

## ОСОБЕННОСТИ ПУЛА ГИДРОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В ПОЧВАХ ЗЕМЛЕДЕЛЬЧЕСКИХ ТЕРРАС ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

© 2024 г. Е. В. Чернышева<sup>а, \*</sup>, Ф. Форназьер<sup>б, с</sup>

<sup>а</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,  
ул. Институтская, 2а, Пушкино, 142290 Россия

<sup>б</sup>Совет по исследованиям в области сельского хозяйства и анализу экономики сельского хозяйства,  
Исследовательский центр виноградарства и энологии, Виа Тристезе 23, Гориция, 34170 Италия

<sup>с</sup>SOLIOMICS, Виа дель Котонифичо, 129/В, Удине 33100 Италия

\*e-mail: e.chernyysheva@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.07.2023 г.

После доработки 10.01.2024 г.

Принята к публикации 10.01.2024 г.

Проведено исследование влияния сельскохозяйственной деятельности в эпоху средневековья (X–XV вв. н.э.) на активности 11 гидролитических ферментов, участвующих в биогеохимических циклах основных элементов в почвах. В качестве объектов исследования выбраны агростратоземы средневековых земледельческих террас среднегорного Дагестана (Plaggic и Hortic Anthrosol). Во всех случаях ферментативная активность изученных почв, во всех почвенных слоях уменьшалась в следующем ряду: щелочная фосфатаза > фосфодиэстераза > кислая фосфатаза > пирофосфатаза > лейцинаминопептидаза > арилсульфатаза > хитиназа > β-глюкозидаза > ксиланаза > α-глюкозидаза > целлюбиогидролаза. Ферментативная активность изученных почв, в первую очередь, определялась величиной микробной биомассы ( $C_{\text{мик}}$ ). Активность ферментов различных групп на 61–94% зависела от  $C_{\text{мик}}$ . Сельскохозяйственная практика, связанная с распашкой, внесением навоза и орошением, приводит к конвергенции активности ферментов азотного цикла в почвах горной зоны, что связано со сходными особенностями круговорота азота в агрогенных почвах, независимо от биоклиматических условий. Внесение органических материалов привело к увеличению физиологической эффективности микробных сообществ и скорости продуцирования ферментов, при этом высокая биологическая активность может сохраняться около 1000 лет. Распашка с внесением органических удобрений в прошлом, привела к увеличению ферментативной активности, выраженной на единицу микробной биомассы (удельная активность).

**Ключевые слова:** органическое вещество, навоз, микробные сообщества, ферментативная активность, сельскохозяйственное освоение

DOI: 10.31857/S0032180X24060066 , EDN: YBPMPQ

### ВВЕДЕНИЕ

Почвенные ферменты катализируют многие химические реакции, являясь более чувствительным индикатором изменения почвы в результате антропогенной деятельности, чем физико-химические свойства почв [19, 25, 44, 52, 56]. Гидролитические ферменты отражают функциональное разнообразие и активность микроорганизмов, включенных в процессы разложения, и, следовательно, играют важнейшую роль в биогеохимических циклах элементов [32, 47, 54].

Стадия трансформации органических материалов в почве ферментами представляет собой важнейшее звено круговорота углерода, так как обеспечивает передвижение поступающего в почву углерода и последующую аккумуляцию его в форме почвенного органического вещества [10].

Начальный этап трансформации азоторганических соединений начинается с действия ферментов пептидаз, гидролизующих пептидные компоненты органических материалов до свободных аминокислот. Эти ферменты играют важную роль

в метаболизме азота в почве и обуславливают динамику минеральных форм азота [10].

Фосфогидролазы выполняют важнейшую биохимическую функцию в непрерывном круговороте фосфора в биогеоценозах, осуществляют мобилизацию закрепленного в органическом веществе фосфора и способствуют его поступлению в корни растений [10].

Минерализацию органических соединений серы и перевод их в доступные растениям неорганические формы осуществляет фермент арилсульфатаза [32].

На долю почвенных внеклеточных ферментов приходится 40–60% общей ферментативной активности почв [56]. Внеклеточными называются ферменты, стабилизированные на почвенной матрице, т.е. связанные с органическим веществом и/или глинистыми минералами, а также свободные и закрепленные ферменты на поверхности микробных клеток [19]. В связи с этим ферментативная активность не всегда отражает активность живых микробных клеток и часто наблюдается слабая взаимосвязь между микробной биомассой и ферментативной активностью [29].

Судить о ферментативной активности как о непосредственной деятельности почвенных микроорганизмов, позволяет так называемая удельная ферментативная активность, выраженная на единицу микробной биомассы [46]. Показано, что данный показатель является чувствительным индикатором в ответ на смену режима землепользования, а также указывает на физиологическое состояние микробного сообщества [26, 34]. Высокая удельная ферментативная активность в почвах может быть обусловлена большей доступностью питательных элементов или более быстрой оборачиваемостью микробной биомассы, что приводит к большей скорости синтеза новых ферментов [17, 43].

В последние годы получил распространение метод определения ферментативной активности с использованием флуорогенно-меченных субстратов, при гидролизе которых образуется флуоресцирующее соединение 4-метилумбеллиферон (МУФ) или 7-амино-4-метилкумарин (АМК) [33, 38]. Преимуществом данного подхода является возможность сравнивать активность ферментов различных групп между собой.

В литературе широко представлены результаты исследования изменения ферментативной активности в результате смены режима землепользования, распашки, орошения, загрязнения поллютантами и др. [6, 7, 14, 38, 55], а также процессов восстановления ферментативной активности после прекращения хозяйственного использования почв [8, 42]. Однако до сих пор мало сведений о том, как изменяется активность ферментов, участвующих в циклах основных химических элементов,

после перехода почвы в погребенное состояние. Известны лишь работы по оценке фосфатазной активности почв, погребенных под разновозрастными курганами [5], а также исследования изменений ферментативной активности после прекращения (более 1000 лет) антропогенной деятельности, связанной с внесением органических удобрений и селитебной нагрузкой [21, 22, 27, 49].

Цель работы — оценить изменение активности ферментов циклов углерода, азота, фосфора и серы в стратифицированных почвах средневековых земледельческих террас Восточного Кавказа.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ<sup>1</sup>

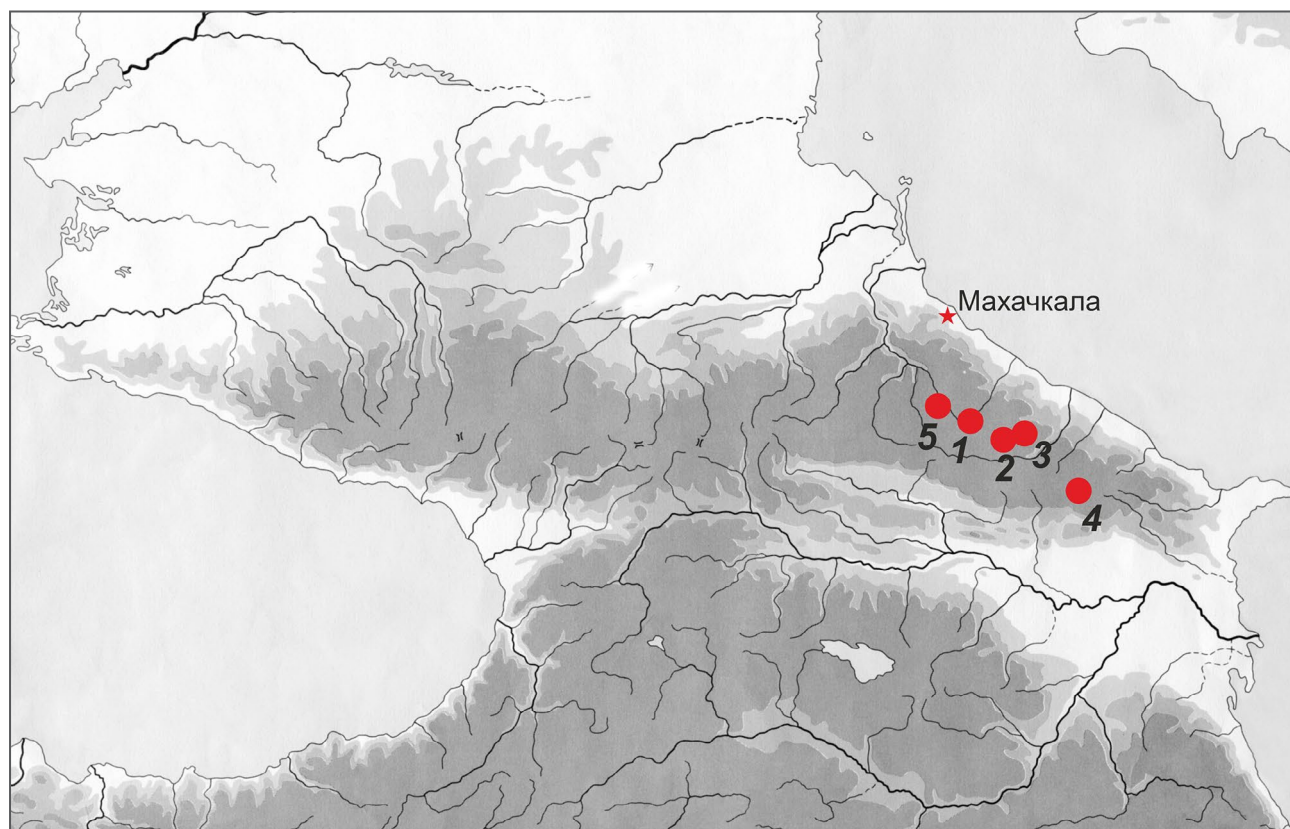
**Объекты исследования.** В среднегорной зоне Восточного Кавказа (Республика Дагестан) были изучены террасы, предположительно, созданные в эпоху развитого Средневековья (X–XV вв. н.э.) и функционировавшие до 80–90 гг. прошлого столетия (рис. 1). Почвы — агrostратоземы светлогумусовые и темnogумусовые (Plaggic и Hortic Anthrosol соответственно). Многовековая распашка склонов привела к активному вовлечению материала почвообразующей породы в области тылового шва террас, росту почвенного профиля в прибровочной части и формированию системы погребенных постагрогенных горизонтов [2, 3]. В настоящее время почвы террасы находятся в залежном состоянии.

Ключевые участки террасовых почв в среднегорной зоне Восточного Кавказа были расположены на выходах различных почвообразующих пород:

- делювий глин и песчаников (ключевой участок Гуниб, среднегодовое количество осадков 600 мм),
- известняки (ключевой участок Муги, среднегодовое количество осадков 400 мм),
- глинистые сланцы (ключевой участок Джаба, среднегодовое количество осадков 350 мм),
- песчаники (ключевой участок Акуша, среднегодовое количество осадков 450 мм),
- аллювиально-делювиальные отложения известковистого песчаника, крупного галечника с примесью суглинистых и глинистых отложений аллювиальной природы (ключевой участок Гоцатль, среднегодовое количество осадков 450 мм). Было заложено два почвенных разреза: на орошаемом и неорошаемом участках.

**Отбор почвенных образцов.** Для заложения почвенных разрезов выбирали наиболее репрезентативные участки. Почвенные разрезы во всех случаях закладывали в прибровочной аккумулятивной части террасы каждого ключевого участка, на

<sup>1</sup> Описание объектов и свойства почв ключевых участков, представленных в настоящей работе, были опубликованы ранее, поэтому ограничимся краткой информацией.



**Рис. 1.** Расположение объектов исследования. 1 — ключевой участок Гуниб, 2 — ключевой участок Акуша, 3 — ключевой участок Муги, 4 — ключевой участок Джаба, 5 — ключевой участок Гоцатль.

некотором удалении от откоса. Именно в этом месте можно получить наиболее полное представление о почвах террас как с генетико-эволюционных позиций, так и с точки зрения оценки современного состояния почв [3]. На выбранных участках выполнено морфолого-генетическое описание профилей почв, отобраны образцы. На микробиологические анализы образцы отбирали с соблюдением условий асептики. После отбора почвенные образцы на микробиологические анализы замораживали при  $-18^{\circ}\text{C}$ . Перед проведением анализов образцы размораживали в холодильнике при  $+4^{\circ}\text{C}$ , затем их просеивали, отбирали корни и предынкубировали при  $22^{\circ}\text{C}$  в течение 72 ч. До выполнения микробиологических анализов образцы хранили не более одного месяца.

**Методы исследования.** *Определение физико-химических свойств почв.* Содержание органического углерода ( $\text{C}_{\text{орг}}$ ) определяли в воздушно-сухой почве методом мокрого сжигания по Тюрину, pH водной вытяжки потенциометрическим методом, гранулометрический состав — пипеточным методом [9]. Физические и химические свойства определяли в воздушно-сухой почве. Химические анализы выполняли в ЦКП ИФХиБПП РАН.

*Определение микробной биомассы.* Углерод микробной биомассы ( $\text{C}_{\text{мик}}$ ) оценивали по содержанию почвенной двухцепочечной ДНК (дцДНК) с использованием коэффициента пересчета 5.2 [45]. Почвенную ДНК выделяли с помощью коммерческого набора FastDNA® SPIN kit for Soil (MP Biomedicals, Германия). дцДНК в супернатанте измеряли флуорометрически с использованием красителя пикогрина (Life Technologies, США) на микропланшетном ридере FLUOstar omega (BMG Labtech, Германия). Как было показано в ряде работ, определение микробной дцДНК является альтернативным методом измерения почвенной микробной биомассы и позволяет оценивать микробную биомассу, учитывая непосредственное количество базового клеточного компонента, универсального для всех живых организмов [15, 45].

*Определение ферментативной активности.* Провели исследование активности 11 гидролитических ферментов (табл. 1). Ферментативную активность определяли с использованием процедуры гетеромолекулярного обмена с разрушением почвенных агрегатов и микробных клеток [23]. В микроцентрифужную пробирку (две повторности) помещали 0.4 г почвы вместе с 1.4 мл 3% раствора лизоцима,

**Таблица 1.** Ферменты и параметры определения их активности

| Фермент               | Код фермента | Аббре-виатура | Субстрат                                | pH  | Время инкубации, ч |
|-----------------------|--------------|---------------|-----------------------------------------|-----|--------------------|
| Цикл серы             |              |               |                                         |     |                    |
| Арилсульфатаза        | 3.1.6.1      | АС            | 4-МУФ-сульфат                           | 5.8 | 4                  |
| Цикл углерода         |              |               |                                         |     |                    |
| $\alpha$ -Глюкозидаза | 3.2.1.20     | АГ            | 4-МУФ- $\alpha$ -D-глюкопиранозид       | 5.8 | 12                 |
| $\beta$ -Глюкозидаза  | 3.2.1.21     | БГ            | 4-МУФ- $\beta$ -D-глюкопиранозид        | 5.8 | 3                  |
| Целлобиогидролаза     | 3.2.1.4      | ЦЛ            | 4-МУФ- $\beta$ -D-целлобиозид           | 5.8 | 12                 |
| Ксиланаза             | 3.2.1.8      | КС            | 4-МУФ- $\beta$ -D-ксилопиранозид        | 5.8 | 12                 |
| Цикл азота            |              |               |                                         |     |                    |
| Хитиназа              | 3.2.1.14     | ХТ            | 4-МУФ-N-ацетил- $\beta$ -D-глюкозаминид | 5.8 | 12                 |
| Лейцинаминопептидаза  | 3.4.11.1     | ЛП            | L-лейцин-7-АМК гидрохлорид              | 7.5 | 3                  |
| Цикл фосфора          |              |               |                                         |     |                    |
| Кислая фосфатаза      | 3.1.3.2      | КФ            | 4-МУФ-фосфат                            | 5.8 | 3                  |
| Щелочная фосфатаза    | 3.1.3.1      | ЩФ            | 4-МУФ-фосфат                            | 9.0 | 1                  |
| Фосфодиэстераза       | 3.1.4.1      | БФ            | Бис(4-МУФ)ортофосфорная кислота         | 7.5 | 2                  |
| Пирофосфатаза         | 3.6.1.1      | ПФ            | Бис(4-МУФ)дифосфорная кислота           | 5.8 | 2                  |

0.4 мл стеклянных шариков ( $d = 100$  мкм) и 0.4 мл шариков из оксида циркония ( $d = 1000$  мкм). Почвенные агрегаты разрушали с помощью вибрационной мельницы Retsch 400 mill (Германия) при 30 уд./с в течение 3 мин. Затем центрифугировали при 20000 g в течение 5 мин при температуре 10°C. Супернатант (30 мкл), содержащий десорбированные ферменты, помещали в планшет, в каждой ячейке которого находилось 50 мкл раствора модифицированного универсального буфера с оптимальным pH для каждого фермента. После этого приливали 50 мкл субстрата в каждую ячейку планшета. Измерения проводили в четырех повторностях. Количество флуоресценции измеряли на флуориметре Fluoroskan (Thermo Scientific) при длине волны возбуждения эмиссии 355 нм и испускания 460 нм.

**Статистическая обработка данных.** Результаты выражали на абсолютно сухую навеску почвы. Статистическую обработку данных проводили в программе Past 4.03. Использовали такие методы, как составление корреляционной матрицы ( $r$  Пирсона), канонический анализ соответствия (ССА), а также составляли кластеризованную тепловую карту, пересчитав абсолютные значения исследованных показателей на относительные значения в процентах от максимальных.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Физико-химические свойства** всех изученных почв представлены в табл. 2. Исследованные почвы земледельческих террас среднегорного Дагестана существенно отличались по своим свойствам.

В агростратоземах содержание  $C_{орг}$  зависело не только от особенностей агротехники и внесения органических удобрений, но и от свойств почвообразующих пород. Максимальное его содержание выявлено в агростратоземе темногумусовом на известняках (ключевой участок Муги). Насыщенность почв основаниями обусловила накопление органического вещества за счет уменьшения скорости его минерализации [39, 40].

Содержание глины в почвах земледельческих террас также определялось свойствами почвообразующих пород. Наиболее тяжелыми по гранулометрическому составу были агростратозем светлогумусовый и темногумусовый ключевых участков Джаба (глинистые сланцы) и Муги (известняки) соответственно, наиболее легким — агростратозем светлогумусовый ключевого участка Акуша (песчаники).

Во всех изученных почвах земледельческих террас среднегорного Дагестана реакция среды изменялась от слабо- до сильнощелочной.

**Таблица 2.** Физико-химические свойства почв, микробная биомасса и активность гидролитических ферментов изученных почв (расшифровка аббревиатур представлена в табл. 1)

| Почва                                                                     | Горизонт/<br>глубина, см | С <sub>орг</sub> | Глина | рН  | С <sub>микс</sub><br>мкг С/г<br>почвы | Агстратозем темногумусовый на известняках (Ключевой участок Мути) |     |     |     |     |     |       |      |       |      | Агстратозем светлогумусовый на глинистых сланцах (Ключевой участок Джаба) |      |  |  |  | ЛП |
|---------------------------------------------------------------------------|--------------------------|------------------|-------|-----|---------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-------|------|-------|------|---------------------------------------------------------------------------|------|--|--|--|----|
|                                                                           |                          | %                |       |     |                                       | АС                                                                | АГ  | БГ  | ЦЛ  | КС  | ХТ  | ЩФ    | КФ   | БФ    | ПФ   | нмоль 7-АМК/г<br>почвы в час                                              |      |  |  |  |    |
|                                                                           |                          |                  |       |     |                                       |                                                                   |     |     |     |     |     |       |      |       |      |                                                                           |      |  |  |  |    |
| Агстратозем темногумусовый на известняках (Ключевой участок Мути)         |                          |                  |       |     |                                       |                                                                   |     |     |     |     |     |       |      |       |      |                                                                           |      |  |  |  |    |
| Современный слой                                                          | 0–10                     | 4.20             | 48    | 7.8 | 313.6                                 | 13.8                                                              | 0.5 | 3.7 | 0.2 | 1.1 | 4.1 | 319.4 | 65.8 | 77.2  | 31.5 |                                                                           | 36.8 |  |  |  |    |
|                                                                           | 10–20                    | 2.80             | 42    | 7.9 | 260.3                                 | 17.0                                                              | 0.5 | 4.0 | 0.2 | 0.9 | 4.7 | 401.3 | 79.1 | 126.5 | 60.4 |                                                                           | 35.5 |  |  |  |    |
| Постагрогенный слой                                                       | 20–30                    | 1.70             | 49    | 8.1 | 143.9                                 | 4.4                                                               | 0.2 | 1.6 | 0.0 | 0.3 | 2.2 | 133.0 | 30.4 | 50.9  | 15.0 |                                                                           | 16.1 |  |  |  |    |
|                                                                           | 30–40                    | 1.60             | 47    | 8.1 | 111.6                                 | 3.2                                                               | 0.3 | 1.2 | 0.0 | 0.2 | 2.4 | 120.7 | 23.4 | 38.9  | 12.1 |                                                                           | 10.8 |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 40–50                    | 1.60             | 46    | 8.1 | 82.0                                  | 2.1                                                               | 0.2 | 0.8 | 0.0 | 0.1 | 1.4 | 58.4  | 12.9 | 18.5  | 4.1  |                                                                           | 8.9  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 50–60                    | 1.80             | 48    | 8.2 | 82.9                                  | 2.3                                                               | 0.3 | 0.9 | 0.0 | 0.2 | 1.3 | 57.5  | 14.7 | 17.6  | 4.5  |                                                                           | 8.7  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 60–70                    | 2.10             | 48    | 8.1 | 80.5                                  | 1.9                                                               | 0.3 | 0.9 | 0.0 | 0.1 | 1.4 | 61.5  | 14.3 | 15.8  | 4.4  |                                                                           | 7.8  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 70–80                    | 2.00             | 47    | 8.1 | 84.7                                  | 1.9                                                               | 0.2 | 0.9 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 75.7  | 14.5 | 16.2  | 4.5  |                                                                           | 8.3  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 80–90                    | 2.70             | 48    | 8.1 | 83.1                                  | 2.2                                                               | 0.3 | 1.1 | 0.0 | 0.3 | 1.6 | 67.7  | 18.5 | 21.7  | 7.6  |                                                                           | 7.2  |  |  |  |    |
| Погребенная почва                                                         | 90–100                   | 2.80             | 49    | 8.1 | 92.9                                  | 3.3                                                               | 0.4 | 1.4 | 0.0 | 0.2 | 2.0 | 102.2 | 28.4 | 29.6  | 14.1 |                                                                           | 10.9 |  |  |  |    |
|                                                                           | 100–110                  | 3.30             | 52    | 8.1 | 81.7                                  | 2.4                                                               | 0.2 | 1.0 | 0.0 | 0.1 | 1.6 | 68.3  | 19.3 | 19.5  | 10.8 |                                                                           | 6.7  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 110–120                  | 3.30             | 23    | 8.1 | 85.1                                  | 1.3                                                               | 0.0 | 0.7 | 0.0 | 0.0 | 1.4 | 66.7  | 23.2 | 15.7  | 16.4 |                                                                           | 5.5  |  |  |  |    |
| Агстратозем светлогумусовый на глинистых сланцах (Ключевой участок Джаба) |                          |                  |       |     |                                       |                                                                   |     |     |     |     |     |       |      |       |      |                                                                           |      |  |  |  |    |
| Современный слой                                                          | 0–20                     | 2.00             | 41    | 7.7 | 223.5                                 | 6.9                                                               | 0.5 | 8.8 | 0.5 | 1.3 | 6.6 | 199.8 | 56.9 | 31.4  | 18.9 |                                                                           | 79.9 |  |  |  |    |
|                                                                           | 20–40                    | 1.40             | 53    | 7.7 | 178.5                                 | 7.3                                                               | 0.4 | 3.9 | 0.0 | 0.9 | 4.2 | 145.9 | 38.9 | 27.7  | 15.3 |                                                                           | 28.8 |  |  |  |    |
| Постагрогенный слой                                                       | 40–60                    | 1.20             | 52    | 8.0 | 122.2                                 | 2.9                                                               | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.4 | 3.3 | 106.8 | 24.0 | 21.6  | 14.1 |                                                                           | 14.5 |  |  |  |    |
|                                                                           | 60–80                    | 1.20             | 39    | 8.1 | 66.2                                  | 1.0                                                               | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 53.2  | 11.3 | 10.6  | 7.7  |                                                                           | 6.0  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 80–100                   | 1.10             | 48    | 8.2 | 33.1                                  | 0.4                                                               | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 24.5  | 4.2  | 6.7   | 2.5  |                                                                           | 4.7  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 100–120                  | 1.00             | 52    | 8.5 | 27.2                                  | 0.4                                                               | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 19.6  | 4.2  | 4.6   | 2.0  |                                                                           | 4.5  |  |  |  |    |
| –“–                                                                       | 120–140                  | 1.10             | 47    | 8.4 | 23.3                                  | 0.3                                                               | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 17.7  | 3.0  | 5.0   | 1.5  |                                                                           | 12.5 |  |  |  |    |

Окончание табл. 2

| Почва                                                                | Горизонт/<br>глубина, см | С <sub>орг</sub> | Глина | pH  | С <sub>микс</sub><br>мкг С/г<br>почвы | ферментативная активность, нмоль 4-МУФ/г почвы в час |     |     |     |     |     |       |      |      |                              | ПФ   | ЛП |
|----------------------------------------------------------------------|--------------------------|------------------|-------|-----|---------------------------------------|------------------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-------|------|------|------------------------------|------|----|
|                                                                      |                          | %                |       |     |                                       | АС                                                   | АГ  | БГ  | ЦЛ  | КС  | ХТ  | ЩФ    | КФ   | БФ   |                              |      |    |
|                                                                      |                          |                  |       |     |                                       |                                                      |     |     |     |     |     |       |      |      | нмоль 7-АМК/г<br>почвы в час |      |    |
| —“—                                                                  | 140—160                  | 1.00             | 49    | 8.4 | 19.2                                  | 0.2                                                  | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 12.2  | 2.4  | 3.4  | 0.9                          | 1.2  |    |
| —“—                                                                  | 160—180                  | 0.90             | 47    | 8.2 | 9.8                                   | 0.2                                                  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 9.4   | 1.8  | 2.2  | 0.7                          | 1.4  |    |
| —“—                                                                  | 180—200                  | 0.90             | 49    | 8.3 | 9.3                                   | 0.0                                                  | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.6   | 1.8  | 1.4  | 0.5                          | 1.2  |    |
| —“—                                                                  | 200—220                  | 0.90             | 50    | 8.5 | 15.9                                  | 0.0                                                  | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 10.0  | 2.0  | 2.0  | 1.1                          | 1.5  |    |
| —“—                                                                  | 220—260                  | 0.95             | 45    | 8.5 | 13.1                                  | 0.0                                                  | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.6   | 0.8  | 1.6  | 0.5                          | 1.0  |    |
| —“—                                                                  | 260—275                  | 1.10             | 54    | 8.6 | 9.4                                   | 0.0                                                  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.8   | 1.2  | 1.0  | 0.5                          | 1.1  |    |
| —“—                                                                  | 275—305                  | 1.10             | 47    | 8.5 | 8.0                                   | 0.0                                                  | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.6   | 1.1  | 1.0  | 0.3                          | 1.1  |    |
| Агростратозем светлогумусовый на песчаниках (Ключевой участок Акуша) |                          |                  |       |     |                                       |                                                      |     |     |     |     |     |       |      |      |                              |      |    |
| Современный слой                                                     | 0—10                     | 2.14             | 24    | 7.5 | 193.4                                 | 6.3                                                  | 0.6 | 4.8 | 0.4 | 1.3 | 3.8 | 277.2 | 40.3 | 50.5 | 19.2                         | 37.3 |    |
| Постагрогенный слой<br>Ploughed layer                                | 10—20                    | 1.23             | 24    | 7.8 | 123.9                                 | 5.3                                                  | 0.4 | 2.2 | 0.3 | 0.7 | 3.7 | 172.7 | 34.9 | 42.3 | 13.6                         | 20.6 |    |
|                                                                      | 20—30                    | 0.97             | 25    | 7.8 | 104.4                                 | 2.7                                                  | 0.2 | 2.4 | 0.2 | 0.8 | 3.6 | 114.5 | 16.9 | 35.3 | 5.9                          | 11.1 |    |
|                                                                      | 30—40                    | 0.78             | 25    | 7.8 | 61.4                                  | 1.6                                                  | 0.0 | 1.4 | 0.0 | 0.3 | 1.7 | 72.3  | 11.3 | 21.9 | 4.1                          | 8.3  |    |
|                                                                      | 40—50                    | 0.70             | 27    | 8.1 | 52.1                                  | 1.4                                                  | 0.0 | 1.6 | 0.0 | 0.3 | 1.6 | 56.6  | 8.0  | 16.9 | 2.9                          | 6.8  |    |
|                                                                      | 50—60                    | 0.76             | 27    | 8.1 | 25.9                                  | 0.3                                                  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 25.4  | 3.6  | 5.5  | 1.2                          | 2.7  |    |
|                                                                      | 60—70                    | 0.87             | 25    | 8.1 | 27.9                                  | 0.4                                                  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 22.1  | 4.4  | 5.5  | 1.1                          | 3.4  |    |
|                                                                      | 70—80                    | 0.88             | 24    | 8.1 | 24.8                                  | 0.3                                                  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 21.7  | 4.2  | 4.6  | 1.2                          | 2.7  |    |
|                                                                      | 80—90                    | 0.94             | 23    | 8.0 | 29.3                                  | 0.3                                                  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 20.2  | 4.4  | 3.7  | 0.9                          | 2.9  |    |
|                                                                      | 90—100                   | 0.84             | 27    | 8.0 | 23.1                                  | 0.0                                                  | 0.0 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 16.8  | 3.2  | 2.5  | 0.9                          | 1.9  |    |
|                                                                      | 100—110                  | 0.68             | 26    | 8.1 | 16.7                                  | 0.2                                                  | 0.0 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 18.0  | 5.6  | 3.8  | 1.2                          | 2.9  |    |
|                                                                      | 110—120                  | 0.79             | 31    | 8.1 | 12.4                                  | 0.1                                                  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 17.1  | 5.0  | 3.7  | 0.8                          | 1.2  |    |
|                                                                      | 120—130                  | 0.81             | 32    | 8.1 | 9.4                                   | 0.0                                                  | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 12.2  | 4.8  | 2.0  | 0.7                          | 0.9  |    |
|                                                                      | 130—160                  | 1.01             | 38    | 8.2 | 10.6                                  | 0.0                                                  | 0.0 | 0.1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 12.9  | 5.1  | 3.7  | 0.7                          | 1.1  |    |
|                                                                      | Burial soil              |                  |       |     |                                       |                                                      |     |     |     |     |     |       |      |      |                              |      |    |

Агростратозем светлогумусовый на делювии глин и песчаников (Ключевой участок Гуниб)

|                                                                                   |         |      |    |     |       |      |     |     |     |     |     |       |      |      |      |      |
|-----------------------------------------------------------------------------------|---------|------|----|-----|-------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-------|------|------|------|------|
| Современный слой<br>Постагrogenный слой<br>—“—<br>—“—<br>—“—<br>—“—<br>—“—<br>—“— | 0–20    | 2.25 | 42 | 7.3 | 286.6 | 13.5 | 1.4 | 6.4 | 0.3 | 1.1 | 9.1 | 296.3 | 64.3 | 82.6 | 33.3 | 30.1 |
|                                                                                   | 20–40   | 1.05 | 40 | 7.1 | 111.3 | 4.4  | 0.4 | 2.3 | 0.0 | 0.4 | 3.4 | 127.7 | 28.4 | 40.2 | 10.9 | 13.5 |
|                                                                                   | 40–60   | 0.65 | 36 | 7.4 | 45.4  | 1.9  | 0.0 | 1.1 | 0.0 | 0.2 | 2.2 | 61.2  | 15.5 | 16.2 | 4.8  | 6.5  |
|                                                                                   | 60–80   | 0.60 | 34 | 7.6 | 32.8  | 1.4  | 0.0 | 1.0 | 0.0 | 0.1 | 1.7 | 52.6  | 12.3 | 13.2 | 3.2  | 4.8  |
|                                                                                   | 80–100  | 0.65 | 40 | 7.9 | 25.5  | 1.1  | 0.0 | 0.9 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 44.2  | 11.3 | 9.4  | 2.5  | 4.3  |
|                                                                                   | 100–120 | 0.75 | 37 | 8.0 | 31.9  | 1.4  | 0.0 | 0.7 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 48.9  | 12.9 | 13.1 | 3.2  | 4.5  |
|                                                                                   | 120–140 | 0.70 | 38 | 8.0 | 23.3  | 0.6  | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 24.5  | 9.1  | 7.6  | 1.5  | 2.6  |
|                                                                                   | 140–160 | 0.70 | 40 | 7.8 | 16.1  | 0.5  | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 19.9  | 7.0  | 4.6  | 1.1  | 1.9  |
| Погребенная почва<br>—“—                                                          | 160–180 | 0.70 | 39 | 7.9 | 10.8  | 0.5  | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 18.0  | 6.2  | 4.4  | 1.1  | 1.7  |
|                                                                                   | 180–220 | 0.45 | 41 | 8.1 | 6.6   | 0.2  | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 9.9   | 5.3  | 2.6  | 0.7  | 1.4  |

Агростратозем светлогумусовый на аллювиально-делювиальных отложениях известкового песчаника (Ключевой участок Гоцатль, орошаемый участок)

|                                                                                                                |              |      |    |     |       |     |     |      |     |     |     |       |      |      |      |      |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|------|----|-----|-------|-----|-----|------|-----|-----|-----|-------|------|------|------|------|
| Современный слой<br>—“—<br>Посторошаемый слой<br>—“—<br>Постагrogenный слой<br>—“—<br>Погребенная почва<br>—“— | Ад 0–2       | 2.27 | 30 | 8.2 | 305.5 | 4.5 | 2.5 | 10.5 | 1.7 | 3.2 | 9.1 | 465.4 | 41.6 | 40.8 | 33.7 | 34.8 |
|                                                                                                                | А1 2–15      | 1.83 | 32 | 8.5 | 239.6 | 4.4 | 0.6 | 3.0  | 0.3 | 0.7 | 3.3 | 347.0 | 32.5 | 40.8 | 20.4 | 16.9 |
|                                                                                                                | АВ 15–28     | 0.86 | 30 | 8.7 | 109.9 | 2.5 | 0.3 | 0.9  | 0.2 | 0.2 | 1.2 | 239.4 | 20.5 | 30.8 | 9.8  | 5.5  |
|                                                                                                                | В1 28–50     | 0.81 | 34 | 8.8 | 67.4  | 1.1 | 0.2 | 0.6  | 0.1 | 0.1 | 0.6 | 131.3 | 11.8 | 16.5 | 14.6 | 2.8  |
|                                                                                                                | В2 50–65     | 0.74 | 41 | 8.7 | 38.0  | 0.7 | 0.0 | 0.3  | 0.1 | 0.0 | 0.2 | 95.3  | 8.0  | 9.9  | 9.4  | 1.9  |
|                                                                                                                | [АВ] 65–75   | 0.82 | 46 | 8.8 | 36.9  | 0.6 | 0.0 | 0.3  | 0.1 | 0.0 | 0.3 | 67.3  | 6.0  | 8.4  | 6.8  | 1.7  |
|                                                                                                                | [В] 75–100   | 0.88 | 46 | 8.6 | 29.8  | 0.4 | 0.0 | 0.2  | 0.1 | 0.0 | 0.2 | 73.4  | 5.2  | 8.2  | 6.3  | 1.9  |
|                                                                                                                | [ВС] 100–115 | 0.76 | 45 | 8.6 | 22.8  | 0.3 | 0.0 | 0.2  | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 83.9  | 3.9  | 9.1  | 9.8  | 1.7  |

Агростратозем светлогумусовый на аллювиально-делювиальных отложениях известкового песчаника (Ключевой участок Гоцатль, не орошаемый участок)

|                                                              |             |     |    |     |      |     |     |     |     |     |     |       |      |      |      |      |
|--------------------------------------------------------------|-------------|-----|----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|------|------|------|------|
| Современный слой<br>Постагrogenный слой<br>—“—<br>—“—<br>—“— | А1 0–20     | 0.9 | 29 | 8.6 | 92.5 | 2.5 | 0.3 | 5.2 | 0.7 | 1.4 | 3.2 | 260.6 | 28.9 | 38.0 | 24.1 | 15.5 |
|                                                              | АВ 20–30    | 0.7 | 37 | 8.6 | 50.3 | 1.1 | 0.1 | 1.2 | 0.2 | 0.3 | 1.4 | 113.6 | 13.9 | 19.5 | 18.9 | 4.7  |
|                                                              | В 35–52     | 1.0 | 38 | 8.6 | 51.6 | 0.9 | 0.1 | 1.0 | 0.2 | 0.2 | 1.0 | 91.0  | 12.0 | 18.3 | 14.7 | 3.9  |
|                                                              | [А] 52–85   | 0.5 | 44 | 8.7 | 27.4 | 0.4 | 0.0 | 0.4 | 0.1 | 0.0 | 0.4 | 36.2  | 5.2  | 6.2  | 5.3  | 1.6  |
|                                                              | [ВС] 85–100 | 0.6 | 45 | 8.7 | 19.6 | 0.1 | 0.0 | 0.1 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | 17.3  | 2.0  | 3.4  | 3.0  | 0.6  |
|                                                              |             |     |    |     |      |     |     |     |     |     |     |       |      |      |      |      |

**Микробная биомасса.** В целом изученные почвы характеризовались невысоким содержанием  $C_{орг}$ , что дает основание использовать метод определения содержания дцДНК в качестве оценки микробной биомассы [15]. Кроме того, сильнощелочная реакция среды большинства почв, делает невозможным использование традиционного расчета микробной биомассы методом субстрат-индуцированного дыхания [13, 45].

Микробная биомасса террасовых почв определялась свойствами почвообразующих пород. Так, в агростратоземе темногумусовом на известняках (ключевой участок Муги) высоким значениям  $C_{мик}$  способствовал тяжелый гранулометрический состав, а также большое содержание  $C_{орг}$ . Известно, что гуминовые вещества способны связывать внеклеточную ДНК с помощью катионной связи [24], а способность глины связывать ДНК на три порядка выше, чем у песка [18].

Минимальные значения  $C_{мик}$  наблюдались в почве неорошаемой террасы на аллювиальных отложениях (ключевой участок Гоцатль). Кроме того, варьирование микробной биомассы по профилю террасовых почв связано с различной интенсивностью поступления органических удобрений при распадке в прошлом. Известно, что поступление значительного количества органических удобрений (навоза и компостов) приводит к стабилизации и увеличению содержания почвенного органического вещества и микробной биомассы [30, 31, 33].

**Активность ферментов углеродного цикла.** В общем углеводном обмене в почве наибольший интерес представляют целлюлазы, глюкозидазы и ксиланаза [10]. Целлобиогидролаза расщепляет молекулу целлюлозы до целлобиозы, которая затем под действием  $\beta$ -глюкозидазы, разлагается до глюкозы, ксиланаза участвует в разложении ксилана, входящего в состав гемицеллюлоз,  $\alpha$ -глюкозидаза участвует в разложении мальтозы.

В изученных почвах активность четырех важнейших ферментов, вовлеченных в минерализацию углеводов, в целом была невысокой и уменьшалась во всех почвенных слоях в следующем порядке:  $\beta$ -глюкозидаза > ксиланаза >  $\alpha$ -глюкозидаза > целлобиогидролаза. Основным фактором, влияющим на активность ферментов углеродного цикла, была величина  $C_{мик}$ . Варьирование ферментативной активности определялось на 80–94% также величиной  $C_{мик}$ . Ослабление зависимости отмечено только в отношении целлобиогидролазы, активность которой зависела от  $C_{мик}$  лишь на 61%. Высокие значения ферментов углеродного цикла отмечались только в верхних горизонтах почв, затем их активность резко падала с глубиной.

**Активность ферментов азотного цикла.** Рассмотрим особенности изменения активности двух ферментов: лейцинаминопептидазы, ответственной за

разложение азотсодержащих органических компонентов до аминокислот [20], и хитиназы, ответственной за гидролиз грибного хитина и бактериального пептидогликана и являющейся важным посредником в цикле азота и углерода в почвах [51].

Активность лейцинаминопептидазы была существенно выше активности хитиназы во всех изученных почвах. В исследованных террасовых почвах, сформированных на различных почвообразующих породах, активность ферментов азотного цикла была достаточно близка, т.е. несмотря на различия в условиях почвообразования, сельскохозяйственная практика с применением органических удобрений в прошлом привела к выравниванию ферментативной активности в почвах. В свою очередь, это может указывать на сходные особенности круговорота азота в постагрогенных почвах среднегорной зоны Восточного Кавказа. Кроме того, отмечено возрастание ферментативной активности, в первую очередь лейцинаминопептидазы, на различных глубинах в пахотных слоях. Существенное уменьшение активности лейцинаминопептидазы наблюдалось лишь в почве неорошаемой террасы на аллювиальных отложениях (ключевой участок Гоцатль).

**Активность ферментов фосфорного цикла.** Фосфомоноэстеразы являются наиболее изученными ферментами, в связи с их высокой значимостью в минерализации органического фосфора. В зависимости от реакции почвенной среды выделяют кислую и щелочную фосфомоноэстеразу, которые продуцируются многими грибами, бактериями, а также корнями растений [28, 42, 50]. Неорганическая пирофосфатаза катализирует гидролиз пирофосфатов до ортофосфатов. Фосфодиэстераза осуществляет гидролиз фосфодиэфирной связи органических соединений [20].

Как правило, в почвах сельскохозяйственных террас исследованных ключевых участков активность ферментов фосфорного цикла по всему почвенному профилю уменьшалась в ряду: щелочная фосфатаза > фосфодиэстераза > кислая фосфатаза > пирофосфатаза. Выявленные различия в ферментативной активности указывают на существенные различия в метаболических путях трансформации соединений фосфора в почвах антропогенно-преобразованных экосистем.

Увеличение ферментативной активности при внесении навоза почв — хорошо известный факт, что в первую очередь относится именно к активности щелочной фосфатазы [21, 35].

Активность ферментов фосфорного цикла во многом определялась содержанием  $C_{мик}$  и физической глины, а также особенностями хозяйственного использования почв в прошлом. Максимальная активность фосфатаз наблюдалась в агростратоземе светлогумусовом ключевого участка Гоцатль.

Данная территория характеризуется засушливыми условиями с периодическими засухами, поэтому до недавнего времени практиковалось орошение напуском [2]. Предположительно этот агротехнический прием привел к увеличению биологической активности почв [1, 11, 16].

В агростратоземе темногумусовом ключевого участка Муги фосфатазная активность также была высокой по всему профилю почвы, что связано с высоким содержанием  $C_{орг}$  и физической глины. Здесь в слое погребенной почвы (90–120 см) активность щелочной фосфатазы достигала 100 нмоль 4-МУФ/(г почвы ч), однако в слое 0–10 см наблюдалось уменьшение ферментативной активности, вызванное распахкой с использованием тяжелой техники. Минимальная активность ферментов фосфорного цикла выявлена в агростратоземе светлогумусовом легкого гранулометрического состава на песчаниках (ключевой участок Акуша) и агростратоземе светлогумусовом среднесуглинистом неорошаемого участка на аллювиальных отложениях (ключевой участок Гоцатль). Следует отметить, что регулярное припахивание больших объемов материала почвообразующей породы в почвенную толщу при распахке приводило к эффекту “разбавления” биологической активности почв.

**Активность арилсульфатазы.** Арилсульфатаза важнейший фермент цикла серы, и ее активность может существенно изменяться при земледельческом освоении территории. Показано, что именно

активность арилсульфатазы в большей степени изменяется в ответ на внесение навоза [35].

Из-за очень схожих тенденций изменения активности арилсульфатазы в изученных почвах с активностью фосфатаз, ограничимся кратким описанием особенностей изменения активности данного фермента в почвах. Активность арилсульфатазы в изученных почвах достигала 17 нмоль 4-МУФ/(г почвы ч). В отличие от фосфатаз данный фермент в худшей степени сохранялся в глубоких почвенных слоях, где активность арилсульфатазы не выявлена.

Таким образом, ферментативная активность почв исследованных земледельческих террас уменьшалась в следующем ряду: щелочная фосфатаза > фосфодиэстераза > кислая фосфатаза ≥ пирофосфатаза ≥ лейцинаминопептидаза > арилсульфатаза > хитиназа > β-глюкозидаза > ксиланаза > α-глюкозидаза > целлобиогидролаза. Это может указывать на недостаточную обеспеченность всех исследованных почв фосфором, в соответствии с общей теорией микробного метаболизма, так как недостаток тех или иных элементов питания в доступной форме приводит к необходимости увеличения активности ферментов, участвующих в круговороте биогенных элементов [36, 48].

**Статистическая обработка полученных данных.** Во всех изученных почвах земледельческих террас ферментативная активность была статистически значимой и имела прямую взаимосвязь (табл. 3). Наиболее сильная зависимость наблюдалась

**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции между ферментативной активностью и содержанием  $C_{орг}$  и  $C_{мик}$  в изученных почвах. Незначимые корреляции при  $\alpha < 0.05$  отмечены

| Параметр                | 1* | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   | 11   | 12   | 13    |
|-------------------------|----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| $C_{орг}$ (1)           | 1  | 0.70 | 0.66 | 0.49 | 0.45 | 0.43 | 0.52 | 0.54 | 0.69 | 0.62 | 0.61 | 0.54 | 0.24* |
| $C_{мик}$ (2)           |    | 1    | 0.88 | 0.80 | 0.85 | 0.82 | 0.91 | 0.83 | 0.94 | 0.86 | 0.85 | 0.92 | 0.61  |
| Арилсульфатаза (3)      |    |      | 1    | 0.58 | 0.67 | 0.61 | 0.78 | 0.75 | 0.96 | 0.95 | 0.87 | 0.79 | 0.33  |
| α-Глюкозидаза (4)       |    |      |      | 1    | 0.85 | 0.89 | 0.86 | 0.60 | 0.66 | 0.58 | 0.65 | 0.80 | 0.85  |
| β-Глюкозидаза (5)       |    |      |      |      | 1    | 0.95 | 0.94 | 0.87 | 0.80 | 0.65 | 0.72 | 0.83 | 0.83  |
| Ксиланаза (6)           |    |      |      |      |      | 1    | 0.88 | 0.75 | 0.72 | 0.62 | 0.71 | 0.85 | 0.91  |
| Хитиназа (7)            |    |      |      |      |      |      | 1    | 0.82 | 0.86 | 0.76 | 0.76 | 0.83 | 0.70  |
| Лейцин-АП (8)           |    |      |      |      |      |      |      | 1    | 0.85 | 0.67 | 0.67 | 0.71 | 0.55  |
| Кислая фосфатаза (9)    |    |      |      |      |      |      |      |      | 1    | 0.93 | 0.90 | 0.86 | 0.48  |
| Фосфодиэстераза (10)    |    |      |      |      |      |      |      |      |      | 1    | 0.91 | 0.85 | 0.39  |
| Пирофосфатаза (11)      |    |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 1    | 0.90 | 0.57  |
| Щелочная фосфатаза (12) |    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 1    | 0.75  |
| Целлобиогидролаза (13)  |    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 1     |

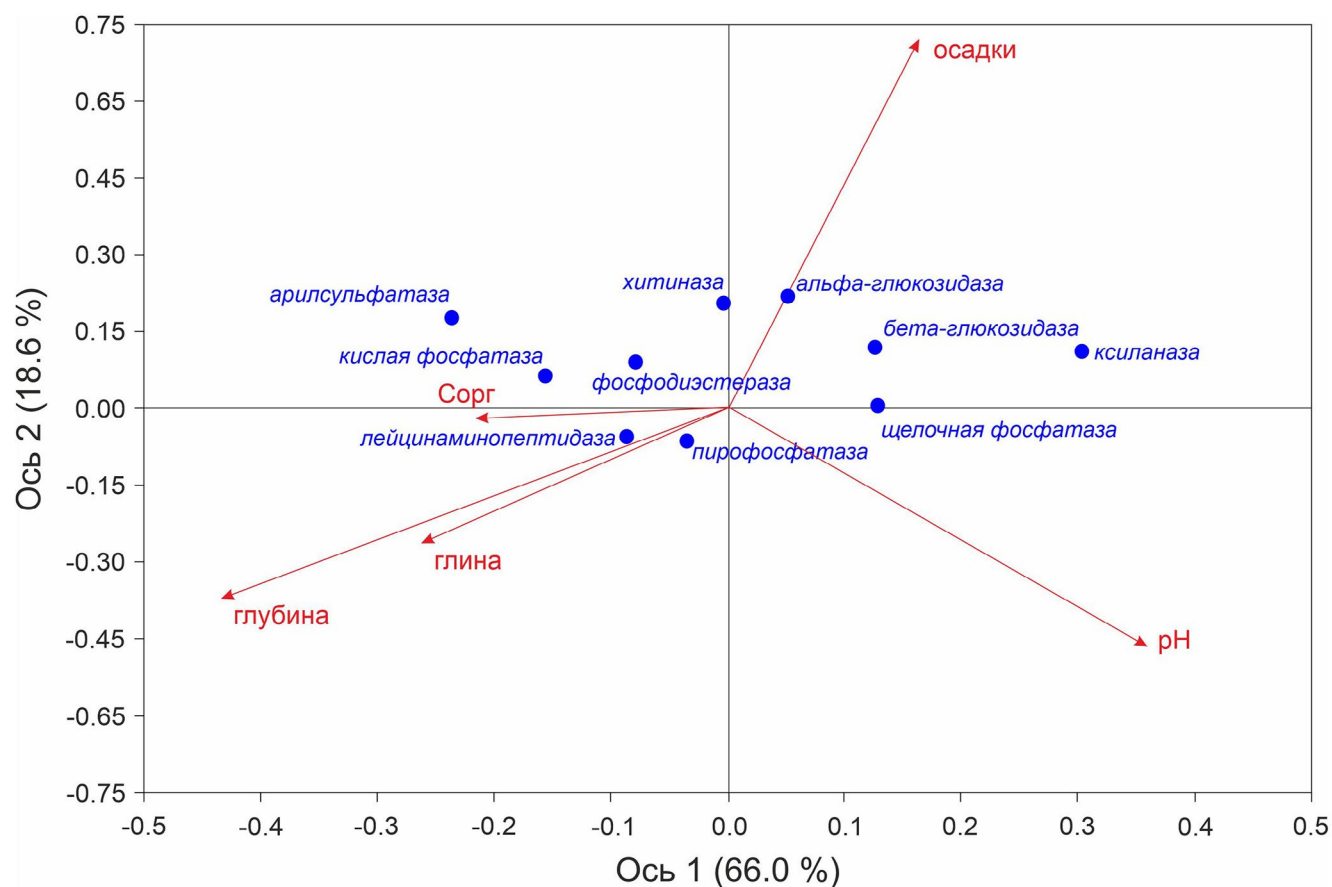
Примечание. Цифры — это номер параметра. В столбце параметры в скобках указаны эти номера.

между активностями ферментов цикла углерода и хитиназы. Активность арилсульфатазы тесно коррелировала с активностью кислой фосфатазы, а активность щелочной фосфатазы с пиродифосфатазой, фосфодифосфатазой и кислой фосфатазой. Для всех ферментов, кроме целлюбиогидралазы, отмечена тесная взаимосвязь с микробной биомассой.

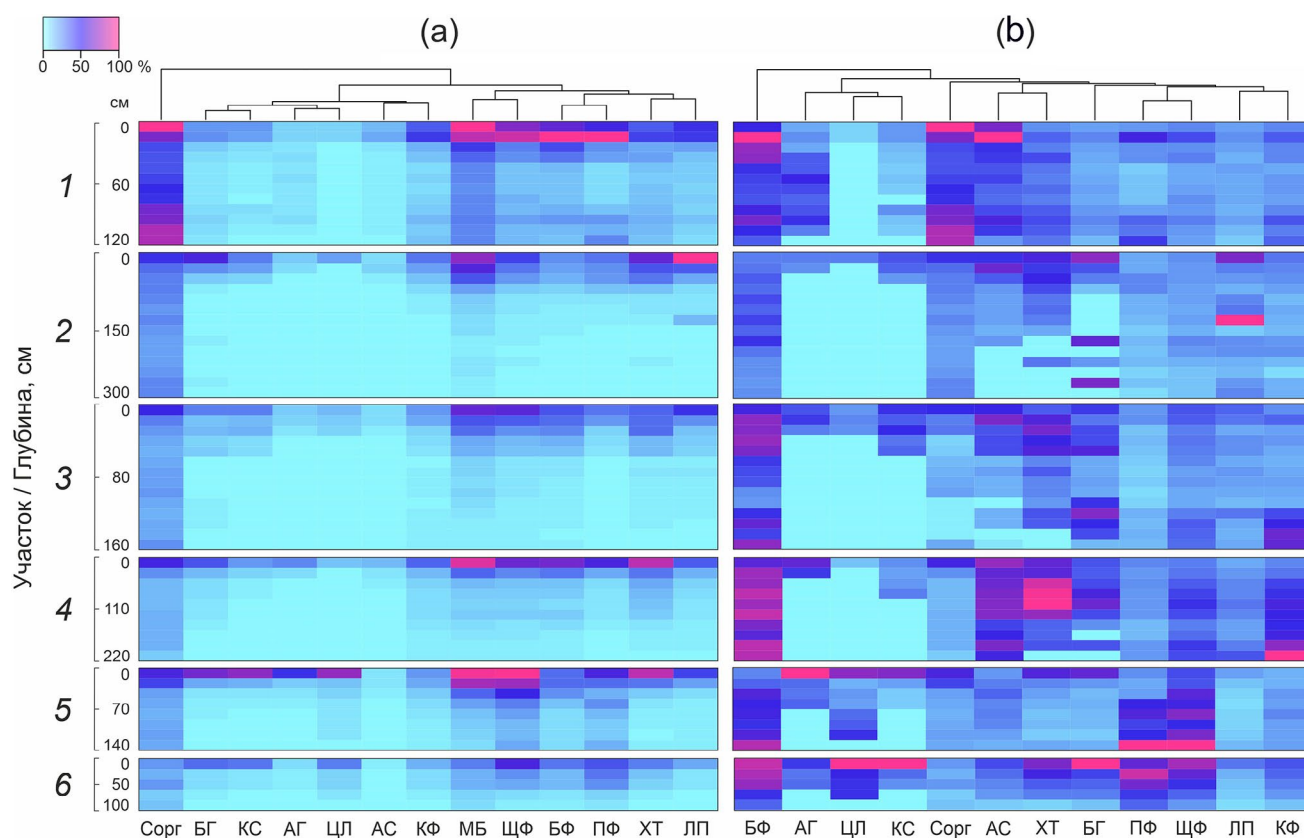
Корреляционная связь между содержанием  $C_{орг}$  и ферментативной активностью была слабая и средняя. Наиболее слабой была корреляция между содержанием  $C_{орг}$  и активностью ферментов цикла углерода, а также пиродифосфатазы. Более выраженная взаимосвязь активности всех изученных ферментов с  $C_{мик}$  по сравнению с  $C_{орг}$  может указывать на преимущественно микробное происхождение ферментов в почвах земледельческих террас. В изученных почвах связь между ферментами определялась оптимумами pH их работы. В целом ферменты с оптимальными кислыми условиями определения (pH 5.8), а именно активность ксиланазы, целлюбиогидралазы, хитиназы, кислой фосфатазы и пиродифосфатазы тесно коррелировали между собой.

Канонический анализ соответствий отражает взаимосвязь ферментативной активности с почвенными и климатическими характеристиками (рис. 2). Все изученные характеристики, кроме количества осадков и величины pH были статистически значимыми ( $p < 0.05$ ). В удобряемых террасовых почвах отмечена некоторая зависимость активности кислой фосфатазы и фосфодифосфатазы от содержания  $C_{орг}$ . Также выявлена обратная взаимосвязь активности лейцинаминопептидазы и пиродифосфатазы с содержанием физической глины.

На рис. 3 представлена кластеризованная тепловая карта, которая отражает структуру пула гидролитических ферментов в изученных почвах. Все ферменты группировались в два больших кластера (рис. 3а): в первый вошли ферменты с минимальной активностью в почвах, а именно ферменты углеродного цикла, а также кислая фосфатаза; во второй – щелочная фосфатаза, фосфодифосфатаза, пиродифосфатаза, лейцинаминопептидаза и хитиназа, т.е. ферменты с максимальной относительной активностью. Увеличение активности ферментов фосфорного и азотного циклов непосредственно связано с внесением навоза и других



**Рис. 2.** Канонический анализ соответствия для почвенных характеристик и активности гидролитических ферментов изученных почв.



**Рис. 3.** Кластеризованная тепловая карта ферментативной активности, содержания  $C_{орг}$  и  $C_{мик}$  в изученных почвах. Фактические значения исследованных показателей пересчитаны в проценты от максимальных. (а) абсолютная ферментативная активность, (б) удельная активность. 1 – ключевой участок Муги, 2 – ключевой участок Джаба, 3 – ключевой участок Акуша, 4 – ключевой участок Гуниб, ключевой участок Гоцатль; 5 – почва орошаемого участка, 6 – почва неорошаемого участка.

органических субстратов, что неоднократно было отмечено ранее [21, 27, 30, 31, 35].

Для оценки пула ферментов, связанных непосредственно с функционированием микроорганизмов, рассчитана удельная ферментативная активность на единицу микробной биомассы. Установлено, что антропогенная деятельность, связанная с распахкой и внесением органических удобрений, привела к увеличению удельной ферментативной активности. Это указывает на повышение физиологической эффективности микробных сообществ почв в результате хозяйственного использования почв, что, в свою очередь, связано с увеличением скорости продуцирования ферментов. Данное наблюдение было отмечено авторами [17, 34, 43]. Так, в исследованных почвах в некоторых случаях удельная ферментативная активность в слоях глубже 70 см была даже выше, чем активность в верхних горизонтах (0–10/0–20 см).

Удельная ферментативная активность почв разделялась на следующие кластеры (рис. 3б): в первый вошли ферменты с минимальной активностью:  $\alpha$ -глюкозидаза, целлюбиогидраза и

ксиланаза, а во второй – ферменты фосфорного и азотного циклов, а также арилсульфатаза и  $\beta$ -глюкозидаза. В отдельный кластер выделялась фосфодифосфатаза, фермент с максимальной удельной активностью во всех изученных террасных почвах.

Таким образом, увеличение удельной ферментативной активности указывает на увеличение скорости продуцирования новых ферментов микроорганизмами и повышение доступности элементов минерального питания, вызванное внесением органических субстратов, причем высокий уровень биологической активности может сохраняться до 2000 лет.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование ферментативной активности в почвах земледельческих террас Восточного Кавказа показало, что их хозяйственное использование в эпоху Средневековья привело к ослаблению взаимосвязи ферментативной активности с основными почвенными характеристиками, такими как содержание органического углерода и содержанием

физической глины. На уровне тенденций можно говорить о большей активности ферментов фосфорного и азотного циклов в почвах с высоким содержанием органического вещества и со средне-тяжелосуглинистым гранулометрическим составом. Однако полученные результаты могут говорить и о более сложном, многофакторном характере зависимости ферментативной активности от условий окружающей среды. Тесная взаимосвязь микробной биомассы и ферментативной активности может указывать на преимущественно микробное происхождение ферментов в почвах земледельческих террас.

Увеличение удельной ферментативной активности, рассчитанной на единицу микробной биомассы, непосредственно связано с внесением органических удобрений.

Внесение навоза увеличивало скорость продуцирования ферментов микроорганизмами, которые затем связывались с органо-минеральным комплексом почв, что обусловило сохранение высокого уровня их активности до наших дней.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование осуществлено в рамках выполнения государственного задания № 0191-2019-0046.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бабаев М.П., Оруджева Н.И. Оценка биологической активности почв субтропической зоны Азербайджана // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1248–1255.
2. Борисов А.В., Коробов Д.С., Идрисов И.А., Калинин П.И. Почвы земледельческих террас с подпорными стенками в горном Дагестане // Почвоведение. 2018. № 1. С. 26–36. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17010038>
3. Борисов А.В., Каширская Н.Н., Ельцов М.В., Пинской В.Н., Плеханова Л.Н., Идрисов И.А. Почвы древних земледельческих террас Восточного Кавказа // Почвоведение. 2021. № 5. С. 542–557. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2105004X>
4. Демкина Т.С., Борисов А.В., Хомутова Т.Э. Сравнительная характеристика современных и погребенных почвенных комплексов в пустынно-степной зоне Волго-Донского междуречья // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1295–1306. <http://dx.doi.org/10.1134/S0032180X19110029>
5. Каширская Н.Н., Плеханова Л.Н., Чернышева Е.В., Ельцов М.В., Удадьцов С.Н., Борисов А.В. Пространственно-временные особенности фосфатной активности естественных и антропогенно-преобразованных почв // Почвоведение. 2020. № 1. С. 89–101. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20010098>
6. Куликова А.Х., Антонова С.А., Козлов А.В. Ферментативная активность почвы в зависимости от удобрения // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2017. № 4. С. 36–42.
7. Минникова Т.В., Мокриков Г.В., Казеев К.Ш., Акименко Ю.В., Колесников С.И. Оценка ферментативной активности черноземов Ростовской области под бинарными посевами подсолнечника // Известия ТСХА. 2017. Вып. 6. С. 141–155.
8. Собина А.С., Хачиков Э. А., Шмареева А. Н., Федоренко А. Н., Приходько В.Д., Казеев К.Ш. Биологическая активность чернозема обыкновенного через 5 лет после прекращения агрогенной обработки // Агрохимический вестник. 2022. № 1. С. 22–26.
9. Теории и методы физики почв / Под ред. Шейна Е.В., Карпачевского Л.О. М.: Гриф и К, 2007. 616 с.
10. Хазиев Ф.Х. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука, 1982. 204 с.
11. Хамова О.Ф., Бойко В.С. Влияние минеральных удобрений и орошения на биологическую активность лугово-черноземной почвы и урожайность многолетних трав // Агрохимия. 2004. № 11. С. 9–13.
12. Хомутова Т.Э., Демкина Т.С., Борисов А.В., Шишина Н.И. Состояние микробных сообществ подкуренных палеопочв пустынно-степной зоны эпохи средней бронзы (XXVII–XXVI вв. до н.э.) в связи с динамикой увлажненности климата // Почвоведение. 2017. № 2. С. 239–248. <https://doi.org/10.7868/S0032180X1702006X>
13. Чернышева Е.В., Форназьер Ф., Борисов А.В. Коэффициенты пересчета содержания двухцепочечной ДНК в углерод микробной биомассы почв: физико-химические аспекты и влияние антропогенной деятельности // Почвоведение. 2023. № 5. С. 664–675. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2260127X>
14. Шур А.В., Виноградов Д.В., Валько В.П. Влияние различных уровней агроэкологических нагрузок на биохимические характеристики почвы // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11. № 4. С. 139–148.
15. Anderson T.-H., Martens R. DNA determinations during growth of soil microbial biomasses // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 57. P. 487–495. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.09.031>
16. Bastida F., Torres I.F., Romero-Trigueros C., Baldrian P., Větrovský T., Alarcon J.J. Combined effects of reduced irrigation and water quality on the soil microbial community of a citrus orchard under

- semi-arid conditions // *Soil Biol. Biochem.* 2017. V. 104. P. 226–237.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.10.024>
17. *Beheshti A., Raiesi F., Golchin A.* Soil properties, C fractions and their dynamics in land use conversion from native forests to croplands in northern Iran // *Agric. Ecosyst. Environ.* 2012. V. 148. P. 121–133.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.12.001>
  18. *Blum S.A.E., Lorenz M.G., Wackernagel W.* Mechanism of retarded DNA degradation and prokaryotic origin of DNases in nonsterile soils // *Systematic Appl. Microbiol.* 1997. V. 20. P. 513–521.  
[https://doi.org/10.1016/S0723-2020\(97\)80021-5](https://doi.org/10.1016/S0723-2020(97)80021-5)
  19. *Burns R.G., DeForest J.L., Marxsen J., Sinsabaugh R.L., Stromberger M.E., Wallenstein M.D., Weintraub M.N. et al.* Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions // *Soil Biol. Biochem.* 2013. V. 58. P. 216–234.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>
  20. *Chen W., Wu L., Frankenberger W.T., Chang A.C.* Soil enzyme activities of long-term reclaimed wastewater-irrigated soils // *J. Environ. Qual.* 2008. V. 37 (S5). P. S-36–41.  
<https://doi.org/10.2134/jeq2007.0315>
  21. *Chernysheva E., Khomutova T., Fornasier F., Kuznetsova T., Borisov A.* Effects of long-term medieval agriculture on soil properties: A case study from the Kislovodsk basin, Northern Caucasus, Russia // *J. Mt. Sci.* 2018. V. 15. P. 1171–1185.  
<https://doi.org/10.1007/s11629-017-4666-7>
  22. *Chernysheva E., Korobov D., Khomutova T., Fornasier F., Borisov A.* Soil microbiological properties in livestock corals: An additional new line of evidence to identify livestock dung // *J. Archaeol. Sci. Rep.* 2021. V. 37. 103012  
<https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.103012>
  23. *Cowie A., Lonergan, V.E., Rabbi F.S.M., Fornasier F., Macdonald C., Harden S., Akitomo Kawasaki A. et al.* The impact of carbon farming practices on soil carbon in northern New South Wales // *Soil Res.* 2013. V. 51. P. 707–718.  
<https://doi.org/10.1071/SR13043>
  24. *Crecchio C., Stotzky G.* Binding of DNA on humic acids: effect on transformation of *Bacillus subtilis* and resistance to DNase // *Soil Biol. Biochem.* 1998. V. 30. P. 1060–1067.  
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00248-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00248-4)
  25. *Cui Y., Bing H., Fang L., Jiang M., Shen G., Yu J., Wang X. et al.* Extracellular enzyme stoichiometry reveals the carbon and phosphorus limitations of microbial metabolisms in the rhizosphere and bulk soils in alpine ecosystems // *Plant Soil.* 2019. V. 458. P. 7–20.  
<https://doi.org/10.1007/s11104-019-04159-x>
  26. *De Medeiros E.V., de Alcantara Notaro K., de Barros J.A., da Silva Moraes W., Silva A. O., Moreira K.A.* Absolute and specific enzymatic activities of sandy entisol from tropical dry forest, monoculture and intercropping areas // *Soil Tillage Res.* 2015. V. 145. P. 208–215.  
<https://doi.org/10.1016/j.still.2014.09.013>
  27. *Dick R.P., Sandor J.A., Eash N.S.* Soil enzyme activities after 1500 years of terrace agriculture in the Colca Valley, Peru // *Agr. Ecosyst. Environ.* 1994. V. 50. P. 123–131.  
[https://doi.org/10.1016/0167-8809\(94\)90131-7](https://doi.org/10.1016/0167-8809(94)90131-7)
  28. *Dinkelaker B., Marschner H.* In vivo demonstration of acid phosphatase activity in the rhizosphere of soil-grown plants // *Plant Soil.* 1992. V. 144. P. 199–205.  
<https://doi.org/10.1007/BF00012876>
  29. *Duly O., Nannipieri P.* Intracellular and extracellular enzyme activity in soil with reference to elemental cycling // *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde.* 1998. V. 161. P. 243–248.  
<https://doi.org/10.1002/jpln19983581610310>
  30. *Edmeades D.C.* The long-term effects of manure and fertilisers on soil productivity and quality: a review // *Nutr. Cycl. Agroecosys.* 2003. V. 66. P. 165–180.  
<https://doi.org/10.1023/A:1023999816690>
  31. *Giacometti C., Demyan M.S., Cavani L., Marzadori C., Ciavatta C., Kandeler E.* Chemical and microbiological soil quality indicators and their potential to differentiate fertilization regimes in temperate agroecosystems // *Appl. Soil Ecol.* 2013. V. 64. P. 32–48.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.10.002>
  32. *Hendriksen N.B., Creamer R.E., Stone D.* Winding A. Soil exo-enzyme activities across Europe – The influence of climate, land-use and soil properties // *Appl. Soil Ecol.* 2016. V. 97. P. 44–48.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.012>
  33. *Homburg J.A., Sandor J.A.* Anthropogenic effects on soil quality of ancient agriculture systems of the American Southwest // *Catena.* 2011. V. 85. P. 144–154.  
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.08.005>
  34. *Lagomarsino A., Benedetti A., Marinari S., Pompili L., Moscatelli M.C., Roggero P.P., Lai R. et al.* Soil organic C variability and microbial functions in a Mediterranean agroforest ecosystem // *Biol. Fertil. Soils.* 2011. V. 47. P. 283–291.  
<https://doi.org/10.1007/s00374-010-0530-4>
  35. *Liu S., Wang J., Pu S., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., Razavi B.S.* Impact of manure on soil biochemical properties: A global synthesis // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 745. P. 141003.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141003>
  36. *Margalef O., Sardans J., Fernández-Martínez M., Molowny-Horas R., Janssens I.A., Ciais P., Goll D. et al.* Global patterns of phosphatase activity in natural soils // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. P. 1337.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-01418-8>
  37. *Marx M.C., Wood M., Jarvis S.C.* A microplate fluorimetric assay for the study of enzyme diversity in soils // *Soil Biol. Biochem.* 2001. V. 33. P. 1633–1640.  
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00079-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00079-7)
  38. *Moghimi N., Hosseini S.M., Kooch Y., Darki B.Z.* Impacts of changes in land use/cover on soil microbial and enzyme activities // *Catena.* 2017. V. 157. P. 407–414.  
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.003>

39. *Muneer M., Oades J.M.* The role of Ca-organic interactions in soil aggregate stability. 1. Laboratory studies with glucose-C-14,  $\text{CaCO}_3$  and  $\text{CaSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  // *Austral. J. Soil Res.* 1989. V. 27. P. 389–399.  
<https://doi.org/10.1071/SR9890389>
40. *Muneer M., Oades J.M.* The role of Ca-organic interactions in soil aggregate stability. 2. Field studies with C-14-labeled straw,  $\text{CaCO}_3$  and  $\text{CaSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  // *Austral. J. Soil Res.* 1989. V. 27. P. 401–409.  
<https://doi.org/10.1071/SR9890401>
41. *Nannipieri P., Giagnoni L., Landi L., Renella G.* Role of Phosphatase Enzymes in Soil // *Phosphorus in Action. Soil Biology* / Eds. Bünemann E., Oberson A., Frossard E. Berlin: Springer, 2011. V. 26. P. 215–243.
42. *Ovsepyan L., Kurganova I., de Gerenyu V.L., Kuzyakov Y.* Conversion of cropland to natural vegetation boosts microbial and enzyme activities in soil // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 743. P. 140829.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140829>
43. *Raiesi F., Beheshti A.* Soil specific enzyme activity shows more clearly soil responses to paddy rice cultivation than absolute enzyme activity in primary forests of northwest Iran // *Appl. Soil Ecol.* 2014. V. 75. P. 63–70.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.10.012>
44. *Rosinger C., Rousk J., Sandén H.* Can enzymatic stoichiometry be used to determine growth-limiting nutrients for microorganisms? – A critical assessment in two subtropical soils // *Soil Biol. Biochem.* 2019. V. 128. P. 115–126.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.10.011>
45. *Semenov M., Blagodatskaya E., Stepanov A., Kuzyakov Ya.* DNA-based determination of soil microbial biomass in alkaline and carbonaceous soils of semi-arid climate // *J. Arid Environ.* 2018. V. 150. P. 54–61.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.11.013>
46. *Silva E.D., de Medeiros E.V., Duda G.P., Lira M.A., Brossard M., de Oliveira J.B., dos Santos U.J. et al.* Seasonal effect of land use type on soil absolute and specific enzyme activities in a Brazilian semi-arid region // *Catena.* 2019. V. 172. P. 397–407.  
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.09.007>
47. *Sinsabaugh R.L., Lauber C.L., Weintraub M.N., Ahmed B., Allison S.D., Crenshaw C. et al.* Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale // *Ecol. Lett.* 2008. V. 11. P. 1252–1264.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x>
48. *Sinsabaugh R.L., Moorhead D.L.* Resource allocation to extracellular enzyme production: A model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition // *Soil Biol. Biochem.* 1994. V. 26. P. 1305–1311.  
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90211-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90211-9)
49. *Scherer S., Höpfer B., Deckers K., Fischer E., Fuchs M., Kandeler E., Lechterbeck J.* Middle Bronze Age land use practices in the northwestern Alpine foreland—a multi-proxy study of colluvial deposits, archaeological features and peat bogs // *Soil.* 2021. V. 7. P. 269–304.  
<https://doi.org/10.5194/soil-7-269-2021>
50. *Tarafdar J.C., Claassen N.* Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and microorganisms // *Biol. Fertil. Soils.* 1988. V. 5. P. 308–312.  
<https://doi.org/10.1007/BF00262137>
51. *Tischer A., Blagodatskaya E., Hamer U.* Microbial community structure and resource availability drive the catalytic efficiency of soil enzymes under land-use change conditions // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 89. P. 226–237.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.07.011>
52. *Wang Q., Wang S.* Response of labile soil organic matter to changes in forest vegetation in subtropical regions // *Appl. Soil Ecol.* 2011. V. 47. P. 210–216.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.12.004>
53. *Welc M., Frossard E., Egli S., Bünemann E.K., Jansa J.* Rhizosphere fungal assemblages and soil enzymatic activities in a 110-years alpine chronosequence // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 74. P. 21–30.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.02.014>
54. *Xiao W., Chen X., Jing X., Zhu B.* A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change // *Soil Biol. Biochem.* 2018. V. 123. P. 21–32.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.05.001>
55. *Zhao T., Lozano Y.M., Rillig M.C.* Microplastics increase soil pH and decrease microbial activities as a function of microplastic shape, polymer type, and exposure time // *Front. Environ. Sci.* 2021. V. 9. P. 675803.  
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.675803>
56. *Zuccarini P., Sardans J., Asensio L., Peñuelas J.* Altered activities of extracellular soil enzymes by the interacting global environmental changes // *Glob. Chang. Biol.* 2023. V. 29. P. 2067–2091.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.16604>

## Particularities of Hydrolytic Enzymes Pool in Soils of Agricultural Terraces in the Eastern Caucasus

E. V. Chernysheva<sup>1, \*</sup>, and F. Fornasier<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino, 142290 Russia*

<sup>2</sup>*CREA – VE Consiglio per la ricerca in Agricoltura e l'Analisi della Economia Agraria, Centro di Ricerca Viticoltura ed Enologia, Gorizia, 34170 Italy*

<sup>3</sup>*SOLIOMICS, Udine, 33100 Italy*

*\*e-mail: e.chernyysheva@yandex.ru*

A study of the influence of farming practices in the Middle Ages (X–XV AD) on the activities of 11 hydrolytic enzymes involved in the biogeochemical cycles of basic elements in soils was carried out. Agrostratozems of medieval agricultural terraces of mid-mountain Dagestan (Plaggic and Hortic Anthrosol) were chosen as objects of study. In all cases, the enzymatic activity of the studied soils, in all soil layers, decreased in the following order: alkaline phosphatase > phosphodiesterase > acid phosphatase > pyrophosphatase > leucine aminopeptidase > arylsulfatase > chitinase >  $\beta$ -glucosidase > xylanase >  $\alpha$ -glucosidase > cellobiohydrolase. The enzymatic activity of the studied soils was primarily determined by the amount of microbial biomass ( $C_{mic}$ ). Thus, the activity of enzymes of various groups depended on  $C_{mic}$  by 61–94%. Agricultural practices associated with ploughing, manuring, and irrigation lead to convergence in the activity of nitrogen cycle enzymes in soils of the mountain zone, which is associated with similar features of the nitrogen cycle in agrogenic soils, regardless of bioclimatic conditions. The addition of organic materials has led to an increase in the physiological efficiency of microbial communities and the rate of enzyme production, and high levels of biological activity can persist in soil for about 1000 years. Ploughing with the application of organic fertilizers in the past led to an increase in enzymatic activity expressed per unit of microbial biomass (specific activity), and therefore this indicator can be used as an indicator of agrogenic transformation of soils in the past.

**Keywords:** organic matter, manure, microbial communities, phosphatase, agricultural development