019–4.10.2019		$0,4823x-0,454$	$0,393x+0,0671$	$0,4535x-0,2178$

Как показывает линейный тренд (табл. 3), к окончанию описываемого периода исследований за различные фенологические сезоны по биотопам прослеживается следующая тенденция развития интенсивности целлюлозоразлагающей микрофлоры (ЦА % распада ткани за сутки):

- зимой на подстилке и в почве остаётся без изменений, а под подстилкой обнаруживает несущественный рост;

- весной, в первой половине лета (июль) и осенью значительно возрастает во всех биотопах;

- во второй половине лета (август) во всех биотопах снижается.

С течением времени зимой целлюлозолитическая активность практически не изменяется. Это объясняется тем, что в данный период биотопы изолированы от воздействия погодных факторов мощным снежным покровом, который создаёт для микрофлоры постоянство условий среды обитания.

Темпы целлюлозолитической активности в различные сезоны года в течение безморозного периода неоднородны, в связи с этим было интересно проследить её реакцию на тепловой фактор.

Данные табл. 4 показывают, что даты переходов эффективной (5 °С) и активной (10 °С) температур воздуха весной и летом обнаруживают тенденцию к более раннему началу, а осенью – к более позднему. Таким образом, очевидно, что со временем оптимальный для микрофлоры тепловой режим становится продолжительнее. Этим и обеспечивается увеличение скорости целлюлозолитической активности в июне, июле и сентябре к окончанию

периода исследований. Наличие тренда развития целлюлозолитической активности противоположной направленности в августе можно объяснить её зависимостью не только от климата. Тем более что этот месяц в регионе в тепловом отношении достаточно стабилен. По-видимому, это является следствием воздействия на микробоценоз других факторов среды.

Таблица 4

Показатели линейного тренда дат перехода пороговых температур воздуха в 1971–2019 годах

№ п/п	Дата перехода пороговых температур воздуха / сезон / средняя многолетняя дата	Период	Показатели линейного тренда
1	Относительно регулярный переход максимальной температуры воздуха выше 0 °С / начало весны / 21 марта	1971–2019	$-0,184x+25,29$
		2009–2019	$-1,545x+30,90$
2	Относительно регулярный переход средней суточной температуры воздуха выше 5 °С / пёстрая весна / 5 мая	1981–2019	$-0,108x+68,09$
		2009–2019	$-0,218x+65,03$
3	Относительно регулярный переход средней суточной температуры воздуха выше 10 °С / предлетье / 2 июня	1981–2019	$-0,137x+96,92$
		2009–2019	$-0,213x+94,80$
4	Окончательный переход среднесуточной температуры воздуха выше 10 °С / начало лета / 18 июня	1975–2019	$-0,229x+115,6$
		2009–2019	$-0,881x+111,2$
5	Относительно регулярный переход минимальной температуры воздуха выше 10 °С / разгар лета / 7 июля	1980–2019	$-0,223x+129,4$
		2009–2019	$-1,236x+130,8$
6	Относительно регулярный переход минимальной температуры воздуха ниже 10 °С / начало осени / 19 августа	1974–2019	$0,213x+166,9$
		2009–2019	$0,045x+175,7$
7	Окончательный переход минимальной температуры воздуха ниже 10 °С первоосень / 3 сентября	1974–2019	$0,118x+183,9$
		2009–2019	$0,406x+185,8$

Корреляционный анализ подтверждает определённую зависимость целлюлозолитической активности от теплового фактора. Между датой относительно регулярного перехода максимальной температуры воздуха выше 0 °С и целлюлозолитической активностью июня для всех биотопов обнаружена достоверная тесная обратная связь ($r=-0,83$). Это значит, что чем раньше осуществляется данный температурный переход, тем активнее в начале безморозного периода жизнедеятельность почвенных микроорганизмов.

Для активности целлюлаз на подстилке и под подстилкой в августе важным моментом является окончательный переход среднесуточной температуры воздуха выше 10 °С. Между этими параметрами выявлена тесная обратная связь ($r=-0,96$); чем раньше установится летний тепловой режим, тем выше будет целлюлозолитическая активность во второй половине лета. Кроме того, для целлюлозолитической активности августа определена тесная прямая связь с переходами минимальной температуры воздуха: с относительно регулярным переходом минимальной температуры воздуха ниже 10 °С $r=0,92$ (под подстилкой); с окончательным переходом минимальной температуры воздуха ниже 10 °С $r=0,89$ (в почве). Таким образом, более поздний переход минимальной температуры воздуха ниже 10 °С способствует повышению активности целлюлозоразлагающей микрофлоры во второй половине летнего сезона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате почвенных исследований, проведённых на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан в 2009–2019 годах, получены сведения о динамике целлюлозолитической активности бурой горнолесной почвы. Сравнение по биотопам показало, что основным местом обитания для целлюлозоразлагающих микроорганизмов служит зона между лесной подстилкой и гумусовым горизонтом почвы. Эта тенденция характерна для всех сезонов года.

Наивысшая активность микрофлоры во всех биотопах в течение безморозного периода года характерна для второй половины лета (август); самая низкая – на подстилке весной (июнь), а под подстилкой и в почве осенью (сентябрь). Почвенной микрофлоре свойственна определённая особенность сезонного развития, которая определяется тепловым фактором среды. Об этом свидетельствует наличие достоверной тесной корреляционной связи между показателями целлюлозолитической активности и датами переходов пороговых (0, 5, 10 °С) температур воздуха. Датам переходов данных температур к окончанию периода исследований свойственна тенденция к более раннему началу весной и летом, а к более позднему – осенью. Таким образом, увеличение продолжительности благоприятного теплового режима обуславливает возрастание интенсивности почвенных биологических процессов.

Список литературы

- Востров И. С., Петрова А. Н. Определение биологической активности почвы различными методами // Микробиология. – 1961. – XXX, вып. 4. – С. 665–673.
- Ермакова О. Д. Целлюлозолитическая активность бурозёмов Байкальского заповедника (пихтовые фитоценозы) // Экология и биология почв: проблемы диагностики и индикации: Матер. Междунар. науч. конф. – Ростов н/Д: Ростиздат, 2006. – С. 190–194.
- Ермакова О. Д. Целлюлозолитическая активность бурой лесной почвы под кедрово-берёзовым лесом (Южное Прибайкалье) // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М. М. Кожова: тез. докл. междунар. науч. конф. и междунар. шк. для мол. учёных (Иркутск, 20–25 сентября 2010 г.). – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2010. – С. 139.
- Ермакова О. Д. Взаимосвязь целлюлозолитической активности бурозёмов с составом опада древостоев (хребет Хамар-Дабан; Южное Прибайкалье) // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых природных территорий республики Беларусь: матер. Междунар. науч.-практ. конф., Березинский биосферный заповедник, 4–26 сент. 2012 г. – Минск: Белорусский Дом печати, 2012. – С. 140–142.
- Кремер Н. Ш. Теория вероятностей и математическая статистика. – М.: ЮНИТИ – ДАНА, 2002. – 543 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, – 1972. – 283 с.
- Терешенкова А. И., Карчевская Т. И. К вопросу о биологической активности серых лесных почв // Вестник ЛГУ. Биология. – 1982. – № 21, вып. 4. – С. 70–75.
- Хутакова С. В. Гидроморфные почвы Байкальского региона: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.27 Почвоведение. – Удз: ФГОУ ВПО «Бурятская государственная сельскохозяйственная академия имени В. Р. Филиппова», 2007. – 22 с.
- Экология и биология почв: проблемы диагностики и индикации // Матер. Междунар. науч. конф. – Ростов н/Д: Ростиздат, 2006. – 563 с.

Ermakova O. D. Results of monitoring of cellulolytic activity of brown mountain forest soil of Khamar-Daban ridge (Southern Baikal region) // Ekosistemy. 2023. Iss. 34. P. 44–50.

Soil research was carried out on the northern macroslope of the Khamar-Daban ridge in 2009–2019. As a result, information was obtained on the dynamics of the cellulolytic activity of the brown mountain forest soil, both by biotopes and over time. The standard method using "applications" was used. The obtained data were processed by the statistical method. Comparison by biotopes showed that the main habitat for cellulose-decomposing microorganisms is the zone between the forest litter and the humus horizon of the soil. It is here, under the forest floor, that the highest values of cellulolytic activity are recorded in all seasons of the year (winter, spring, summer, autumn). The highest activity of microflora in all biotopes during the frost-free period of the year is typical for the second half of summer (August); the lowest is on the litter in spring (June), and under the litter and in the soil in autumn (September). Through statistical analysis, it was revealed that the activity of cellulose-decomposing microflora during the frost-free period varies to the greatest extent under the litter. As the linear trend shows, by the end of the described period of research for various phenological seasons, the biotopes show the following trend in the development of the intensity of cellulose-decomposing microflora (CA % of tissue decay per day). In winter, it remains unchanged on the litter and in the soil, and shows insignificant growth under the litter; in spring, in the first half of summer (July) and in autumn it increases significantly in all biotopes; in the second half of summer (August) it decreases in all biotopes. Correlation analysis confirms a certain dependence of cellulolytic activity on the thermal factor of the medium. A close correlation was found between cellulolytic activity and the dates of transition of threshold air temperatures (0, 10 °C).

Key words: cellulolytic activity, Khamar-Daban, statistical analysis, linear trend.

Поступила в редакцию 30.12.22
Принята к печати 18.01.23