

УДК 631.461

Ф. Х. ХАЗИЕВ

## ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ ЧЕРНОЗЕМОВ В ПРЕДУРАЛЬЕ

Показано, что динамика ферментативной активности определяется изменением влажности и температуры. В летние месяцы максимальная биологическая активность почвы наблюдается в вечерние часы, минимальная — утром. В прямой связи с гидротермическим режимом сезонная динамика ферментативной активности почвы может изменяться как с летним максимумом и осенне-весенним максимумом, так и наоборот. Потенциальная ферментативная активность почв в зимние месяцы сохраняется на уровне летних или возрастает.

Ферментативная активность находится в функциональной зависимости от таких характеристик почвы, как влажность, температура, численность и метаболическая активность микрофлоры. Все эти факторы, особенно гидротермический режим, очень динамичны, подвержены годовым, сезонным и суточным колебаниям; флуктуации во времени этих характеристик почв обуславливают динамичность ферментативной активности [5, 7]. Однако амплитуды колебаний последней как во времени, так и по интенсивности не столь сильно выражены, как колебания гидротермического режима и численности микроорганизмов. Это связано с тем, что, с одной стороны, в почве наряду со свежеступающими действуют ферментные системы, накопленные заблаговременно с участием предыдущих поколений микроорганизмов, с другой — на активности адсорбированных почвенными коллоидами ферментов внешние воздействия отражаются меньше, чем, например, на жизнедеятельности микрофлоры.

Очевидно, в зависимости от типа и состояния почвы и географического местоположения, климатических особенностей и состояния почвенных ферментов динамика ферментативной активности почв может быть весьма различной как по направлению, так и по амплитудам колебаний во времени.

Знание особенностей изменения ферментативной активности почвы во времени в конкретных экологических условиях важно для понимания общего хода биодинамических процессов в почве. Суточная динамика ферментативной активности почв не исследована. В литературе имеются сведения о суточном ходе выделения  $\text{CO}_2$  [19, 27],  $\text{NO}_2$  и  $\text{NH}_3$  [8], которые, несомненно, образуются преимущественно биологическим путем. Сезонная динамика ферментативной активности почв изучена многими исследователями в различных почвенно-климатических условиях, причем выявлены особенности ее динамики в связи с гидротермическим режимом и численностью микрофлоры, высказано предположение о возможной роли в этом в качестве ингибиторов ферментов различных микробных токсинов, накапливающихся в почве.

Большой интерес представляет круглогодичный ход изменения ферментативной активности почвы. По этому вопросу специальные исследования с охватом зимних периодов в зоне континентального климата не проведены. Имеются лишь отдельные сведения о ферментативной

активности почв в зимних условиях, полученные в связи с изучением других явлений [1, 15], которые дают некоторое представление о возможных круглогодичных изменениях ферментативной активности почв, имеющих отрицательные значения температуры зимой.

Нами проведено определение динамики активности ферментов основных подтипов черноземов, распространенных на территории Башкирии, в течение суток, вегетационного периода и всего года. Определение активности ферментов сопровождалось измерением выделения  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы, влажности и температуры почвы на глубине 5—10 см. Ферментативную активность определяли в свежих пробах почв с использованием методов Галстяна [5] и разработанных нами [21]. Каталазную активность в суточной динамике определяли в полевых условиях сразу же после взятой пробы и при температуре почвы, используя модифицированный нами газометрический прибор [21]. Показатели активности пересчитаны на вес сухой почвы. Для измерения суточного хода выделения  $\text{CO}_2$  из почвы использовали метод Штатнова [24] при 2-часовой экспозиции. Круглогодичный ход продукции  $\text{CO}_2$  определяли в чашках Конвея. 10 г свежей почвы помещали в наружное отделение чашки, в центр наливали 5 мл 0,1 н NaOH и 1 мл насыщенного  $\text{BaCl}_2$ . Через 24 часа экспозиции путем обратного титрования 0,1 н HCl рассчитывали количество выделенной  $\text{CO}_2$  и выражали его в мг на 100 г сухой почвы.

**Суточная динамика.** Исследование суточной динамики биологической активности проводили на оподзоленном черноземе на территории Балтачевского ГСУ, на различных угодьях — пар, посевы яровой пшеницы, клевера (1-й год пользования), лесополоса (изреженные березовые насаждения в возрасте 25 лет и обильная лугово-степная травянистая растительность, табл. 1, 1973 г.). В 1974 г. исследования вели на пашне (яровая пшеница) и целине. В качестве показателей биологической активности использовали активность каталазы и величину выделения  $\text{CO}_2$ . Как видно из табл. 1, суточная динамика выделения  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы и каталазной активности почвы в летние месяцы под различными угодьями имеет общую направленность. Суточное изменение биологической активности почвы тесно связано с температурным режимом. Коэффициенты линейной корреляции между выделением  $\text{CO}_2$ , активностью каталазы и температурой почвы по данным 1973 г. колебались от 0,40 до 0,85 ( $P > 0,95$ ). Значения корреляционной связи по данным 1974 г. приведены в табл. 2. Выделение  $\text{CO}_2$  и уровень каталазной активности значительно усиливаются к концу дня по мере прогревания почвы. В условиях Предуральской лесостепи в летние месяцы максимальной величины биологическая активность почвы достигает к вечеру — между 17—22 час. Однако в апреле в результате резкого снижения температуры во второй половине дня наблюдалось соответственное убывание биологической активности почвы. В летние месяцы минимальная температура почвы приходится на утренние часы, и в соответствии с этим к утру также ослабевают выделение  $\text{CO}_2$  и каталазная активность. Аналогичный ход динамики выделения  $\text{CO}_2$  из почвы с вечерним максимумом и утренним минимумом отмечал еще Коелф [27]. В отличие от дневных часов в ночные часы наблюдается более медленное и равномерное изменение (снижение) биологической активности почвы. Это связано, вероятно, с более медленным затуханием биохимических процессов, происходящих в растениях. Существенное воздействие растений на ход биологических процессов почвы ярко иллюстрируется данными табл. 1. В почвах под растительностью биологическая активность была гораздо выше. Очевидно, в паровой почве ферментативная активность проявляется за счет накопленных в почве ферментов и ферментов метаболических активных форм микроорганизмов, а образование  $\text{CO}_2$  происходит в результате минерализации поч-

Таблица 1

Суточная динамика активности каталазы, «дыхания» и температуры оподзоленного чернозема (1973 г.)

Показатель	Дата и часы измерений												Коэффици- енты ва- риации, %,
	4.VII						5.VII						
	11	13	15	17	19	21	23	1	3	5	7	9	
Пар													
Каталаза, мл O <sub>2</sub> /мин	3,1	3,8	3,5	3,5	4,0	3,8	3,8	3,2	3,6	3,3	2,7	2,8	12
CO <sub>2</sub> , мг/м <sup>2</sup> /час	84,2	74,5	85,8	127,9	173,3	147,7	166,8	131,2	98,8	108,5	76,1	119,2	29
Температура почвы	16,5	17,5	17,5	19,0	19,5	19,5	19,5	19,5	19,0	19,0	18,0	18,0	5
Температура воздуха	29,0	32,0	34,0	28,5	26,0	21,0	14,5	12,0	10,5	10,5	20,0	26,0	38
Посев пшеницы													
Каталаза, мл O <sub>2</sub> /мин	4,5	4,4	5,3	5,7	5,3	5,6	5,2	5,4	4,1	4,1	3,8	5,2	13
CO <sub>2</sub> , мг/м <sup>2</sup> /час	210,5	246,2	317,4	248,0	364,4	280,2	244,5	238,1	270,4	248,2	170,0	179,8	21
Температура почвы	16,5	17,5	17,5	17,5	18,0	20,0	19,5	19,0	18,5	17,5	17,0	17,0	6
Температура воздуха	30,0	31,0	30,0	26,0	24,0	17,5	17,5	11,0	10,0	11,0	18,5	25,5	27
Клевер													
Каталаза, мг O <sub>2</sub> /мин	5,6	6,7	5,5	5,1	5,1	4,6	4,9	5,1	4,2	4,0	3,8	3,5	18
CO <sub>2</sub> , мг/м <sup>2</sup> /час	344,9	409,7	385,4	348,2	354,6	374,1	338,5	299,6	257,5	251,0	228,3	230,0	20
Температура почвы	17,5	18,0	18,5	18,5	18,5	18,0	18,0	17,5	17,0	16,0	17,0	18,5	4
Лесополоса													
Каталаза, мл O <sub>2</sub> /мин	6,6	6,7	8,6	8,4	8,6	8,4	8,2	8,0	7,6	6,2	6,6	6,0	13
CO <sub>2</sub> , мг/м <sup>2</sup> /час	251,0	205,7	310,9	340,1	366,0	307,7	291,5	167,8	319,9	340,1	356,3	317,4	20
Температура почвы	16,0	16,0	17,5	19,0	18,0	17,5	17,0	17,0	16,5	16,0	16,0	16,0	6
Температура воздуха	19,5	24,0	26,0	23,0	22,0	18,5	15,0	14,0	11,5	11,5	20,0	22,0	26

Примечание. Значения  $\nu$  достоверны на уровне  $\geq 0,95$ .

Таблица 2

Коэффициенты вариаций биологической активности и температуры почвы  
в их суточном изменении, %

Дата	Каталаза		СО <sub>2</sub>		Температура почвы	
	пашня	целина	пашня	целина	пашня	целина
26—27.IV	27,4	29,3	63,6	51,0	54,0	36,5
28—29.VI	12,3	20,0	26,5	24,7	6,1	5,4
10—11.VIII	25,8	32,5	39,4	20,4	7,0	4,5
11—12.IX	14,6	29,7	28,1	19,2	7,1	4,9

Примечания. Значения *v* достоверны на уровне  $\geq 0,95$ .

венного органического вещества и дыхания микроорганизмов, в то время как под растениями эти процессы резко усиливаются за счет ризосферного эффекта.

Амплитуды колебаний интенсивности выделения СО<sub>2</sub> и каталазной активности в течение суток в почвах под растительностью и без растений различны. Выделение углекислого газа из почвы пашни более вариабельно, чем каталазная активность, в то время как в целинной почве, особенно в условиях относительно выровненного температурного режима (табл. 2) коэффициенты вариации продукции СО<sub>2</sub> более низкие. Меньшая вариабельность каталазной активности паровой пахотной почвы связана с тем, что каталазная активность отражает суммарную активность накопленных и образующихся в почве ферментов. Естественно, за счет последних в пределах суток, особенно когда отсутствует ризосферный эффект, не может происходить существенных модификаций в ферментном фонде почвы. Здесь преимущественно функционируют накопленные ферменты. Большая вариабельность каталазной активности почв, занятых растительностью, связана с изменением суточного вклада в ферментативную активность почвы ризосферы растений в результате суточной динамичности физиологического состояния растений. Здесь, очевидно, имела место и возможная неизбежная неоднородность почвенных образцов, взятых из-под растений, когда трудно строго соблюдать равные соотношения ризосферных и внеризосферных почвенных масс.

Динамика температуры, выделения СО<sub>2</sub> с поверхности почвы и каталазной активности линейно сопряжены между собой. Коэффициенты линейной корреляции достоверно высокие (табл. 3). Каталаза и образование СО<sub>2</sub> связаны с окислительными реакциями и в совокупности характеризуют напряженность биологических окислительных процессов в почве. Как свидетельствуют результаты исследований, биологические окислительные процессы в почве динамичны, они обуславливаются особенностями растительности и связаны с термическим режимом почвы.

Следует полагать, что отличающиеся суточные флуктуации каталазной активности и продукции СО<sub>2</sub> непосредственно связаны с определенной суточной периодичностью метаболической активности микроорганизмов и корневой системы растений, обуславливаемой температурным режимом почвы, а также внутренними механизмами биоритмичности развития самих организмов (циркадные ритмы) [23, 25]. Работами Рубина, Гунара, Сисакяна [25] установлены суточные ритмы физиологических и биохимических процессов в растениях. Физиолого-биохимические процессы в растениях в ночные часы редуцированы, что, очевидно, является и причиной снижения ризосферного эффекта — существенного фактора биологической активности почвы. Конечно, согласно закону Вант-Гоффа, колебания температуры вызывают соответствующие изменения активности накопленных в почве ферментов и интенсивности биохимических процессов, в результате которых образуется СО<sub>2</sub>.

Таблица 3

Статистическая характеристика взаимосвязи между активностью выделения  $\text{CO}_2$  из почвы, активностью каталазы и температурой почвы в ходе их суточной динамики (1974 г.)

Сравниваемые показатели	Целина		Пашня	
	г	Fr	г	Fr
26—27.IV				
Каталаза — температура	0,63	6,6	0,51	3,5
$\text{CO}_2$ — температура	0,71	10,2	0,66	7,8
Каталаза — $\text{CO}_2$	0,70	9,5	0,62	6,2
28—29.VI				
Каталаза — температура	0,88	35,2	0,63	6,5
$\text{CO}_2$ — температура	0,84	24,6	0,87	33,3
Каталаза — $\text{CO}_2$	0,69	9,0	0,75	12,8
10—11.VIII				
Каталаза — температура	0,96	5,3	0,82	20,5
$\text{CO}_2$ — температура	0,80	18,4	0,74	12,3
Каталаза — $\text{CO}_2$	0,64	7,0	0,82	20,6
11—12.IX				
Каталаза — температура	0,63	6,6	0,69	9,4
$\text{CO}_2$ — температура	0,40	1,9	0,80	18,3
Каталаза — $\text{CO}_2$	0,28	0,8	0,90	43,9

При  $\nu_1 = 1$  и  $\nu_2 = 10$ ,  $F_{st} = (5-10-21)$

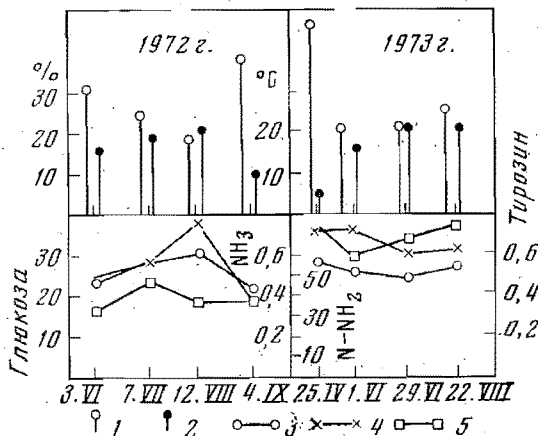
Сезонная динамика. Большой интерес представляет динамика ферментативной активности почвы в течение вегетационного периода в связи с тем, что в этот период создается биологическая продукция, масса которой определяется плодородием почвы. Роль биохимических процессов в формировании почвенного плодородия огромна. В течение вегетационного периода в почве интенсивно идут микробиологические процессы, развивается корневая система растений, метаболическая активность которой неодинакова в различные фазы роста, и в этот период наиболее сильное воздействие на почву оказывают климатические колебания. Разнообразное сочетание всех этих факторов обуславливает неодинаковый характер динамики ферментативных процессов в почвах в различных почвенно-климатических условиях.

Анализ обширных литературных данных по сезонной динамике ферментативной активности почв в различных почвенно-климатических зонах позволяет выявить различия и общие закономерности [2, 4, 5, 11, 14] в динамике в зонах с различным климатическим режимом. В зоне континентального и умеренного климата, где условия увлажнения более или менее благоприятны для развития растений и почвенной микрофлоры, лимитирующим ферментативную активность фактором является температура. Поэтому здесь максимальная ферментативная активность приходится на летние месяцы с повышенными температурами и в основном совпадает с активными фазами развития растений и микробиологической деятельности в почве. Мишустин и Теплякова [12] выявили, что в местах достаточного увлажнения прежде всего температурный режим определяет размножение микроорганизмов в почве. Это соответствует и динамике ферментативной активности. В условиях засушливого климата, где ничтожное количество атмосферных осадков в летние месяцы сопровождается высокими температурами воздуха и почвы, ход сезонной динамики активности ферментов имеет иное направление. В весенние месяцы, когда в почве имеются неразложившиеся растительные остатки, мало микробных токсинов, достаточная влажность и температура, бурно развиваются микробиологические процессы и ферментативная активность почвы высокая. В летние месяцы, когда

происходят резкое повышение температуры и иссушение почвы и отсутствуют доступные органические остатки после интенсивной весенней минерализации, в почве создаются неблагоприятные условия для биологических процессов, в том числе и для активности ферментов. К этому времени может накопиться значительное количество микробных токсинов, возможно, также оказывающих ингибирующее действие на новообразующиеся ферменты микроорганизмов и почвенные ферменты. В конце вегетационного периода, когда выпадают осенние дожди, снижается высокая температура и поступают новые растительные остатки в почву, биологическая активность почвы повышается и возрастает ферментативная активность до уровня, характерного для данной почвы.

Рис. 1. Сезонная динамика ферментативной активности оподзоленного чернозема

1 — влажность, 2 — температура, 3 — сахараза, 4 — уреазы, 5 — протеазы



В зоне распространения черноземных почв в Предуралье нами был изучен характер сезонной динамики активности некоторых ферментов различных подтипов черноземов в засушливые и нормально увлажненные годы. Исследования показали, что в условиях Предуралья ферментативная активность черноземов за весенне-осенний период подвержена значительным колебаниям. В то же время ферментативная активность почвы менее динамична, чем, например, водно-термический и пищевой режимы или микробиологическая деятельность. Одной из главных причин большей стабильности ферментативной активности почвы является эффект аккумуляции ферментов в почве, в основе которого лежит способность почвенных коллоидов адсорбировать ферменты, что приводит к их стабилизации. Уровень активности ферментов в почве, определяемый в данный момент, обуславливается, таким образом, и ферментами, накопленными ранее. Наши исследования показали, что в разные годы в зависимости от режима увлажнения почвы и температуры активность может изменяться в разном направлении — с летними максимумами или с летними минимумами. В оподзоленном черноземе (северная лесостепь) в относительно увлажненном 1972 г. (осадков за май — сентябрь выпало 137 мм и довольно равномерно по месяцам) влажность почвы колебалась на достаточно высоком уровне (от 20 до 30%), активность гидролитических ферментов положительно коррелировала с температурой почвы (для сахаразы  $r=0,88$ ,  $t=2,7$ , для уреазы  $r=0,84$ ,  $t=2,2$  при  $P \geq 0,95$ ).

В соответствии с изменением температуры ферментативная активность с весны к лету возрастает и осенью уменьшается (рис. 1). Хотя в августе влажность почвы снижалась до 19%, активность уреазы и сахаразы повысилась до максимального уровня, несколько снизилась активность протеазы. В данном случае, очевидно, на уровень ферментативной активности положительно сказались высокие значения влажности и температуры почвы за предыдущие месяцы, когда в почве интен-

сивно развивались микробиологические процессы, что совпало также с активными фазами роста растений пшеницы. Известно, что повышенному уровню ферментативной активности предшествует интенсивный рост численности микрофлоры почвы [11, 28]. Кроме того, в августе в результате оптимального прогревания почвы и при наличии достаточного количества воды отмершие корни пшеницы начали разлагаться, стимулируя жизнедеятельность микроорганизмов, что также, несомненно, привело к обогащению почвы новыми ферментами микроорганизмов, эндоферментами разлагающихся растительных осадков, а также адсорбированных на поверхности корней [6]. Если взять за основу эти аргументы, становится понятной динамика ферментативной активности в условиях нормального увлажнения почвы.

Аналогичную динамику нуклеазной и глицерофосфатазной активности наблюдали в карбонатном и типичном черноземах [20]. В этих почвах также влажность не лимитировала активность фосфогидролаз. В течение вегетационного периода влажность карбонатного чернозема колебалась от 20 до 40%, в типичном черноземе поддерживалась на оптимальном уровне — 60% от полной влагоемкости (ПВ) (вегетационный опыт).

На описанных выше оподзоленных черноземах в 1973 г. с острозасушливой жаркой весной (в мае выпало всего 0,6 мм осадков) динамика ферментативной активности была иной. За май—август осадков выпало хотя немало — 195 мм, но они были распределены крайне неравномерно, и влажность иссушенной с весны почвы колебалась на низком уровне (15—25%) в результате высокой температуры воздуха. В этих условиях ферментативная активность была положительно связана с динамикой почвенной влажности — в летние месяцы активность ферментов была понижена, к осени, с повышением влажности почвы, она возросла (рис. 1).

Коэффициенты корреляции с влажностью почвы составили для уреазы 0,58 ( $t=2,0$ ), для протеазы 0,81 ( $t=2,5$ ) и для сахаразы — 0,91 ( $t=3,2$ ) при  $P \geq 0,95-0,90$ .

В 1974 г. также на том же оподзоленном черноземе в связи с сильным иссушением почвы в августе, когда влажность снизилась до 16% (осадков выпало всего 6,9 мм), ферментативная активность сильно депрессировала, хотя температура почвы была достаточно высокой (19°). К сентябрю, когда влажность почвы поднялась до 28% в результате обильных дождей и температура оставалась довольно высокой (16°), активность сахаразы, протеазы и уреазы существенно возросла. Очевидно, в этих условиях ускорились микробиологическая деятельность, чему способствовали также поступление свежих, корневых остатков и процессы разложения последних, что активизировало, естественно, процессы новообразования ферментов.

В опытах на выщелоченном черноземе (Кармаскалинский ГСУ) наблюдения проводили на двух смежных угодьях — пашне и многолетней залежи (табл. 4).

В выщелоченном черноземе динамика активности нуклеазы и сахаразы была также сопряжена с изменением влажности, что особенно четко было выражено на залежи в связи с меньшей влажностью почвы [3].

Так, например, в 1968 г. влажность почвы залежи к августу снизилась до 18—19%, в то время как на пашне она оставалась на уровне 25—30%. Активность ферментов была наибольшей весной и после летней депрессии вновь повысилась к началу осени. Коэффициенты корреляции между сезонной динамикой активности нуклеазы и сахаразы и влажностью почвы в гор. А пашни равнялись соответственно 0,71 ( $t=2,0$ ) и 0,50 ( $t=1,8$ ), а залежи — 0,85 ( $t=3,3$ ) и 0,64 ( $t=2,0$ ) при  $P \geq 0,95-0,90$ . Аналогично изменились и «дыхание» почвы, содержание

подвижных форм фосфора, минерального и легкогидролизуемого органического азота [3]. Амплитуды сезонных колебаний активности различных ферментов неодинаковы. Коэффициенты вариаций сахаразной активности составили 10—12%, а нуклеазной — на залежи 11—19%, на пашне — 12—15%. Эти различия связаны с тем, что сахароза генетически больше связана с корневой системой растений [7] и, что, очевидно, действие ризосферного фактора, особенно на залежи с лугово-степной растительностью, поддерживало на относительно стабильном уровне сахаразную активность почвы.

Таблица 4

Динамика активности ферментов выщелоченного чернозема (1967 г.)

Глубина, см	Нуклеаза, мг P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> /100 г почвы						Сахароза, мг глюкозы/г почвы					
	12.V	15.VI	12.VII	13.VIII	13.IX	19.X	12.V	15.VI	12.VII	13.VIII	13.IX	19.X
Пашня (посев проса)												
0—10	19,2	12,8	10,8	15,7	17,4	Не опр.	25,6	27,7	24,6	23,7	26,5	26,9
10—20	20,2	22,8	10,4	13,3	17,1	»	24,0	21,6	21,4	21,4	22,6	27,4
20—30	18,3	14,2	11,5	11,2	11,4	»	22,1	21,2	21,0	18,3	19,3	24,7
Залесь (лугово-степные разнотравье)												
0—10	23,7	23,5	20,3	21,1	17,4	20,1	32,6	32,7	34,9	28,4	35,3	39,5
10—20	17,9	16,5	17,5	14,8	11,4	11,5	28,4	27,7	29,4	31,2	33,0	36,5
20—30	15,1	15,3	18,8	13,5	13,5	15,8	24,7	24,1	25,8	21,0	25,4	29,7

Летние депрессии ферментативной активности и дыхания почвы особенно сильно были выражены в острозасушливом 1975 г. Например, на типичном черноземе (Чекмагушевский район) активность уреазы и протеазы соответственно составила (сроки — 6.V, 26.VI, 23.VII) 1,06; 0,79; 0,99 и 0,51 мг NH<sub>3</sub>; 0,38 и 0,42 мг тирозина на 1 г почвы.

Таким образом, направление сезонной динамики ферментативной активности почв в черноземной зоне Предуралья определяется гидро-термическими условиями в течение вегетационного периода. В годы с нормальным выпадением осадков в вегетационный период динамика ферментативной активности положительно сопряжена с температурным режимом почвы и имеет летние максимумы, в засушливые годы она лимитируется недостатком влаги и имеет летние минимумы. Весной и осенью при оптимальном тепловом режиме ферментативная активность черноземов повышена. К этим срокам, очевидно, происходит и разрушение накопленных в почве токсинов, как в результате действия низких зимних температур [18], так и действия естественных механизмов управления количеством микроорганизмов и токсинов в почве [23].

Круглогодичная динамика. Обычно изучением динамики биологической активности почвы ограничиваются в течение вегетационного сезона. Выполненные в годичном цикле работы касаются главным образом динамики численности микрофлоры [10, 17]. Имеются лишь отрывочные сведения по ферментативной активности почв в различные месяцы года [1, 5, 15]. Этих материалов совершенно недостаточно для составления общего представления о годичном ходе ферментативных процессов в почве, особенно в условиях континентального климата, где в зимние периоды почва промерзает. Изучение динамики ферментативной активности, «дыхания» почвы и содержания подвижного фосфора и азота в течение года проводилось в 1973—1975 гг. на выщелоченном черноземе (учхоз Башсельхозинститута). Образцы почв брали из гор. А ежемесячно.

По двум годам наблюдений получены примерно идентичные данные (рис. 2). Изменение активности ферментов и «дыхания» почвы в течение года положительно связано с динамикой влажности и отрицательно — с температурой почвы (табл. 5). Коэффициенты корреляции до-



стоверно высокие, за исключением активности уреазы, дегидрогеназы и  $\text{CO}_2$  в 1974 г., хотя и для указанных ферментов отмеченная тенденция была ясно выражена. Статистический анализ связи динамики биологических характеристик почвы с динамикой влажности и температуры показал линейный характер зависимости динамики активности гидролитических ферментов и параболический характер зависимости дегидрогеназы (табл. 5). Следовательно, протекание окислительно-восстановительных процессов в почве определяется не только гидротермическими условиями, но и, очевидно, важным для них окислительно-восстановительным режимом, который может изменяться в почве при изменении влажности. Петерсон [15] наблюдала прямую связь между дегидрогеназной активностью и величиной Eh в почвах Украины.

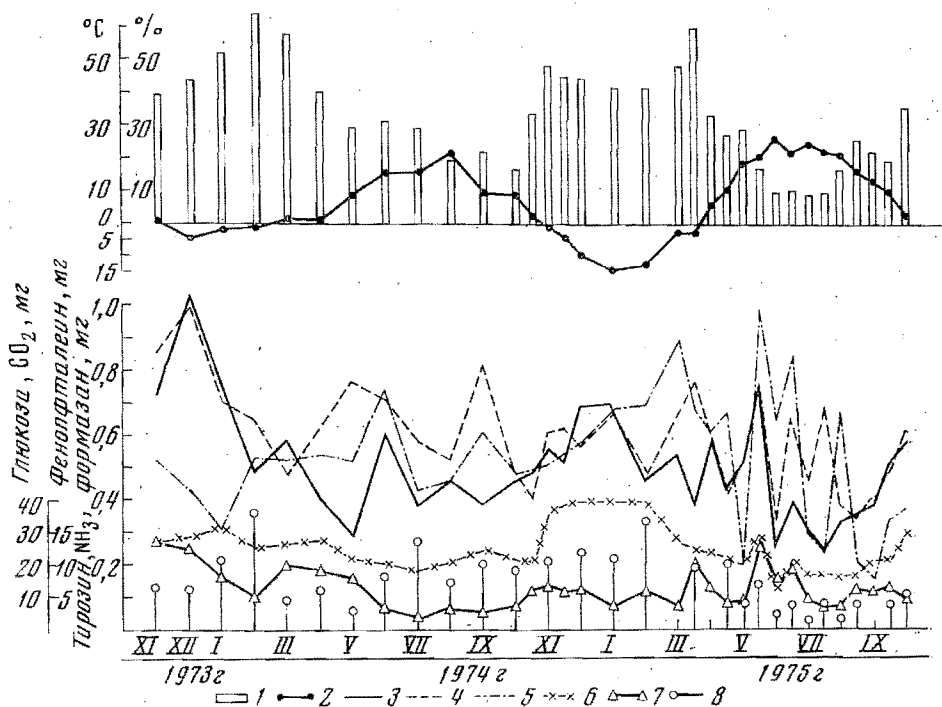


Рис. 2. Круглогодичная динамика потенциальной биологической активности выщелоченного чернозема

1 — влажность, 2 — температура, 3 — протеаза (мг тирозина), 4 — уреазы (мг  $\text{N}_2$ ), 5 — дегидрогеназа (мг формазана), 6 — сахараза (мг глюкозы), 7 — фосфатаза (мг фенолфталеина), 8 —  $\text{CO}_2$  (мг/100 г почвы)

В годичном ходе биологической активности отмечаются зимние максимумы гидролитических ферментов, дегидрогеназы и выделения  $\text{CO}_2$  из почвы. В летние месяцы потенциальная биологическая активность почвы по всем изученным характеристикам уменьшается. Характер годичного хода биологической активности также со всей отчетливостью подчеркивает важность влагообеспеченности в условиях Предуралья для активного протекания биохимических процессов в почве. Менее благоприятная влагообеспеченность создается в летние месяцы, и вследствие этого биохимические процессы в почвах изученной зоны существенно снижены. Однако, как указывалось выше, в годы с высокой влажностью почв такая зависимость может изменяться. Наблюдающаяся отрицательная зависимость потенциальной биологической активности от температуры в годичной динамике не свидетельствует о том, что температура играет негативную роль в биохимических реакциях почвы.

Этот факт более ярко подчеркивает лимитирующую роль влажности, особенно в периоды активной вегетации, в биохимических процессах в почве в условиях степного Предуралья и также свидетельствует о том, что при таких значениях влажности почвы, которые складывались в условиях наблюдений в 1974—1975 гг. (от 9 до 28%), положительное действие температуры на напряженность биохимических процессов не могло проявиться. Максимальная активность биохимических процессов в черноземах Предуралья наблюдается при значениях температуры около 20—30° и влажности почвы, близкой к 60—80% от ПВ [22].

Таблица 5

Статистическая характеристика связи ферментативной активности выщелоченного чернозема в ее годичной динамике с температурой и влажностью почвы (1975 г.)

Показатель	Уравнение регрессии		r	
	влажность (X <sub>1</sub> )	температура (X <sub>2</sub> )	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>
Фосфатаза	$y = 6,8 - 0,02x_1$	$y = 5,5 + 0,05x_2$	0,39	0,26
Сахараза	$y = 15,05 + 0,31x_1$	$y = 27,9 - 0,44x_2$	0,60**	-0,71**
Протеаза	$y = 0,34 + 0,01x_1$	$y = 0,51 - 6 \cdot 10^{-3}x_2$	0,47*	-0,57*
Уреаза	$y = 0,44 + 3 \cdot 10^{-3}x_1$	$y = 0,57 - 3 \cdot 10^{-3}x_2$	0,40	-0,30
Дегидрогеназа	$y = 0,61 - 0,01x_1 +$ $+ 2 \cdot 10^{-4}x_1^2$	$y = 4,3 + 0,27x_2 - 0,01x_2^2$	0,40	-0,03
CO <sub>2</sub>	$y = 9,9 + 1,29x_1$	$y = 27,2 - 1,35x_2$	0,75***	-0,88***

\* P < 0,05.  
\*\* P < 0,01.  
\*\*\* P < 0,001.

Интересным является установленный нами факт зимнего повышения потенциальной ферментативной активности, дыхания почвы и некоторое увеличение содержания подвижного фосфора и аммония. В отношении увеличения численности микроорганизмов в мерзлых почвах имеются публикации [10, 16, 17].

Причинами повышения ферментативной активности могут быть действия различных факторов, обусловленных влиянием отрицательной температуры и замерзающей воды на почву. Увеличение численности микрофлоры, которое может происходить при замерзании почвы [10, 16, 17], не может сказаться на ферментативной активности, так как методики определения активности ферментов в почве основаны на принципах, предотвращающих новообразование ферментов в аналитическом процессе. Наиболее вероятными причинами является поступление новых ферментов из дезинтегрирующихся под влиянием ледяных кристаллов клеток, десорбция адсорбированных ферментов и их реактивация, а также изменения физического состояния почвы. Процесс замерзания можно уподобить эффекту растирания почвы, тем более что в зиму почва обычно уходит в состоянии высокого увлажнения и зимой она бывает насыщена кристалликами льда. В осенне-зимне-весенний период снижается водопрочность структур, разрушаются агрегаты, скрепленные соединениями железа [9]. При этом могут обнажаться заблокированные внутри микроагрегатов молекулы ферментов. При последующем оттаивании замерзшей почвы могут освобождаться различные соли, играющие роль активаторов ферментов. Установлено, что при замерзании из почвы легко выщелачиваются такие соли, которые без замерзания труднорастворимы [9]. Галстян [5] считает, что в динамичности ферментативной активности почвы определенное значение могут иметь микробные токсины, накапливающиеся в почве в летнее время. Одной из причин роста активности ферментов в замерзающей почве может быть инактивация токсинов микроорганизмов под действием низких температур [18]. Росс [29] наблюдал активизацию дегидрогеназы в почве при замо-

раживании ее при  $-20^{\circ}$  и последующем оттаивании. Этот факт он объясняет увеличением в почве количества растворимых углеводов. Эти эффекты, очевидно, имели место и в почвах, исследованных нами, в полевых условиях.

Некоторый рост дегидрогеназной, уреазной, каталазной и инвертазной активности в почве в зимние месяцы отмечен в литературе [26, 7, 15]. Однако авторы полученные факты не комментируют и не объясняют. Рост активности выделения  $\text{CO}_2$ , по-видимому, обусловлен увеличением как численности микрофлоры [17], так и растворимых и легкогидролизуемых органических соединений в почве при замораживании [15, 26]. Следует отметить, что в годичном ходе наибольшей флуктуации подвержена активность дегидрогеназы, особенно в летние месяцы ( $v=43,9\pm 6,7\%$ ). Гидролитические ферменты колеблются с меньшими амплитудами и без столь резких скачков, как дегидрогеназы (для протеазы  $v$  равно  $29,5\pm 4,5\%$ ; для уреазы —  $25,2\pm 3,9\%$ , для сахаразы —  $32,5\pm 5,0\%$ ). Это объясняется тем, что дегидрогеназы более тесно связаны с метаболически активными формами микроорганизмов [15], количество которых подвержено большему колебанию. Это же подтверждается положительной связью активности указанных ферментов с динамикой выделения  $\text{CO}_2$  из почвы, который, по мнению многих исследователей, отражает метаболическую активность микрофлоры. Связь активности гидролитических ферментов с  $\text{CO}_2$  нечеткая и неустойчивая.

В целом анализ суточной, сезонной и круглогодичной динамики ферментативной активности почв показывает, что временные флуктуации ее временные. Колебания ферментативной активности почвы, очевидно, происходят в основном за счет новообразующихся ферментов, регулирующих воздействия внешних факторов на биосинтез новых ферментов и их устойчивость, а почвенные ферменты при этом претерпевают незначительные изменения, за исключением экстремальных изменений факторов. Амплитуды колебаний ферментативной активности значительно меньше, чем колебания численности микроорганизмов [4, 10, 12, 17, 18, 23, 28] и продукции  $\text{CO}_2$ . Хотя ферментативная активность почв подвержена некоторым временным колебаниям, однако в силу гомеостатичности почвы она стремится к определенному относительно стабильному уровню, характерному для данной почвы. Характерная для почвы потенциальная ферментативная активность устанавливается весной и осенью, когда в почве отсутствуют ризосферный эффект и активная жизнедеятельность микроорганизмов и когда, очевидно, содержится минимальное количество микробных токсинов.

## Выводы

1. Динамика биологической активности определяется изменением влажности и температуры почвы. В летние месяцы наибольшая активность каталазы и более интенсивное выделение  $\text{CO}_2$  из почвы наблюдается в вечерние часы, минимальная — утром.

2. В прямой связи с гидротермическим режимом сезонная динамика ферментативной активности в Предуралье может изменяться и иметь как летний максимум и осенне-весенним минимум, так и наоборот.

3. Потенциальная ферментативная активность почв в зимние месяцы сохраняется на уровне летних периодов или возрастает.

## Литература

1. Асеева И. В., Ванярко В. А. Ферментативная активность дерново-подзолистой почвы. Биол. науки, 1969, № 11.
2. Бугаков П. С., Попова Э. П. Каталазная и уреазная активность почвы Красноярской лесостепи. Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1969, № 10, вып. 2.

3. Бурангулова М. Н., Хазиев Ф. Х. и др. Современные процессы почвообразования на выщелоченных черноземах. В кн.: Биохимические свойства почв Башкирии и методы их регулирования. Уфа, Изд. БФАН СССР, 1974.
4. Вавулов Ф. П. Микрофлора основных типов почв БССР и их плодородие. Минск, 1972.
5. Галстян А. Ш. Ферментативная активность почв Армении. Ереван, 1974.
6. Красильников Н. А., Котелев В. В. Адсорбция фосфатаз почвенных микроорганизмов корнями кукурузы. Микробиология, 1959, т. 28, вып. 4.
7. Купревич В. Ф., Щербакова Т. А. Почвенная энзимология. Минск, 1966.
8. Макаров В. Н., Патрикеева Т. А. Суточный ход выделения аммиака и двуокиси азота из почв. Агрохимия, 1973, № 2.
9. Макаров В. Н. (ред.). Комплексный метод преобразования дерново-подзолистых почв и его эффективность. «Колос», 1975.
10. Мехтиев С. Я., Чернобровина Р. М., Пресман Л. М. Численность микроорганизмов в почвах Молдавии. В кн.: Динамика микробиологических процессов в почве, ч. 1. Таллин, 1974.
11. Михновская А. Д. Фосфатазная активность мощного чернозема и некоторые свойства микроорганизмов, минерализующих органо-фосфаты. В кн.: Агрохимия и почвоведение, Киев, 1966.
12. Мишустин Е. Н., Теплякова З. Ф. Сезонная динамика микробиологических процессов и ее агрономическое значение. Изв. АН КазССР. Сер. ботан. и почвовед., 1959, № 6, вып. 3.
13. Низова А. А. К вопросу о биологической активности почв. Почвоведение, 1960, № 10.
14. Нимаева С. М., Петрова А. С. Ферментативная активность черноземных почв Бурятской АССР. Тр. Бурятск. ин-та естеств. наук. Бурятск. фил. АН СССР, вып. 8, 1970.
15. Петерсон Н. В. Окислительно-восстановительные условия и дегидрогеназная активность в некоторых почвах западных областей УССР. Тр. Львовск. СХИ, т. 17, 1968.
16. Пошон Ж., Баржак Д. Почвенная микробиология. Изд-во иностр. лит., 1960.
17. Рахно П., Аксель М., Сирп Л., Рийс Х. Динамика численности почвенных микроорганизмов. Таллин, 1971.
18. Рахно П. Х. Корреляция между численностью микроорганизмов и свойствами почвы. В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. «Наука», 1972.
19. Тюриков Е. А. Суточная динамика биологической активности дерново-подзолистых почв под озимой пшеницей в севооборотах с удобрениями и без удобрений. Докл. ТСХА, вып. 172, 1971.
20. Хазиев Ф. Х. Сезонная динамичность и зависимость нуклеазной активности от температуры и состояния почвы. Биол. науки, 1969, № 1.
21. Хазиев Ф. Х. Ферментативная активность почв. «Наука», 1976.
22. Хазиев Ф. Х. Температура и влажность как экологические факторы ферментативной активности почвы. Экология, 1976, № 6.
23. Худяков Я. Н. Периодичность микробиологических процессов в почве и ее причины. В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. «Наука», 1972.
24. Штатнов В. Н. К методике определения биологической активности почвы. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 6, 1952.
25. Эмме А. М. Биологические часы. «Наука», 1967.
26. Ivarson K. C., Sowden F. J. Effect of frost action and storage of soil at freezing temperatures on the free amino acids, free sugars and respiratory activity of soils. Canad. J. Soil Sci., v. 50, № 1, 1970.
27. Koepf H. Untersuchungen über die biologische Aktivität des Bodens. Teil 1. Atmungskurven des Bodens und Fermentaktivität unter dem Einfluss von Düngung und Pflanzenwachstum. Zeitschrift für Acker- und Pflanzenbau, Bd. 98, H. 3, 1954.
28. Ramirez-Martinez J. R., McLaren A. D. Some factors influencing the determination of phosphatase activity in native soils and soils sterilized by irradiation. Enzymologia, v. 31, № 1, 1966.
29. Ross D. J. Effects of storage on dehydrogenase activity of soils. Soil Biol. and Biochem., v. 2, № 1, 1970.

Институт биологии БФАН СССР

Дата поступления  
11.IV.1977 г.