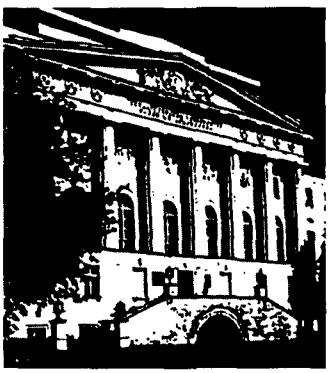
Серия

КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК

основана в 2002 году по инициативе ректора
МГУ им. М.В. Ломоносова
академика РАН В.А. Садовничего
и посвящена

250-летию Московского университета



КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК

Редакционный совет серии

Председатель совета
ректор Московского университета
В.А. Садовничий

Члены совета:

Виханский О.С., Голиченков А.К., Гусев М.В.,
Добреньков В.И., Донцов А.И., Засурский Я.Н.,
Зинченко Ю.П. (ответственный секретарь),
Камзолов А.И. (ответственный секретарь),
Карпов С.П., Касимов Н.С., Колесов В.П.,
Лободанов А.П., Лунин В.В., Лупанов О.Б.,
Мейер М.С., Миронов В.В. (заместитель председателя),
Михалев А.В., Моисеев Е.И., Пушаровский Д.Ю.,
Раевская О.В., Ремнева М.Л., Розов Н.Х.,
Салецкий А.М. (заместитель председателя), Сурин А.В.,
Тер-Минасова С.Г., Ткачук В.А., Третьяков Ю.Д., Трухин В.И.,
Трофимов В.Т. (заместитель председателя), Шоба С.А.



Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Д.Г. Звягинцев, И.П. Бабьева,
Г.М. Зенова

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

**3-е издание,
исправленное и дополненное**

Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению 510700 «Почвоведение» и специальности 013000 «Почвоведение»



Издательство Московского университета
2005

УДК 631
ББК 40.3
З 45

Печатается по решению Ученого совета Московского университета

Федеральная целевая программа «Культура России» на 2005 год. (Подпрограмма «Поддержка полиграфии и книгоиздания России»)

Рецензенты:
кафедра микробиологии Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева (зав. кафедрой, кандидат биологических наук *А.А. Ванькова*);
академик Россельхозакадемии, доктор биологических наук, профессор *Р.М. Алексахин*

Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М.

З 45 Биология почв: Учебник. — 3-е изд., испр. и доп. — М.: Изд-во МГУ, 2005. — 445 с., илл. — (Классический университетский учебник).

ISBN 5-211-04983-7

Третье издание учебника существенно переработано и дополнено в связи с новыми достижениями биологии, микробиологии, экологии и изменившимися представлениями об охране окружающей среды и роли почвенной биоты в этом процессе. В учебнике дается представление о всех основных группах организмов, составляющих почвенную биоту: растениях, водорослях, почвенных животных, грибах, лишайниках, бактериях, вирусах и фагах. Подробно рассматривается участие почвенных организмов в круговороте веществ в потоках энергии, а также в почвообразовательных процессах. Рассматриваются экологические аспекты биологии почв: специфика почвы как среды обитания организмов, микро- и мезозональность, аутэкология, популяционная экология, экология сообществ, сукцессия, вертикальное распределение организмов в наземных экосистемах, эколого-географические закономерности распространения организмов, роль почвенной биоты в охране окружающей среды, поддержании чистоты грунтовых вод и атмосферы. Особое внимание уделено микроорганизмам как наиболее важному звену почвенной биоты. Подчеркивается значение взаимодействия разных групп организмов, особенно микроорганизмов и растений, зоомикробных комплексов, ассоциаций грибов с водорослями и бактериями для нормального функционирования почвенной биоты.

Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности «Почвоведение», а также для экологов, микробиологов, агрохимиков и смежных специальностей. Учебник может быть также полезен аспирантам и специалистам разных профилей.

УДК 631
ББК 40.3

© Издательство Московского университета, 2005
© МГУ им. М.В. Ломоносова, художественное оформление, 2005

ISBN 5-211-04983-7

Предисловие

Уважаемый читатель!

Вы открыли одну из замечательных книг, изданных в серии «Классический университетский учебник», посвященной 250-летию Московского университета. Серия включает свыше 150 учебников и учебных пособий, рекомендованных к изданию Учеными советами факультетов, редакционным советом серии и издаваемых к юбилею по решению Ученого совета МГУ.

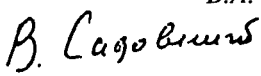
Московский университет всегда славился своими профессорами и преподавателями, воспитавшими не одно поколение студентов, впоследствии внесших заметный вклад в развитие нашей страны, составивших гордость отечественной и мировой науки, культуры и образования.

Высокий уровень образования, которое дает Московский университет, в первую очередь обеспечивается высоким уровнем написанных выдающимися учеными и педагогами учебников и учебных пособий, в которых сочетаются как глубина, так и доступность излагаемого материала. В этих книгах аккумулируется бесценный опыт методики и методологии преподавания, который становится достоянием не только Московского университета, но и других университетов России и всего мира.

Издание серии «Классический университетский учебник» наглядно демонстрирует тот вклад, который вносит Московский университет в классическое университетское образование в нашей стране и, несомненно, служит его развитию.

Решение этой благородной задачи было бы невозможным без активной помощи со стороны издательств, принявших участие в издании книг серии «Классический университетский учебник». Мы расцениваем это как поддержку ими позиции, которую занимает Московский университет в вопросах науки и образования. Это служит также свидетельством того, что 250-летний юбилей Московского университета — выдающееся событие в жизни всей нашей страны, мирового образовательного сообщества.

Ректор Московского университета
академик РАН, профессор *В.А. Садовничий*





Л. Пастер
(1822–1895)



М.В. Бейеринк
(1851–1931)



С.Н. Виноградский
(1856–1953)



В.И. Вернадский
(1863–1945)



Г.А. Надсон
(1867–1942)



Н.А. Красильников
(1896–1973)



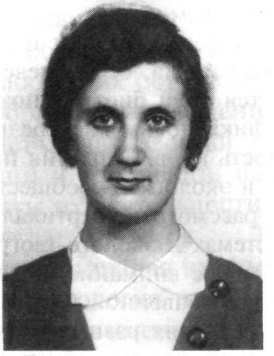
Е.Н. Мишустин
(1901–1991)



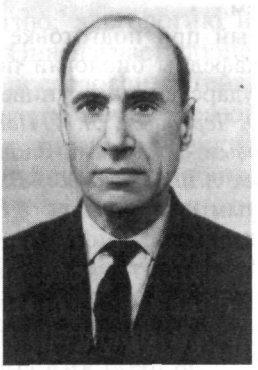
М.С. Гиляров
(1912–1985)



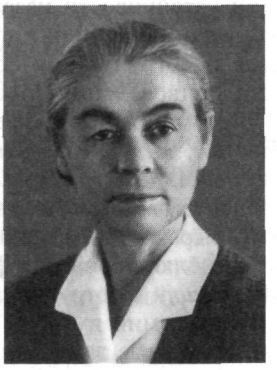
А.А. Ячевский
(1863–1932)



Т.Г. Мирчинк



М.М. Голлербах
(1907–1989)



Э.А. Штина

ПРЕДИСЛОВИЕ К ТРЕТЬЕМУ ИЗДАНИЮ

Значение биологии почв в современном почвоведении постоянно увеличивается в связи с открытием новых экологических функций почвенной биоты. Вскрывается ее роль в процессах, протекающих в почвах, в биосферных функциях почв, в поддержании чистой грунтовой воды и атмосферы. Описываются все новые и новые почвенные организмы и расширяется представление о распространении в почвах ранее малоизученных таксонов. Раскрывается значение взаимодействия компонентов почвенной биоты в функционировании системы в целом. Установлены принципы строения и функционирования комплекса почвенных организмов.

В связи с происшедшими изменениями в самой биологии почв и в сопредельных с ней науках стало необходимым переработать многие разделы учебника начиная от систематики и кончая экологией почвенных организмов.

Расширены разделы о циклах превращений углерода, кислорода, водорода, азота, серы, железа и других элементов. Большое внимание уделяется роли биоты в почвообразовании. Подробно рассматривается специфика почвы как среды обитания организмов, микро- и мезозональность почв. Экология представлена аутэкологией, экологией популяций и экологией сообществ. Дается представление о сукцессии. Подробно рассмотрено вертикальное распределение организмов в наземных экосистемах и эколого-географические закономерности их распределения. Особое внимание уделено микроорганизмам как наиболее важному звену почвенной биоты. В то же время подчеркивается значение взаимодействия разных групп организмов, особенно микроорганизмов и растений, зоомикробных комплексов, ассоциаций грибов с водорослями и бактериями для нормального протекания биологических процессов в почвах. Рассмотрена роль биоты в охране окружающей среды и создании устойчивости наземных экосистем.

Авторы высоко ценят вклад, внесенный при подготовке разных разделов нового издания сотрудниками кафедры биологии почв факультета почвоведения Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова профессорами *И.Ю. Черновым, Л.М. Полянской, В.С. Гузевым, М.М. Умаровым, А.Л. Степановым*, докторами биологических наук *П.А. Кожевиным, О.Е. Марфениной, А.В. Кураковым, Б.А. Бызовым*, доцентом *Л.В. Лысак*, ведущим научным сотрудником *Т.Г. Добровольской*, выражают им искреннюю благодарность.

Авторы благодарны профессору *Н.М. Черновой*, академику РАСХН *Р.М. Алексахину* и сотрудникам кафедры микробиологии Сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева за рецензирование рукописи и сделанные ценные замечания.

ВВЕДЕНИЕ

Без огромного и сложного мира живущих в почве существ нет и не может быть самой почвы, а без почвенного покрова не могла бы развиваться биосфера Земли как единая планетарная оболочка.

Почвенный покров нашей планеты обеспечивает жизнь растений и служит конвейером по переработке их остатков. С другой стороны, «живое вещество», по образному выражению академика В.И. Вернадского, само создает почву. Состав «живого вещества» почв, организмов, популяций и сообществ, вызываемые организмами процессы и результаты их деятельности изучает наука биология почв.

Биология почв — комплексная наука, возникшая на стыке разных разделов биологии и почвоведения. Биология почв рассматривает биологические аспекты почвоведения, а именно живой мир, населяющий почву и процессы взаимодействия этого мира с твердой, жидкой и газообразной составными частями почвы.

Биология почв включает в себя почвенную зоологию и протистологию, альгологию и микологию, микробиологию и биохимию. Она изучает процессы и явления, которые составляют область исследований генетического почвоведения (происхождение и развитие почв, образование гумуса, формирование почвенного профиля и др.), физики и химии почв (роль микроорганизмов в образовании водопрочных агрегатов почв, в разрушении структуры, в превращении отдельных элементов, их аккумуляции и др.), географии почв (разработка принципов и методов биологической диагностики и классификации почв), агрохимии и земледелия (почвенное плодородие и питание растений), охраны почв и борьбы с их загрязнениями.

Биология почв не только описывает явления, но и расшифровывает механизмы протекающих в почве процессов, их биохимическую сущность.

Истоки зарождения биологии почв прослеживаются в конце XIX и начале XX в., когда был заложен фундамент двух наук — почвоведения и микробиологии.

Становление и развитие новой науки, рождающейся на стыке других, ранее сформировавшихся наук, всегда связано с возникновением новых идей. История любой науки — это история идей, история их рождения, утверждения и развития.

Более 100 лет назад В.В. Докучаев разработал основы учения о почве как природном теле, которое является функцией ряда факторов — почвообразующей породы и времени, климата и рельефа, а также животных и растений. В.В. Докучаев был первым ученым, связавшим процессы почвообразования с деятельностью почвенных микроорганизмов. В 1895 г. он писал о том, что пора открывать в университетах кафедры почвоведения и бактериологии. В работах В.В. Докучаева была изложена новая методология — генетический подход к изучению почвы с учетом не отдельных тел и факторов, а всего комплекса факторов в целом. Этот комплексный подход в настоящее время получил широкое развитие на новом уровне и называется системным подходом. Согласно учению В.В. Докучаева и его ученика В.И. Вернадского, почва является компонентом более сложной природной системы — биогеоценоза и биосферы в целом. Докучаевское учение о зонах природы, которое явилось итогом его работ, было развито в работах Б.Б. Полынова, создавшего новую науку — геохимию ландшафта и учение о коре выветривания, в котором он отводит большую роль деятельности микроорганизмов. По его мнению, именно в почвах сосредоточена геологическая работа живого вещества. Почва отличается от коры выветривания биогенной аккумуляцией химических элементов.

В.И. Вернадский, рассматривая влияние организмов на почву с позиции общих геохимических законов, отмечал, что живое вещество, вошедшее в состав почвы, обусловливает в ней самые разнообразные изменения свойств: «создает мелкоземистость и рыхлость, влияет на физические свойства и структуру, на химические процессы, приводит к смешению химических элементов силами жизни».

Именно благодаря деятельности живого вещества на Земле была создана азотно-кислородная атмосфера, произошло изменение состава гидросферы и литосферы. В.И. Вернадский впервые отнес почву в разряд биокосных (взаимодействие живого с неживым) систем, в основе функционирования которых лежат биохимические механизмы.

Постановка вопроса В.В. Докучаевым о включении бактериологии в общую науку о почве стала возможной благодаря тому, что к этому времени возникло учение о микроорганизмах, фундамент которого был заложен трудами великого французского ученого Луи Пастера (1822–1895).

Однако задолго до создания учения о микроорганизмах в XVII в. был открыт мир микробов голландским коммерсантом Антоном ван Левенгуком (1632–1723). Он изобрел способ, сделавший бактерии видимыми. Бактерии были видны в созданных им микроскопах, изготовленных из отшлифованных линз. Он зарисовывал и описывал их, и таким образом мир узнал о существовании организмов, значительно меньших, нежели самые мелкие растения и животные.

Таким образом, к миру микроорганизмов было привлечено всеобщее внимание, и началось описание разных представителей диковинного микроскопического мира. Однако ученые того времени не подозревали о роли, которую играют микроорганизмы в природе. Для наблюдателей микромира это были лишь курьезные существа.

Первые воспроизводимые методические приемы работы с микроорганизмами были разработаны Л. Пастером и сделали возможным развитие микробиологии как науки. Химик по образованию Пастер не случайно занялся изучением брожений. До него под брожением понимали всякие превращения веществ, а вызывающие брожение «тела» называли ферментами, но не связывали их с жизнью. По Ю. Либиху, это было «движение атомов». С 1857 г. Пастер изучал процессы молочнокислого, спиртового, уксуснокислого и открытого им маслянокислого брожения и доказал, что все они вызываются деятельностью разных видов микроорганизмов. При этом он открыл явление анаэробиоза — жизни без кислорода — и описал анаэробные бактерии. Это открытие имело большое принципиальное значение не только для микробиологии, но и для биологии в целом, так как показывало возможность заполнения жизнью тех экологических сфер, где отсутствует свободный кислород. Пастер количественными балансовыми расчетами доказал, что брожение служит источником энергии для вызывающих этот процесс микроорганизмов. Цикл работ Пастера имел большое значение и для развития микробиологических исследований в почвоведении. Именно под влиянием идей о брожении стали изучать анаэробные превращения органических веществ в почве — разложение клетчатки, пектина и других, что положило начало развитию почвенной микробиологии.

Немецкий ученый Роберт Кох разработал питательные среды и предложил метод культивирования микроорганизмов на плотных субстратах, что позволяло легко получать чистые культуры микробов. Этот метод, ставший классическим, до сих пор широко применяется во всех областях микробиологии. В почвенной микробиологии он известен как «чашечный метод» количественного учета почвенных микроорганизмов.

Установление кардинальной роли микроорганизмов в биологически важных круговоротах веществ на Земле — круговороте углерода, азота и серы — это в значительной степени результаты работы двух исследователей С.Н. Виноградского (1856–1953) и М. Бейеринка (1851–1931).

Способность некоторых бактерий получать энергию за счет окисления неорганических соединений была открыта микробиологом С.Н. Виноградским в 1887 г. Он обнаружил автотрофные бактерии, способные использовать в качестве источника энергии минеральные вещества, а в качестве углерода — углекислоту. С.Н. Виноградский на примере *Beggiatoa* показал возможность получения энергии для обмена веществ через окисление сероводорода. Этот тип обмена был назван хемосинтезом.

Открытие хемосинтеза, состоявшееся в 1887 г., является открытием автотрофной жизни за счет энергии окисления неорганических соединений (аноргоксидация).

Исследуя железобактерию *Leptotrix ochraceae,* С.Н. Виноградский установил способность этой бактерии окислять закись железа и выполнять физиологическую функцию, аналогичную той, которая была открыта у серобактерий. Виноградский открыл автотрофную фиксацию углекислоты при нитрификации, выделил бактерии, осуществляющие процесс нитрификации (*Nitrosomonas* и *Nitrobacter),* и получил их рост в минеральной питательной среде.

Г.Г. Шлегель в книге «История микробиологии» (2002) так оценивает работы русского ученого: «Работы С.Н. Виноградского являются образцом наблюдательности, размышлений, осторожных заключений и дальновидных соображений, которые и сегодня сохраняют свою ценность в учебных лекциях. Концепции, развитые в 1886–1891 годах об аноргоксидации (литотрофии) и CO_2-автотрофии, привели на рубеже XIX и XX веков к исследованию других групп бактерий и завершились открытием гипертермофильных литотрофных архебактерий».

Возглавив созданный им отдел сельскохозяйственной бактериологии в Пастеровском институте в Париже, С.Н. Виноградский

занялся исследованием жизни почвы. Первые работы в области почвенной микробиологии были связаны с проблемой азота, которая до сих пор занимает центральное положение в почвенной микробиологии. Виноградскому удалось показать благодаря созданному им методу элективных культур, что нитраты, необходимые для питания растений, образуются в результате аэробного окисления аммония микроорганизмами без участия в процессе органических соединений. Из других наиболее значительных работ С.Н. Виноградского следует назвать изучение анаэробной фиксации азота, исследование процессов аэробного разложения целлюлозы, выяснение роли микроорганизмов почвы в разложении гумусовых веществ. Им выдвинута концепция подразделения микроорганизмов на две категории — автохтонные и зимогенные. Первые являются типичными обитателями почвы и присутствуют там всегда. Развитие зимогенных микроорганизмов связано с увеличением концентрации органических веществ. Эта концепция оказалась плодотворной и для других экосистем (природные воды и др.). Эти работы изложены в его книге «Микробиология почвы» (1953).

Современник С.Н. Виноградского голландский ученый Мартинус Бейеринк провел классические исследования азотфиксирующих бактерий — свободноживущих и симбиотических клубеньковых, выделил возбудителей пектинового брожения. Эти работы послужили началом развития так называемой «голландской микробиологической школы», отличительной чертой которой явилось химическое направление в исследовании микроорганизмов-возбудителей различных процессов.

Имена Виноградского и Бейеринка часто упоминаются в истории микробиологии вместе. Оба опубликовали свои первые сенсационные работы почти одновременно, оба посвятили себя изучению преимущественно «экстравагантных» бактерий. Имя Виноградского связано с хемолитотрофными бактериями, имя Бейеринка — с обогатительными культурами, методами накопления, обогащения или селекции микроорганизмов с определенными свойствами обмена веществ и подбора для них условий роста; селекцией и выделением большого числа бактерий, которые в качестве субстрата роста могут использовать различные химические соединения.

Для русской школы микробиологов, основателем которой считается академик Г.А. Надсон (1867–1942), была характерна экологическая направленность, изучение деятельности микроорганизмов в

природных субстратах, в естественной среде обитания. В поле зрения интересов русских микробиологов были организмы циклов серы и железа, азотфиксаторы, разрушители целлюлозы. Эти интересы были направлены на расширение познаний в области почвоведения, геологии и геохимии. В почвенной микробиологии из учеников Г.А. Надсона стал работать Н.А. Красильников (1896–1973). В 1953 г. он возглавил организованную в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова первую в мире кафедру биологии почв.

Н.А. Красильников один из первых рассматривал жизнь почвенных микроорганизмов в единой системе с высшими растениями. Его монография «Микроорганизмы почвы и высшие растения» (1958) стала классическим трудом и до сих пор является единственным учебным руководством по этому курсу. Н.А. Красильников известен так же как крупнейший специалист по систематике микроорганизмов. Он создал определители бактерий и актиномицетов, описал много новых видов микроорганизмов, разработал эволюционный принцип в систематике актиномицетов. В портретной галерее Пастеровского института в Париже среди выдающихся ученых-микробиологов мира есть и портрет Николая Александровича Красильникова.

Академик Е.Н. Мишустин (1901–1991) установил эколого-географические закономерности в распространении микроорганизмов в почвах различных типов. Он также внес большой вклад в изучение проблемы азотфиксации, развил санитарную микробиологию почв.

Разделы почвенной биологии — микология, альгология и зоология развивались несколько позднее почвенной бактериологии — с конца первой четверти XX в.

Микология — наука о грибах, основоположником ее по праву считают в Германии А. де Бари (1831–1888) и в России М.С. Воронина (1838–1903) и А.А. Ячевского (1863–1932). А.А. Ячевский составил «Определитель грибов». Систематическое изучение почвенных грибов началось с работ С. Ваксмана (1888–1973). Его исследования показали, что почва является естественной средой обитания грибов, в ней существуют определенные, только ей присущие грибы. С. Ваксман впервые отметил, что пенициллы и мукоровые грибы преобладают в северных почвах, а аспергиллы — в южных.

Л.И. Курсановым (1877–1953) в МГУ была организована кафедра низших растений (ныне кафедра микологии и альголо-

гии), где широко проводятся работы по почвенным грибам. Им был создан первый в нашей стране учебник «Микология» (1933, 1940). Курс «Почвенная микология» создан Т.Г. Мирчинк, ученицей Л.И. Курсанова, на кафедре биологии почв; многолетние лекции в области почвенной микологии легли в основу ее учебника «Почвенная микология» (1988).

Первые широкие исследования по почвенным водорослям были выполнены в Англии, на Ротамстедской опытной станции. В России работы по почвенной альгологии начаты в 20-е годы почти одновременно в Московском университете К.И. Мейером, в Саратовском А.А. Рихтером и в Санкт-Петербурге в Ботаническом институте Академии наук М.М. Голлербахом, который стал основателем школы специалистов-альгологов почв. Широкую известность в России и за рубежом получили почвенно-альгологические исследования, выполненные в Кировской (ныне Вятской) сельскохозяйственной академии под руководством проф. Э.А. Штиной.

Почвенная зоология основана академиком М.С. Гиляровым (1912–1985). Его книга «Почвенная фауна и жизнь почвы» (1939) заложила основы развития почвенной зоологии как раздела почвоведения в Московском университете.

Биология почв подробно и всесторонне изучает различные группы почвенных организмов (биоразнообразие): бактерии, актиномицеты, грибы, дрожжи, водоросли, беспозвоночных животных. Изучаются свойства вновь выделенных почвенных микроорганизмов с необычными и полезными свойствами, например, продуценты антибиотиков, витаминов, ферментов, гормонов. Изучается роль почвенных организмов в поддержании гомеостаза в биосфере, чистоте почвы, атмосферы и грунтовых вод. Исследуется роль биологического азота в биосфере, микробное образование окиси и закиси азота. Разрабатываются новейшие биотехнологии в охране почв и окружающей среды, особенно от нефтяных загрязнений, пестицидов, закиси азота и углерода. Изучается взаимодействие микроорганизмов с растениями и животными. Решаются проблемы биохимии почв, особенно ферментативной активности почв. Охватываются многие проблемы современной экологии почвенных организмов начиная от математического моделирования и заканчивая молекулярной и генетической экологией.

Современный период развития биологии почв характеризуется прежде всего широкой интеграцией исследований, проводимых в

смежных областях наук, и еще более глубокой «экологизацией» почвенной биологии. Экологическая направленность, всегда составлявшая стержень биологии почв, в настоящий период приобрела солидное подкрепление благодаря внедрению методов математического анализа в экологию и компьютеризации. Использование новых молекулярно-биохимических, биофизических и электронно-микроскопических методов в почвенно-биологических исследованиях значительно повысило их уровень и расширило возможности проникновения в наиболее тонкие процессы и механизмы функционирования сообществ почвенных организмов. Все это позволило перейти на новый уровень — к моделированию природных систем и их частей и разработке основ управления природными процессами.



Глава первая

ПОЧВЕННАЯ БИОТА

...Общение с живым миром почвы напоминает общение с обитателями иных планет...

Анри Фабр

Живую часть почвы можно рассматривать как «живое вещество», по В.И. Вернадскому, если оценивать влияние организмов на почву с позиции общих геохимических законов. Живое вещество почвы состоит из многочисленных популяций и групп популяций разнообразных организмов, различающихся по экологическим функциям и таксономическому положению. Эти составляющие объединяются общим понятием «почвенная биота».

Самые крупные таксономические группы биоты — царства живой природы. Понятие о многообразии живого мира долгое время ограничивалось делением его на два царства: растительных и животных организмов или иначе флору и фауну Земли. Это представление пошло от Аристотеля и было узаконено К. Линнеем в «Системе природы». Основные разграничительные признаки этих царств заключались в типе питания — гетеротрофном у животных и автотрофном у растений; наличии ригидной клеточной стенки у растений или ее отсутствии у животных; подвижном или неподвижном образе жизни. И хотя перечисленные признаки не всегда прослеживались у организмов, относимых к этим двум царствам, все же основная масса их представителей соответствовала такой характеристике. Микроскопические организмы делили между этими царствами следующим образом: водоросли, грибы и бактерии относили к растениям, простейшие — к животным. При более детальном изучении одноклеточных микроскопических организмов возникли затруднения при разделении

их на животных и растения; у некоторых обнаруживались комбинации признаков, свойственных представителям как того, так и другого царства. Например, некоторые одноклеточные жгутиковые содержат хлорофилл и способны к фотосинтезу как растения, в то же время по характеру организации клетки они должны быть отнесены к простейшим; слизевики (миксомицеты) в стадии амеб — фаготрофы как простейшие, а в стадии образования спорангиев со спорами они сходны с грибами.

Чтобы избежать затруднений, возникших при классификации таких объектов, Э. Геккель предложил третье царство живой природы — царство протистов, в которое были включены водоросли, простейшие, грибы и бактерии. Получилось смешанное царство, основной характеристикой которого была относительная простота биологической организации. С эволюционных позиций ясно, что члены этого царства — потомки тех организмов, которые существовали до разделения животных и растений на две крупные ветви.

Поворотом в представлении о многообразии и эволюции живого мира стало установившееся в 70-х годах XX в. представление о существовании двух форм жизни, отраженных в клеточной организации прокариотного и эукариотного типов. Обнаруженные первоначально с помощью электронного микроскопа цитологические различия, главным образом в ядерном аппарате, были затем подкреплены биохимическими данными о составе клеточных стенок и механизмов работы компонентов клетки, обеспечивающих синтез информационных молекул РНК. Разрыв между прокариотами (доядерными организмами) и эукариотами (истинно ядерными) оказался значительно бóльшим, чем различия между растениями и животными. При этом царство протистов оказалось разделенным между теми и другими: бактерии и синезеленые водоросли (цианобактерии) отошли к прокариотам, а простейшие, грибы и все другие водоросли — к эукариотам.

В современной биологии нет твердо установившегося единого мнения о подразделении живого мира на уровне царств.

Широкую известность имеет пятицарственная система Р.Х. Уиттейкера. Она предложена в 1969 г. и основана, с одной стороны, на строении клетки (прокариоты и эукариоты), а с другой — на способах получения энергии и способах питания, разделивших эукариотные организмы на царства Plantae (фототрофы), Animalia (зоотрофы) и Fungi (осмотрофы). Растения, животные и грибы — три эволюционные линии, возникшие из протистов на основании фототрофного, зоотрофного и осмотрофного питания. Итак,

Уиттейкер выделил царство Prokaryotae (название прокариоты (доядерные) предложил в 1968 г. канадский ученый Р. Мюррей) и дифференцирует эукариоты на одноклеточные (Protista) и многоклеточные (Plantae, Animalia, Fungi). Понятие Prokaryotae включает микроорганизмы с примитивной организацией ядерных структур. В царство Protista включаются простейшие и некоторые водоросли. Грибы выделяются в отдельное царство Fungi.

Сочетания двух главных характеристик живых существ — способа питания и типа строения (организации клетки и надклеточной организации) разделяет все живые существа на принадлежащие к разным типам питания и типам строения. Тип питания — автотрофный, гетеротрофный. Тип строения — эукариоты (тканевые), эукариоты (одноклеточные и многоклеточные), прокариоты (преимущественно одноклеточные).

Организмы с фототрофным типом питания, составляющие экологическую группировку первичных продуцентов органического вещества на Земле, разделяются по всем трем уровням организации. Высшие многоклеточные организмы с тканевым строением и эукариотным типом клеток составляют царство растений Plantae. Одноклеточные и многоклеточные (но не тканевые) фотосинтезирующие эукариотные организмы — водоросли — также включаются в царство Plantae. Синезеленые водоросли, прокариоты попадают в царство Prokaryotae.

Гетеротрофы — потребители органического вещества — по типу питания разделяются на организмы с абсорбционным (осмотрофным) типом питания (редуценты-разлагатели) и голозойным (переваривание твердых частиц) типом питания (консументы-потребители). К организмам с осмотрофным типом питания относятся бактерии и грибы — основные разлагатели органических веществ. К организмам с голозойным типом питания относятся животные — консументы — многоклеточные с тканевым типом строения и одноклеточные простейшие.

Таким образом выделяется четыре царства живой природы (Уиттейкер).

1. Растения (Plantae) — фотосинтезирующие организмы-эукариоты (от одноклеточных водорослей до сосудистых растений с тканевым строением тела); первичные продуценты органических веществ.

2. Животные (Animalia) — эукариоты с голозойным типом питания от одноклеточных простейших до сложных организмов с тканевым строением тела и наличием специализированных органов; потребители органических веществ.

3. Грибы (Fungi, Mycota) — эукариоты с абсорбционным типом питания (одноклеточные и мицелиальные, иногда образующие ложные ткани); главные разлагатели органических веществ — редуценты.

4. Прокариоты (Prokaryotae) — доядерные (преимущественно одноклеточные и нитчатые микроскопические организмы). По типу питания — автотрофы и гетеротрофы. В экологических цепях это продуценты или редуценты.

К 60–70-м годам XX в. получили широкое развитие биохимические исследования, в частности изучение строения фотосинтетических пигментов, ядерных белков, нуклеиновых кислот, запасных питательных веществ, структурных элементов клеток — и это в значительной степени способствовало выяснению сходства и различия между разными группами организмов. При этом выявленные черты биохимического сходства или различия часто не укладывались в схему традиционных царств. В это время были сделаны разного ранга обобщения и открытия, которые послужили основанием как для длительных дискуссий, так и значительных перемен в системе органического мира. Это, прежде всего, концепция мезокариотной клетки, выдвинутая Ж.Д. Доджем, на основании которой обладателей мезокариотной клетки — динофлагеллят — предлагалось выделить в отдельное царство. Другое обобщение касалось роли внутренних митохондриальных структур в качестве важного признака для выделения крупных таксономических групп. К этому периоду времени относятся схемы органического мира Т. Кавалир-Смита, построенные на основании совокупности ряда цитологических признаков с использованием биохимических, трофических и морфологических критериев. Кавалир-Смит выделяет девять царств живой природы — бактерии, безжгутиковые и одножгутиковые грибы, животные, зеленые растения, эвгленид, водоросли с фикобилинами, Chromophyta, Protozoa.

Пересмотр высших таксонов живого мира произошел далее в связи с обнаружением среди бактерий группы организмов со специфической макромолекулярной организацией клеток и особыми биохимическими функциями. Это архебактерии, их считают одной из самых древних групп живых существ на нашей планете.

После того как биохимикам удалось установить последовательность аминокислот в белках и нуклеотидов в нуклеиновых кислотах, эта информация была предложена в качестве филогенетического маркера как основа для размещения бактерий на филогенетическом древе. Исходя из представлений о том, что

рибосомы, которые присутствуют во всех организмах, являются наиболее консервативными органеллами клетки, содержащими информацию, кодируемую нуклеиновыми кислотами, Карл Везе (1977) разработал концепцию филогенетического древа не только для бактерий, но и для эукариот. В качестве филогенетического маркера он использовал последовательность оснований олигонуклеотидов рибосомной молекулы 16S РНК. При сравнении последовательностей оснований олигонуклеотидов обнаружились связи между организмами, оценка которых привела к разделению органического мира на три надцарства, или домена: эубактерии (Eubacteria), архебактерии (сокращенно археи) (Archaebacteria) и эукариоты (Eukaryota). В домене Eukaryota выделяются царства растений (Plantae), животных (Animalia), грибов (Fungi), простейших (Protozoa) и водорослей (Chromista). Открытие трех эволюционных ветвей жизни, сформировавшихся на заре ее возникновения, явилось одним из основных достижений биологии конца XX в. Анализ по 16S рРНК предоставил возможность создать единую классификационную систему, которую можно отразить в виде графа сходства последовательности оснований.

Разное строение, размеры и типы питания обусловливают различия в экологических функциях и местообитаниях представителей тех или иных царств живого мира в почвах и обеспечивают формирование из них сложных систем с многообразными типами связей и взаимоотношений.

Высшие растения развивают в почве свои корневые системы, водоросли живут на поверхности почвы и в верхних слоях почвенной толщи. Животные разных размерных групп используют почву в качестве местообитания по-разному: одни живут в ней постоянно, заселяя ее поры, межагрегатные пространства и водные пленки; другие проделывают в почве ходы, норы и пещеры, сильно изменяя ее сложение; третьи только временно уходят в почву, используя ее как убежище и место, где проходит стадия зимнего покоя. Простейшие, живя в почве, остаются гидробионтами, проявляя свою активность главным образом во влажной среде. Микроскопические организмы — грибы, бактерии, актиномицеты — прикрепляются к поверхности почвенных частиц и образуют на них сложные разрастания — колонии. Некоторые бактерии ведут подвижный образ жизни, активно передвигаясь в водных растворах, заполняющих капилляры.

Вся совокупность живых обитателей почвы постоянно претерпевает изменения во времени и пространстве, однако основной состав биоты каждой почвы несет особые свойственные данному

типу почвообразования характерные черты и особенности функционирования.

Далее рассмотрим почвенную биоту по группам в порядке их экологического значения в биологическом круговороте веществ от продуцентов до разлагателей.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Растения — основные первичные продуценты, составляющие ядро наземных биогеоценозов. Биологический круговорот на нашей планете начинается продукцией органического вещества. Он включает поступление элементов из почвы и атмосферы в растения, биосинтез ими полимерных соединений и последующее разложение мертвых остатков микроорганизмами с возвращением элементов в почву и атмосферу. В результате биологического круговорота происходит обогащение почвы органическим веществом, азотом, элементами минерального питания, которые вновь поступают в растения.

Биологический круговорот различается в разных природных зонах и классифицируется комплексом показателей: биомассой растений, опадом, подстилкой, количеством закрепленных в биомассе элементов и др. Общая биомасса растений наиболее велика в лесной зоне, там она достигает 3000–4000 ц/га. Доля подземных органов в лесной зоне наименьшая (22–24%). Наибольшая часть органических веществ накапливается в подстилке, особенно в хвойных лесах (150–300 ц/га). Однако подстилочно-опадочный коэффициент не достигает больших величин (4–10) из-за большой доли опада и активной его переработки микроорганизмами, особенно грибами.

В тундре и пустынях, в экстремальных для жизни условиях биомасса относительно небольшая (43–280 ц/га), высока пропорция подземных органов (в пустыне до 90%). Количество мертвых растительных остатков максимально в тундре, и они почти полностью отсутствуют в пустыне. Отношение подстилки к опаду наибольшее в кустарничковой тундре, что соответствует слабо идущим процессам разложения отмирающих частей растений и опада.

В лесу процессы разложения органических остатков и образование гумуса сосредоточены в подстилке, в степной зоне с хорошо развитой корневой системой травянистых растений разложение сосредоточено в почвенной толще. Это приводит к формированию здесь мощного гумусового горизонта.

Растения влияют на процессы почвообразования корневыми системами. Корневые системы растений оказывают влияние на физические и химические свойства почв, ее биологическую активность. Они изменяют структуру, создают порозность почвы, влияют на воздушный режим почвы, участвуют в разложении минералов, снабжают почвенные микроорганизмы источниками органического питания. Благодаря корневым системам происходит биогенная аккумуляция и дифференциация веществ в почвенном профиле.

Корневые выделения — мощный фактор развития микроорганизмов в корневой зоне растений и их биохимической активности. На поверхности и вблизи корней (в ризосфере и ризоплане) сосредоточены микроорганизмы, осуществляющие главные звенья круговорота азота — процессы азотфиксации и денитрификации, что отражается непосредственно на азотном питании растений и общем балансе азота в почве. Через корневые системы растений к микробам поступают простые углеводы, органические кислоты, спирты. Количество этих поступлений меняется по фазам развития растений и зависит от интенсивности фотосинтетических процессов. Их доля от общего количества синтезируемых растением органических веществ за весь период вегетации изменяется от 30 до 50%.

Корнями растений питаются некоторые беспозвоночные (клещи, нематоды), на корнях развиваются грибы, образующие микоризу, с клетками корня вступают в симбиоз бактерии, что приводит к формированию клубеньков.

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Почвенными водорослями называют экологическую группировку тех видов водорослей, жизнь которых постоянно связана с почвой. Среди почвенных водорослей различают:

- наземные формы, разрастающиеся при благоприятных условиях на поверхности почвы в виде корочек или пленок;
- водно-наземные, живущие в водной среде постоянно влажных почв;
- собственно почвенные водоросли, обитающие в толще почвенного слоя.

Большинство почвенных водорослей — микроскопические организмы, но в отличие от других микроорганизмов скопления водорослей легко заметить невооруженным глазом при их

обильном развитии на почве. Особенно интенсивно развиваются водоросли на полевых почвах до посева и уборки урожая сельскохозяйственных растений. При этом происходит позеленение почвы, которое называют «цветением». Чаще «цветение» почвы бывает весной и осенью при сочетании благоприятных условий влажности, температуры, освещенности и элементов питания. «Цветение» почвы считается в народе приметой хорошего урожая. В этот период на 1 $см^2$ поверхности почвы может развиваться до 40 млн клеток, а биомасса их достигает 1,5 т/га.

Летом можно видеть налеты водорослей на открытых влажных местах: по краям гряд, в междурядьях, особенно на орошаемых полях и др. Водоросли активно заселяют поверхности скал, стволы деревьев и различные сооружения, если существуют условия конденсации влаги на этих поверхностях и достаточное освещение. Водоросли первыми заселяют вулканические пеплы и лаву начиная, таким образом, процесс их превращения в почву. Пионерная роль водорослей как первопоселенцев проявляется и при разрастании на чисто минеральных субстратах антропогенного происхождения — на строительных выбросах, промышленных отвалах.

Водоросли обнаруживаются во всех почвах, включая почвы пустынь и полупустынь. Численность и биомасса водорослей в одной и той же почве варьирует в зависимости от влажности, солевого режима и условий освещения. Количество клеток в 1 г почвы изменяется от 5000 до 1,5 млн, достигая максимальных значений в почвах, не занятых сплошным покровом высших растений, например на парующем поле, по стерне, в корковом солончаке, на такыре. Поскольку водоросли как фототрофы «прижаты» к поверхности почвы, высокие показатели биомассы относятся лишь к слою 0–1 см. Биомасса водорослей в слое 0–10 см достигает иногда сотен килограммов с 1 га.

Показатели численности и «одномоментной» биомассы водорослей не дают полного представления об их роли в качестве продуцентов органического вещества на Земле. Известна высокая «оборачиваемость» микробной водорослевой биомассы в почве. Продукция водорослей, определяемая расчетным методом при суммировании прибавок биомассы при ежедневном наблюдении, значительно превышает их биомассу, определяемую при одномоментном измерении. Годовая продукция почвенных водорослей в разных почвах колеблется от 50 до 1500 кг/га.

Функции водорослей в почвах определяются ролью первичных продуцентов органического вещества, а также накоплением

органического вещества, обогащенного азотом. Синезеленые водоросли (цианобактерии) способны к фиксации атмосферного азота. Водоросли оказывают влияние на кислородный режим почв, на структуру почвы. Почвенные водоросли могут быть индикаторами на газовый и солевой режим почвы, на загрязненность почвы продуктами деятельности человека.

Почвенные водоросли нельзя рассматривать как некий остаток водных группировок или как случайно попавшие в почву гидрофильные водоросли. В почве сформировалась специфическая альгофлора, систематический состав которой более ограничен по сравнению с альгофлорой водоемов. Многие группы, даже отделы водорослей не встречаются в почве. С другой стороны, большое число видов зеленых и желтозеленых водорослей обнаружено только в почвах.

Вегетативное тело водорослей представлено талломом, или слоевищем. Таллом может быть одноклеточным и многоклеточным. Выделяются различные типы морфологической структуры талломов, повторяющиеся в разных отделах водорослей: амебоидная, монадная, коккоидная, нитчатая (трихомная), пальмеллоидная (рис. 1).

Слоевища бывают корковидные, шнуровидные, пластинчатые или кустистые с ложными «листьями». Водоросли лишены корней и поглощают растворенные вещества из среды всей поверхностью, осмотрофно. У наземных сифональных форм иногда

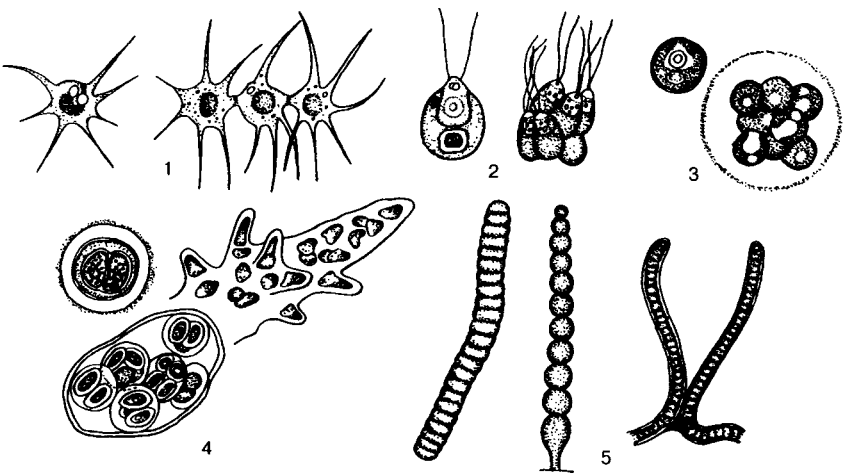


Рис. 1. Типы структурной организации водорослевого таллома:
1 — амебоидная; *2* — монадная; *3* — коккоидная; *4* — пальмеллоидная; *5* — нитчатая

развиваются корнеподобные образования — ризоиды, служащие для прикрепления к субстрату.

Размножаются водоросли вегетативно, а также образуют бесполые споры. У некоторых форм существует половой процесс, заключающийся в образовании гамет, которые могут быть подвижными за счет наличия у них жгутиков. Органы размножения одноклеточные.

Тип питания у водорослей иной, чем у других микроорганизмов: водоросли — фотосинтезирующие организмы и в большинстве своем не нуждаются в готовых органических веществах. Однако в глубоких горизонтах почвы, куда не проникает солнечный свет, некоторые водоросли способны переключаться на гетеротрофный обмен и поглощают из среды растворенные органические вещества.

Водоросли, как все эукариоты, не способны связывать молекулярный азот. Только синезеленые, или цианобактерии, условно рассматриваемые среди водорослей, относятся к азотфиксирующим микроорганизмам — прокариотам. Источниками азота для водорослей, как и для высших растений, в почве являются аммонийные и нитратные соединения. В этом отношении водоросли выступают конкурентами растений за доступные формы азота. Однако развитие водорослей в почве ранней весной и поздней осенью после уборки урожая может способствовать временному закреплению (иммобилизации) растворимых соединений азота и предотвращению их вымывания из почвы. Водоросли нуждаются и в доступных формах фосфора; их недостаток в почве может лимитировать развитие этой группы микроорганизмов.

В зависимости от морфологии, биохимических особенностей клеток (набора пигментов, состава клеточной стенки, типа запасных питательных веществ) водоросли разделяют на несколько крупных самостоятельных таксонов — отделов. Общее число видов водорослей, обнаруженных в почвах, приближается к 2000, из них в почвах территории России — 1200 видов.

Флористическая особенность группировки почвенных водорослей — высокое видовое разнообразие желтозеленых, которые составляют 10% от общего числа видов, тогда как в водных средах их доля не превышает 2%.

Среди почвенных водорослей наиболее широко представлены зеленые и синезеленые водоросли (около 500 видов каждого отдела), далее диатомовые (около 300 видов) и желтозеленые (более 150 видов). В почвах мало эвгленовых и пирофитовых. Из красных водорослей в почве известен только один вид.

Зеленые водоросли

Chlorophyta — самый обширный отдел водорослей, представители которого обычны среди почвенной биоты. Они легко узнаются по чисто зеленой окраске. Клетки и нитчатые талломы зеленых водорослей распределяются, как правило, в верхнем слое почвенной толщи, а при благоприятных условиях могут создавать «цветение» почвы — массовое скопление клеток на поверхности, придающее почве зеленый оттенок.

Чисто зеленый цвет слоевищ зеленых водорослей вызван преобладанием хлорофиллов *а* и *в* над другими пигментами. Кроме хлорофилла у зеленых водорослей обнаружено несколько каротиноидов и около 10 различных ксантофиллов. У некоторых видов и стадий развития зеленая окраска клеток может маскироваться красным пигментом — гематохромом, накапливающимся в запасных питательных веществах. Клетки зеленых водорослей одноядерные и многоядерные, редко голые, в большинстве с целлюлозно-пектиновой оболочкой. Запасное вещество — преимущественно крахмал, который откладывается только в пластидах.

Морфология зеленых водорослей разнообразна. В почве распространены одноклеточные неподвижные, одноклеточные жгутиковые и нитчатые формы (рис. 2). У зеленых встречаются все типы бесполого и полового размножения.

В почве представлено несколько порядков зеленых водорослей: Chlamydomonadales, Chlorococcales, Ulotrichales и др. Из порядка Chlamydomonadales в почве наиболее распространены хламидомонады — одноклеточные подвижные

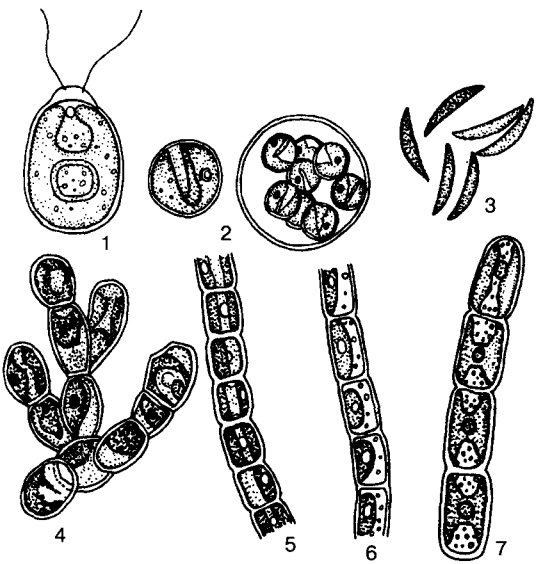


Рис. 2. Почвенные зеленые водоросли, представители родов:

1 — Chlamydomonas; 2 — Chlorella; 3 — Ankistrodesmus; 4 — Gongrosira; 5 — Ulothrix; 6 — Chlorchormidium; 7 — Microspora

организмы, снабженные на переднем конце тела двумя жгутиками. В почве они часто находятся в пальмеллевидном состоянии в виде скоплений неподвижных клеток в слизи. К порядку Chlorococcales относятся коккоидные почвенные водоросли, многие из которых найдены только в почвах. Систематически эти водоросли различаются по числу и форме хлоропластов, по способу размножения, в частности по наличию подвижных стадий размножения (зооспор) и по строению — форме и величине клеток. Порядок Ulotrichales включает представителей, образующих разнообразные многоклеточные, преимущественно нитчатые формы, размножающиеся зооспорами или распадением нитей на отдельные клетки. Многим из них свойственен половой процесс. Роды *Ulothrix* — клетки с поясковым хролопластом, *Chlorhormidium* — хлоропласт занимает часть клетки, *Stichococcus* — нити распадаются на отдельные клетки, *Prasiola* — водоросль часто разрастается на загрязненной почве в форме зеленых пластинок.

Во влажных почвах особую группу составляют виды мезотениевых и десмидиевых водорослей (*Mesotaenium*, *Closterium*), размножающихся посредством конъюгации.

Желтозеленые водоросли

Водоросли, относящиеся к отделу Xanthophyta, для почв очень характерны, хотя и менее разнообразны, чем синезеленые и зеленые. Нередко они образуют весеннее «цветение» почв, придавая им желтовато-зеленый оттенок. Обычны эти водоросли в торфах, в лесу, на пашне. В другое время года обнаружить их в почве удается только с помощью культуральных методов. По строению они сходны с зелеными водорослями, представлены в почве коккоидными и нитчатыми формами.

Отличают желтозеленые по наличию дисковидных хлоропластов желтозеленого цвета, окраска связана с отсутствием хлорофилла *b* и присутствием хлорофилла *c*. В оболочке желтозеленых мало целлюлозы, преобладают пектиновые вещества; в качестве запасного питательного вещества накапливают не крахмал, а липиды; у подвижных зооспор имеются два жгутика неравной длины, что определяет их второе название — разножгутиковые (Heterokontae).

В почве представлены роды *Pleurochloris* (одноклеточные) и *Heterothrix*, *Bumilleria*, *Tribonema* (нитчатые) (рис. 3). Массовые разрастания на поверхности влажной почвы дает водоросль *Botrydium*. Талломы ее неклеточного строения имеют вид зеленых шариков (диаметром 4–5 мм), уходящих ризоидами в почву.

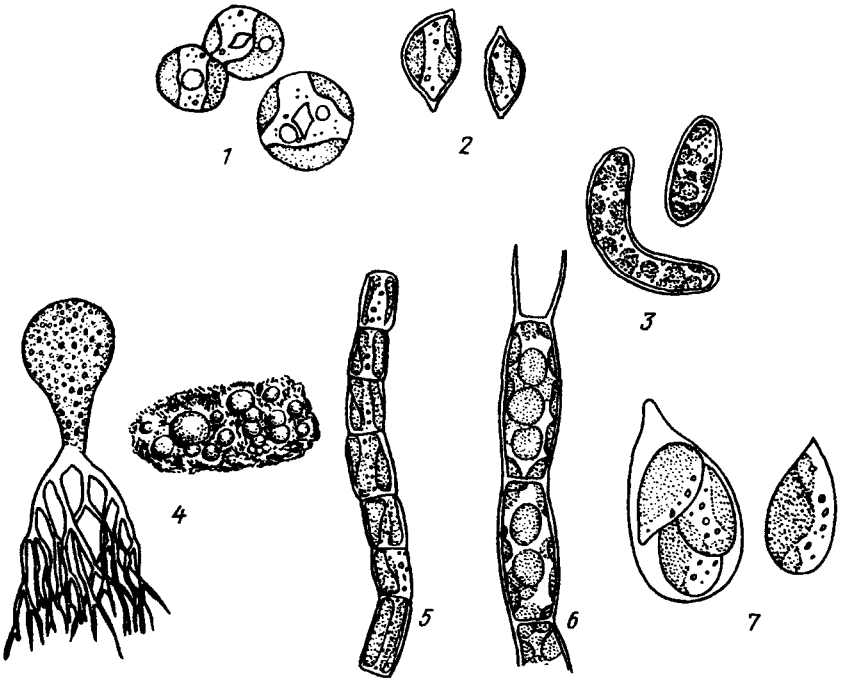


Рис. 3. Почвенные желтозеленые водоросли, представители родов:
1 — Pleurochloris; 2 — Characiopsis; 3 — Bumilleriopsis; 4 — Botrydium; 5 — Heterothrix; 6 — Tribonema; 7 — Monodus

Порядок Vaucheriales представлен в почве только несколькими нитчатыми формами, главным образом, из рода *Vaucheria*, способных разрастаться на поверхности влажной почвы в виде рыхлого зеленого войлока. Своеобразие этих водорослей заключается в том, что их нитчатые талломы не поделены перегородками на клетки, содержат множество ядер и мелкие дисковидные хлоропласты.

Диатомовые водоросли

Отдел Bacillariophyta объединяет водоросли со своеобразным строением оболочки, состоящей из двух половин — эпитеки и гипотеки, вкладывающихся одна в другую наподобие чашек Петри. Это отражается в названии водорослей Diatomeae (от лат. di — два и toma — делить; разделенные на два). Другое название — кремнистые водоросли (двустворчатые панцири состоят

из кремнезема). Массовые скопления створок диатомей образуют горную породу диатомит.

Эти водоросли развиваются в разнообразных почвах и легко узнаются под микроскопом благодаря прозрачным двустворчатым оболочкам клеток, пропитанных кремнеземом. Стенки створок имеют тонкую слоистую структуру. Хлоропласты желтые или желто-бурые. Среди пигментов — каротин, ксантофилл и диатомин в основном желтых тонов маскируют в живой клетке хлорофиллы *a* и *c*.

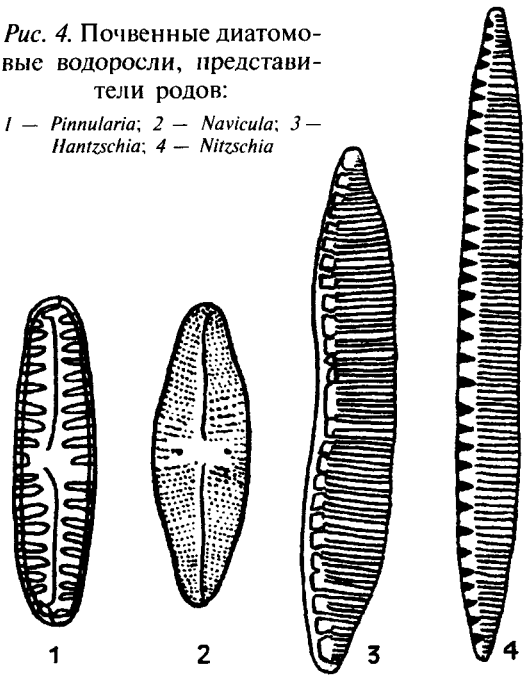


Рис. 4. Почвенные диатомовые водоросли, представители родов:

1 — Pinnularia; 2 — Navicula; 3 — Hantzschia; 4 — Nitzschia

Представители диатомовых в почве — *Navicula*, *Pinnularia*, *Hantzschia*, *Nitzschia*, клетки которых имеют двусторонне-симметричные створки (рис. 4).

Клетка диатомовых водорослей состоит из протопласта, окруженного кремнеземной оболочкой — панцирем. Плазмалемма клетки плотно примыкает к панцирю. У диатомовых водорослей нет целлюлозной оболочки. Панцирь состоит из аморфного кремнезема. В стенках находятся мельчайшие отверстия, обеспечивающие обмен веществ между протопластом и окружающей средой. Панцирь и его структурные элементы различимы при большом увеличении микроскопа и служат основными таксономическими признаками при построении системы диатомей.

Липиды служат у диатомей запасным питательным веществом.

Размножаются диатомеи чаще всего вегетативно, путем деления клеток на две половины. После окончательного разделения клетки на две каждая из дочерних клеток, получившая половину материнского панциря, сразу же достраивает недостающую половину, обязательно внутреннюю. В результате после многократ-

ных делений происходит постепенное уменьшение размеров клеток в популяции.

Для диатомей характерно образование ауксоспор, связанное с половым процессом. Клетки, возникающие из ауксоспор, по размерам превосходят исходные.

Диатомеи способны передвигаться по субстрату. Подвижные диатомеи снабжены швом. Движение происходит благодаря плазматическому потоку в щелевидном шве панциря. Диатомеи обладают фототаксисом. Вещества, растворяющие слизь, отрицательно действуют на движение диатомей.

Синезеленые водоросли (цианобактерии)

Организмы, объединенные под названием «синезеленые водоросли» (Cyanophyta), или цианобактерии (Cyanobacteria), представляют собой целый мир (свыше 1500 видов) разнообразных одноклеточных, колониальных, нитчатых форм, сходны между собой по трем существенным признакам: 1) способность к проведению фотосинтеза с выделением кислорода; 2) присутствие дополнительных, кроме хлорофилла и каротиноидов, пигментов особой природы — фикобилипротеидов, или фикобилинов, расположенных вне фотосинтетических ламелл, поглощающих свет в области 540–630 нм и определяющих синезеленый цвет таллом; 3) отсутствие оформленного ядра.

К водорослям эти организмы относят, с одной стороны, по традиции, а с другой — из-за их экологической общности с водорослями. Синезеленые водоросли — единственная группа среди прокариот, у которых фотосинтез идет с выделением кислорода, что послужило основанием для создания для них особого класса Oxyphotobacteria.

Синезеленые водоросли имеют прокариотный тип строения клетки. Клетка окружена оболочкой, состоящей из слизистых полисахаридов, белковых веществ и включающей специфические, свойственные лишь прокариотам муреины. Для большинства представителей характерно наличие обильной слизи. В клетках отсутствуют окруженные мембранами органоиды: ядра, хлоропласты, аппарат Гольджи, митохондрии, эндоплазматическая сеть, вакуоли с клеточным соком. В протоплазме различают центральную неокрашенную часть — нуклеоплазму (центроплазму), содержащую нити ДНК, и периферическую окрашенную часть, содержащую одиночные тилакоиды, связанные с молекулами пигментов. Синезеленые включают одноклеточные, колониальные

и многоклеточные водоросли, обычно микроскопических размеров, но иногда образуют разрастания на почве, видимые простым глазом.

Синезеленые водоросли размножаются исключительно вегетативно — делением клеток надвое, фрагментацией колоний, гормогониями, покоящимися спорами. Половое размножение отсутствует.

В почве представлены порядки Chroococcales, Nostocales, Oscillatoriales.

Порядок Chroococcales наиболее примитивен. Для почв в этом порядке обычны виды рода *Microcystis* — микроскопические, бесформенные или более или менее округлые слизистые колонии с мельчайшими шаровидными клеточками, беспорядочно расположенными в толще слизи. Виды рода *Gloeocapsa* имеют более крупные клетки, объединенные по две и четыре многослойными слизистыми капсулами (рис. 5). Колонии некоторых видов этого рода окрашены в желтый, красный и фиолетовый цвета. Они развиваются на поверхности камней и скал, образуя на них корочки и цветные налеты.

Порядок Nostocales широко представлен в самых разнообразных почвах. Наиболее часто встречаются представители родов *Nostoc*, *Anabaena*, *Cylindrospermum*. Иногда эти водоросли разрастаются на поверхности почвы в виде крупных (до нескольких сантиметров в поперечнике) колоний. Например, *Nostoc commune* образует на поверхности почвы крупные темно-оливково-зеленые слизисто-хрящеватые колонии. Ностоки — колониальные формы. Внутри слизи, образующей колонию, в беспорядке располагается множество нитей, составленных из шаровидных или бочонкообразных вегетативных клеток, среди которых местами образуются особые, как бы «пустые» клетки с толстой оболочкой, так называемые гетероцисты, и споры (см. рис. 5). В колониях *Nostoc flagelliforme* нити собраны более или менее параллельными рядами. Этот вид встречается в пустынях и высокогорьях, где употребляется в пищу. Колонии ностоков иногда почти сплошь покрывают почву, например, в короткие влажные периоды весны в степях и полупустынях.

Виды рода *Anabaena* (см. рис. 5) сходны с ностоками по строению нитей, но не образуют плотных колоний, хотя несколько нитей могут рыхло объединяться общей слизью. Одним из самых обычных почвенных представителей может служить *Anabaena variabilis*, часто обнаруживаемая в почвенных культурах.

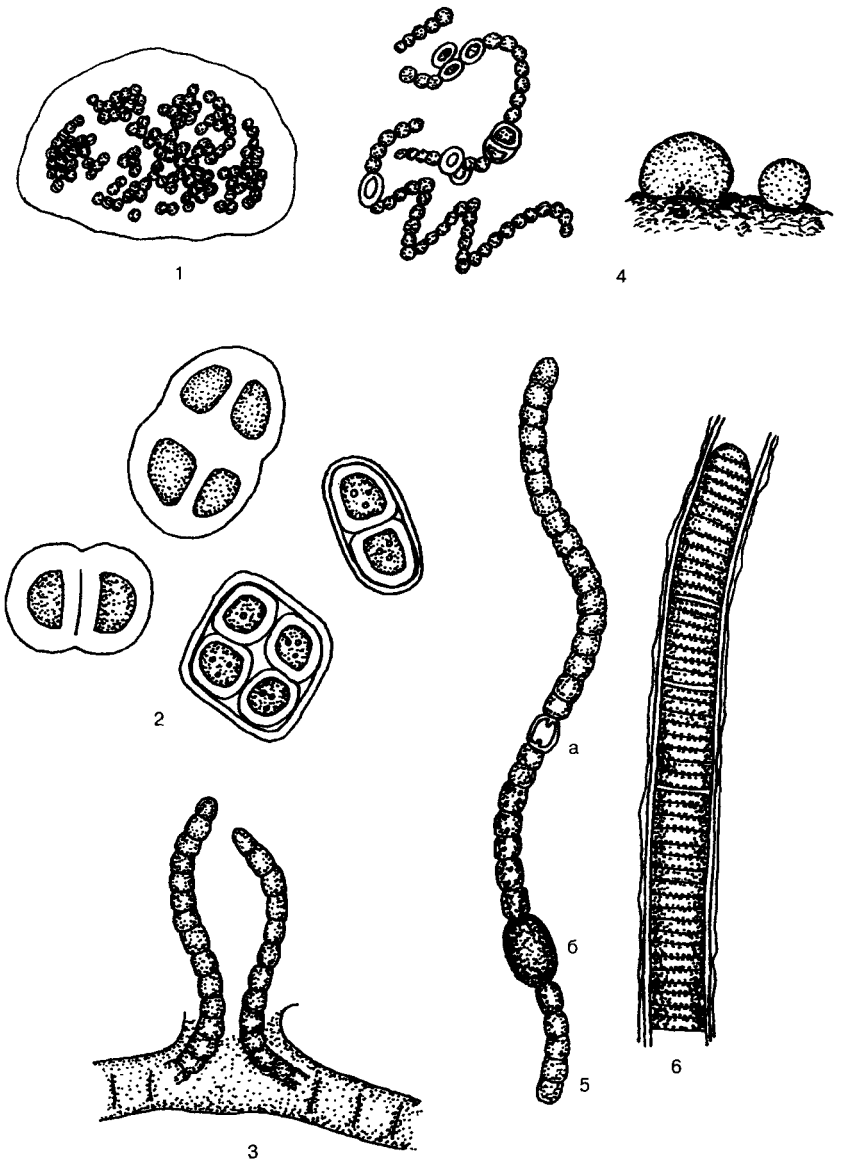


Рис. 5. Почвенные синезеленые водоросли (цианобактерии), представители родов:

1 — *Microcystis*; *2* — *Gloeocapsa*; *3* — *Plectonema*; *4* — *Nostoc*; *5* — *Anabaena* (*а* — гетероциста; *б* — спора); *6* — *Lyngbya*

Виды *Cylindrospermum* отличаются расположением гетероцист и спор только на одном конце нитей. Они могут образовывать поверхностные разрастания в виде темных слизистых пятен на плотной поверхности почвы (например, *Cylindrospermum licheniforme*, *C. muscicola*).

Из других представителей порядка Nostocales, отличающегося присутствием гетероцист, можно назвать обычных для почвы видов *Scytonema*, *Tolypothrix и Calothrix*. Для этих водорослей характерно ложное ветвление — отход в сторону участков нитей при разрыве ее около гетероцисты.

Гетероцисты — особые клетки, с которыми связывают способность синезеленых водорослей фиксировать молекулярный азот. Они крупнее вегетативных клеток и окрашены в буроватый цвет, так как состав пигментов в них иной, чем в вегетативных клетках. Споры обычно крупнее, чем гетероцисты, и отделены от соседних клеток окружающей их толстой стенкой. Гетероцисты имеют дополнительные наружные покровы, но не отделяются полностью от вегетативных клеток нити, сохраняя с ними связь через каналы.

Представители порядка Oscillatoriales имеют нитчатое строение, лишены гетероцист и спор. Обильно встречаются в почве виды родов *Phormidium*, *Lyngbya* (см. рис. 5), *Microcoleus*, *Oscillatoria*. Название свое порядок получил от последнего рода. Нитям осцилляторий свойственно колебательное (осцилляторное) движение с одновременным вращением вокруг оси. Осциллатории живут в стоячих водах, образуя на поверхности плавающие кожистые лепешки. На влажной почве они развиваются в виде синезеленых пятен. Роды *Phormidium* и *Lyngbya* отличаются от *Oscillatoria* наличием вокруг нитей мягких легко набухающих влагалищ, которые склеивают трихомы в общую массу. Темные, чернильного цвета пленки *Ph. autumnale* часто встречаются на загрязненной почве. На плотной глинистой почве можно встретить «веточки» *Microcoleus vaginatus*, образованные множеством тесно переплетенных нитей. В почве обычны виды рода *Plectonema*.

Синезеленые водоросли характеризуются высокой устойчивостью к экстремальным условиям, среди них есть не только экстремотолеранты, но и экстремофилы, для которых оптимальными могут быть среды, где все другие организмы не способны существовать. Есть виды крайне термофильные, живущие в местах выхода на поверхность земли горячих вод, особенно в районах активной вулканической деятельности. Некоторые синезеленые, наоборот, населяют очень холодные местообитания и

развиваются на поверхности льда и снега в высокогорных районах, образуют налеты на «голых» скалах. В пустынях синезеленые подвергаются действию резких суточных колебаний температуры, переносят дефицит влаги, засоление. Синезеленые выступают пионерами заселения мест с экстремальными условиями жизни, многие из них вступают в ассоциацию с грибами, образуя лишайники.

К цианобактериям отнесены прохлорофиты — небольшая группа оксигенных прокариот, морские симбиотические организмы рода *Prochloron* и свободноживущие *Prochlorothrix*, внешне похожие на осцилляторию. Большинство прохлорофитов имеет ту же комбинацию хлорофиллов, что и зеленые растения, хлорофиллы *а* + *в*. Поэтому они вызывают большой интерес как возможные предшественники зеленых водорослей.

Экологические особенности почвенных водорослей

Э.А. Штина и М.М. Голлербах применили к почвенным водорослям учение о жизненной форме растений как единице экологической классификации растений, под которой подразумевается группа растений со сходными приспособительными структурами.

Различают девять жизненных форм водорослей, которые обозначаются первыми буквами латинского названия основного рода.

Ch — форма (*Chlorella*). Одноклеточные и колониальные зеленые и желтозеленые, обитающие в толще почвы, при высокой влажности дающие разрастания на поверхности почвы. Убиквисты.

С — форма (*Cylindrospermum*). Одноклеточные колониальные и нитчатые, образующие обильную слизь. Обитают в толще почвы.

Х — форма (*Xantophyta*). Одноклеточные желтозеленые и многие зеленые, теневыносливые, но не устойчивые против засухи и экстремальных температур. Питаются миксотрофно.

В — форма (*Bacillariophyta.*) Живут на поверхности почвы в слизи других водорослей. Холодостойкие, светолюбивые. Подвижные клетки.

Р — форма (*Phormidium*). Нитевидные синезеленые, не образующие слизи. Рассеяны в толще почвы, оплетая почвенные частички, ксерофиты. Устойчивы против засухи.

М — форма (*Microcoleus*). Слизистые нити, образующие на поверхности влажной почвы корочки и дерновинки, видимые простым глазом. Засухоустойчивы.

H — форма (*Heterothrix*). Слизистые нити на поверхности почвы, зеленые и желтозеленые.

N — форма (*Nostoc*). Синезеленые. Наземный слизистый таллом. Светолюбивые и засухоустойчивые.

V — форма (*Vaucheria*). Нитевидные разрастания, образующие войлокообразные налеты на поверхности влажных почв.

Распределение водорослей в почвах зависит от зонального положения и растительного покрова.

В арктической пустыне и тундре пленки водорослей образованы зелеными, желтозелеными и синезелеными водорослями. Здесь они играют роль первопоселенцев обнаженных грунтов.

В тундре относительно небольшое разнообразие желтозеленых, очень скудны диатомовые водоросли. В толще почвы водоросли развиваются лишь в самых верхних слоях моховой дернины, в слое растительного опада, в торфяном слаборазвитом горизонте. В связи с мозаичностью растительного покрова мозаичны и группировки водорослей.

Под лесной растительностью в подзолистых и серых лесных почвах водоросли развиваются преимущественно в верхнем слое почвы и в опаде. Здесь преобладают зеленые и желтозеленые, особенно одноклеточные формы. В серых лесных почвах из синезеленых преобладают ностоковые. Древесная растительность является мощным средообразующим фактором, поэтому водорослевые группировки единообразны в лесных почвах всех зон. Лиственные леса богаче водорослями, чем хвойные.

В луговых и ковыльных степях с густым травостоем развитие водорослей гораздо менее интенсивно, чем в лугах дерново-подзолистой зоны. Это связано с образованием плотной дернины, степного войлока и с сухостью почвы. Для черноземных степных почв характерно преобладание видов-убиквистов из тех, что относят к жизненной форме Ch.

В южных степях сухих и полупустынных при разрежении травостоя развитие водорослей усиливается. Характерны поверхностные водорослевые пленки. Ведущую роль в группировках играют синезеленые засухоустойчивые M- и P-формы водорослей (*Microcoleus*, *Phormidium* и др.).

В солончаках распространены в основном синезеленые солеустойчивые виды *Anabaena*, *Microcoleus* — индикаторы солончаков; *Anabaena sphaerica* и *A. solicola* — первые колонизаторы засоленных почв.

Определенные группировки водорослей или, как говорят, водорослевые синузии, характерны для целинных почв с естествен-

ной растительностью. Распашка, применение минеральных удобрений значительно изменяют состав группировок и нивелируют зональные различия в них.

Водоросли являются чувствительными показателями загрязнения почвы. Зеленые чутко реагируют на засоление, изменение pH губительно сказывается на синезеленых, желтозеленые водоросли являются показателем чистоты почвы, так как они выбиваются из водорослевых синузий при загрязнении пестицидами, минеральными удобрениями и др.

Интенсивное развитие почвенных водорослей как фототрофных организмов возможно только в пределах проникновения света, в так называемом фототрофном слое. Наибольшее количество водорослей обнаруживается в верхних слоях почвы. В зависимости от влажности почвы и от наличия растительного опада максимум водорослей наблюдается или на самой поверхности почвы или несколько глубже, но в пределах нескольких сантиметров. В нижележащих горизонтах уменьшаются численность и разнообразие видов водорослей.

Активная жизнь водорослей в почве за пределами проникновения света, которая доказывается прямыми микроскопическими наблюдениями (видны живые клетки с флуоресцирующим хлорофиллом), возможна, во-первых, потому что водоросли для проведения фотосинтеза могут довольствоваться интенсивностью света, составляющей 0,06–0,07% от полной. Известны случаи обнаружения водорослей в активном состоянии в пещерах, под арктическими льдами при незначительной интенсивности света. Таким образом, почва не единственное место, где в условиях недостатка света вегетируют водоросли.

Другие особенности, обеспечивающие возможность активной жизни водорослей в глубоких слоях почвы — ряд морфологических и физиологических приспособлений почвенных водорослей, обеспечивающих поглощение и удержание воды, а также сохранение жизнеспособности при засухе.

1. Обильное образование слизи — слизистые чехлы и обвертки, широко распространенные у зеленых и синезеленых водорослей. Они состоят из гидрофильных коллоидных полисахаридов и способны поглощать и удерживать воду.

2. Мелкие размеры почвенных водорослей. Мелкие клетки легче перемещаются в почве, более устойчивы против засухи, имеют большую водоудерживающую способность, легче распространяются с пылью.

3. У многих почвенных водорослей отсутствуют зооспоры, жгутиковые формы обладают слабой подвижностью. Период увлажнения после засухи приводит к быстрому образованию гамет и зооспор.

4. «Эфемерность» вегетации — способность почвенных водорослей быстро переходить из состояния покоя к активной вегетации и наоборот, без образования особо стойких спор и специфических стадий.

5. Протопласт почвенных водорослей обладает физиолого-биохимическими особенностями, которые обеспечивают высокую засухоустойчивость даже видам, не имеющим чехлов. Это вязкость протоплазмы и устойчивость против плазмолиза, высокая концентрация клеточного сока и относительно высокое содержание связанной воды в клетке, отсутствие крупных вакуолей и большая сосущая сила, позволяющая использовать гигроскопическую влагу воздуха, наличие липидов (у диатомей).

6. Снижение интенсивности дыхания в клетке по мере ее обезвоживания.

Важной особенностью почвенных водорослей, особенно зеленых и желтозеленых, является способность переходить с автотрофного на гетеротрофный образ жизни в толще почвы. Водоросли способны осуществлять смешанный, миксотрофный, тип питания. Степень проявления разных типов питания в метаболизме водорослей регулируется различными экологическими факторами, важнейшие из которых освещенность и количество органических и минеральных веществ в среде, окислительно-восстановительные условия и pH среды.

ПОЧВЕННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Масса органического вещества, создаваемая растениями и водорослями, т.е. первичными продуцентами, поступает далее в биологический круговорот к следующему звену — потребителям растительной продукции (консументам). Часть этой массы отчуждается непосредственно животными-фитофагами, другая часть поступает в так называемый сапротрофный ярус, в котором происходит потребление и разложение мертвых растительных остатков. В этой части цикла животные — обитатели почв — выступают как активные преобразователи органической массы, хотя их роль как разлагателей менее значительна, чем роль грибов и бактерий.

Представления о роли почвенных животных в круговороте веществ и почвообразовательных процессах неоднократно меня-

лись. Давно замечено, что животные оказывают механическое воздействие на почву. Ч. Дарвин писал о том, что черви задолго до плуга рыхлили землю. Этим далеко не исчерпывается воздействие животных на среду обитания. Почвенные животные оказывают существенное влияние на химизм почв, образование гумуса, структурные свойства, биологическую активность и в целом на почвенное плодородие.

Наземные и почвенные беспозвоночные животные составляют 95–99% видов животных в экосистемах суши.

Все животные, обнаруживаемые в почве, могут быть разделены на три группы. ***Геобионты*** — постоянные обитатели почв (дождевые черви, многоножки, ногохвостки). ***Геофилы***, живущие в почве на протяжении части своего жизненного цикла (личинки жуков). ***Геоксены*** временно укрываются в почве (например, вредная черепашка, некоторые насекомые). У животных — обитателей почв — развиваются различные приспособления к почвенной среде. Эти приспособления (адаптации) выражаются в изменении морфологии, физиологии и особенностей поведения животных. Например, некоторым почвенным обитателям свойственно изменение формы конечностей, редукция органов зрения, уменьшение размеров тела. Анатомические адаптации проявляются в строении кутикулярных покровов, органов дыхания и выделения. Физиологические приспособления выражаются в особенностях обмена веществ, в водном обмене и температурных адаптациях. Адаптивные стратегии особенно разнообразны у крупных почвенных животных. Уход в почву был связан с необходимостью аэрации плотной среды, ее преобразованием.

Заселение почвы животными происходит по-разному из-за многофазности почвы. Животные разных размеров осваивают разные фазы — воздушную, водную, плотную части почвы. Заселение почвы в целом и отдельных ее микролокусов производится животными в зависимости от величины их тела, типов дыхания и питания.

Согласно особенностям образа жизни и влияния на почву животных разных размеров их делят на группы. Для каждой группы применяют специфические методы количественной оценки.

Чаще выделяют три размерные группы — микро-, мезо- и макрофауну. Иногда из первой вычленяют нанофауну, из последней — мегафауну (рис. 6).

Нанофауна представлена одноклеточными простейшими, размеры которых не выходят за пределы двух–трех десятков микрометров. Они живут в почвенных порах, заполненных водой и

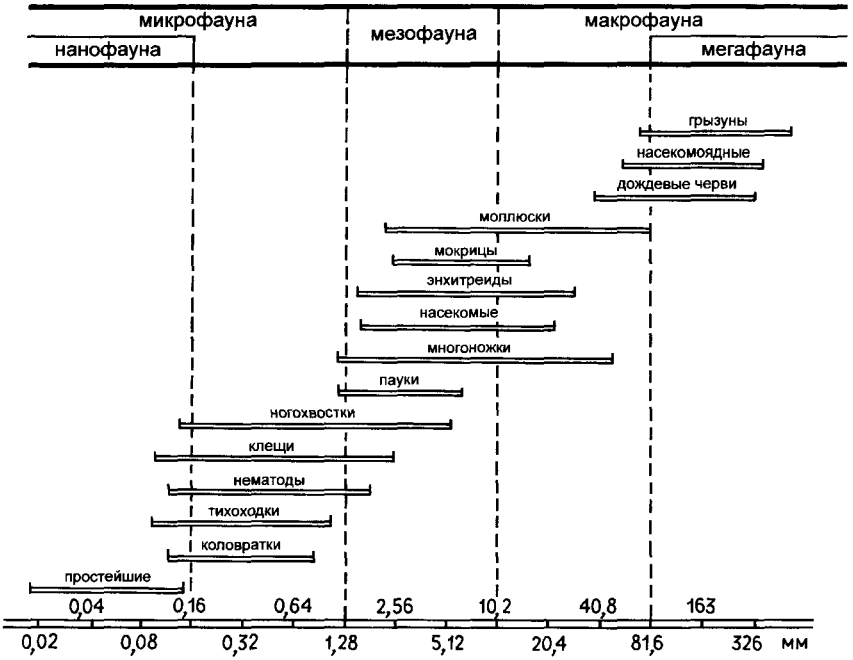


Рис. 6. Размерные группы почвенных животных

являются ***гидробионтами***. Почвенные формы мельче, чем те, которые встречаются в водоемах. Могут долго сохраняться в неблагоприятных условиях иссушения или промораживания в состоянии покоя в форме цист.

Микрофауна включает многоклеточных микроскопических животных (коловратки, нематоды, тихоходки). Это тоже гидробионты, живущие во влажной среде, в порах или камерах, атмосфера которых насыщена водяными парами. К этой же размерной группировке относятся клещи и ногохвостки, которые составляю ***аэробионтную*** группировку мелких почвенных животных. Их распределение в почве зависит от мертвых растительных остатков и гумуса, некоторые связаны с живыми корнями растений. Представители нано- и микрофауны не влияют активно на порозность и другие физические свойства почвы в силу своих очень малых размеров.

Мезофауна объединяет разнообразную и многочисленную часть почвенного животного населения. Животные этой размерной группировки видимы простым глазом или под лупой, их можно собирать вручную. В основном это мелкие насекомые, некото-

рые многоножки, мокрицы, пауки, а также энхитреиды. Способны к вертикальной миграции по скважинам и крупным порам почвы.

Макрофауна представлена в почве дождевыми червями, многоножками, мокрицами, личинками насекомых. Эти животные обитают в плотной части почвы, роют норки, ходы или же продвигаются по естественным скважинам, расширяя их при этом. Дыхание животных этой экологической группы происходит как через покровы тела, так и с участием специализированных дыхательных органов. При неблагоприятных условиях они мигрируют в глубокие слои почвы, где переживают засуху и зимние холода.

Мегафауна почв — это крупные животные, достигающие десятков сантиметров. К ним относятся главным образом представители млекопитающих, так называемые землерои, а также гигантские земляные черви. Одни виды живут в почве постоянно, не покидая ее, другие же, из группы норников, выходят кормиться на поверхность почвы. Эти животные оказывают сильное механическое воздействие на почву, вызывая перемещение значительных масс субстрата, смешивая почву разных горизонтов, нарушая естественное сложение почвы.

Экологические группы почвенных животных выделяются не только по размерам, что отражается непосредственно на их воздействии на почву, но и по типам питания, что определяет положение организмов в трофических цепях биотического сообщества. Среди почвенных животных выделяются следующие трофические группы.

Фитофаги питаются тканями корней живых растений, часто наносят вред сельскому хозяйству. Например, личинка майского хруща уничтожает корни растений. Свекловичная нематода внедряется в корни сахарной свеклы до образования корнеплода и вызывает значительные потери урожая. Разновидность фитофагов — ***альгофаги***, питающиеся водорослями.

Зоофаги поедают других животных, выступая в роли хищников или паразитов. Примером могут служить все насекомоядные животные, нематоды, питающиеся простейшими и коловратками, хищные клещи, нападающие на нематод, коллембол, энхитреид.

Некрофаги используют в пищу трупы животных, выступая в роли санитаров в природных экосистемах. Например, муравьи-бегунки в пустынях Средней Азии поедают останки насекомых, очищая от них поверхность почвы.

Сапрофаги — наиболее многочисленная и важная по значению группа животных. Питаются мертвыми остатками растений,

опадом и отпадом как на поверхности почвы — в подстилке, так и в зоне корневых систем растений. К ним относятся черви, многоножки, мокрицы, некоторые клещи и личинки насекомых. Эта экологическая группировка представляет наибольший интерес для

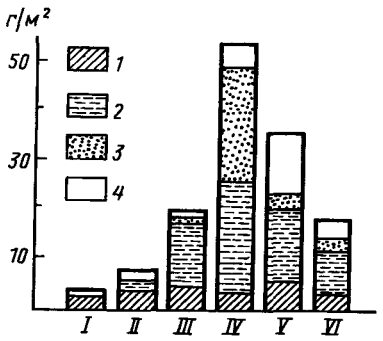


Рис. 7. Биомасса разных трофических группировок сапрофильного комплекса почвенных беспозвоночных в типичных зональных ландшафтах (по *Б.Р. Стригановой*):

I — полярная пустыня; *II* — тундра; *III* — тайга; *IV* — широколиственные леса; *V* — луговая степь; *VI* — сухая степь; *1* — микрофитофаги; *2* — детритофаги; *3* — фитосапрофаги; *4* — хищники и фитофаги

изучения роли животных в преобразовании органических веществ в почве. К сапрофагам относятся ***копрофаги***, питающиеся экскрементами других животных, главным образом млекопитающих (например, жуки-навозники), а также ***детритофаги***, использующие в пищу детрит — мелкие органические частицы вместе с живыми микроорганизмами, их разлагающими. Все они составляют сложную систему, получившую название ***сапрофильного комплекса*** животных (рис. 7).

Простейшие

Protozoa — микроскопические одноклеточные животные, нанофауна почвы. Для их активной жизни важнейшее значение имеет наличие воды в почвенных порах. Периоды иссушения переживают в виде цист. Обнаружены простейшие во всех почвах, которые до сих пор исследовались. Численность их может быть очень высокой — до нескольких сотен тысяч клеток в 1 г почвы. Биомасса в благоприятных условиях (например, в луговых почвах) достигает 30–40 г/м^2. Один из наиболее существенных факторов, регулирующих жизнь простейших в почвах, — количество бактерий, которыми они питаются. Эти животные поедают также клетки грибов, дрожжей и водорослей, проявляя при этом избирательность в выборе пищи. Среди простейших есть и детритофаги. Некоторые питаются осмотрофно. Основная их роль в почве — участие в разложении органического вещества и выедание клеток микроорганизмов.

Простейшие являются гидробионтами и обитают в почвенных порах, заполненных водой. Жизнь в почвенных микросредах с огромным количеством тончайших капилляров накладывает отпечаток на морфологию простейших. Размеры почвенных простейших в 5–10 раз меньше, чем у пресноводных или морских обитателей. У некоторых наблюдается уплощение клетки, отсутствие выростов и шипов, потеря переднего жгутика. У раковинных корненожек, живущих в почве, упрощенная форма раковинки и скрытое либо очень малых размеров отверстие, что предотвращает пересыхание. Есть виды, которые встречаются исключительно в почве.

Среди почвенных простейших выделяются жгутиконосцы, саркодовые и инфузории.

Жгутиконосцы — самые мелкие формы среди простейших, характеризующиеся наличием жгутиков. Иногда длина клеток не превышает 2–5 мкм. Часто они лишены переднего жгута и снабжены лишь одним, направленным назад.

Среди жгутиконосцев есть виды, содержащие в клетках пигменты, в том числе хлорофилл и способные к фотосинтезу. Это растительные жгутиконосцы, или фитомастигины. Эти организмы относят иногда к водорослям, и они занимают промежуточное положение между растениями и животными. Типичный представитель — эвглена зеленая (*Euglena viridis*) (рис. 8). В почве встречаются также зеленые *Chlamydomonas*, бурые *Cryptomonas*, желтоватые *Ochromonas*. Некоторые эвглены теряют в темноте хлорофилл и переходят на гетеротрофный тип питания. Таким образом они являются организмами со смешанным типом питания — миксотрофами. Среди зоомастигин (бесцветных жгутиконосцев) есть осмотрофы и формы с анимальным (голозойным) типом питания (заглатывание оформленных частиц). Представители жгутиконосцев — виды родов *Monas*, *Bodo*, *Cercomonas*, *Oicomonas* (рис. 8).

Саркодовые, или корненожки, включают голые и раковинные амебы (см. рис. 8). По размерам они больше жгутиконосцев и диаметром достигают 20–40 мкм, а раковинные до 65 мкм. Характерная черта амеб — непостоянная форма тела. Клетки саркодин округлые или вытянутые, не имеющие жесткой оболочки, образующие псевдоподии, в которых «переливается» плазма. Эктоплазма содержит гранулы каротина, отчего клетка приобретает красноватый оттенок. Псевдоподии служат как для передвижения, так и для заглатывания пищи. Амеба включает бактериальную клетку внутрь цитоплазмы. Непереваренные остатки через

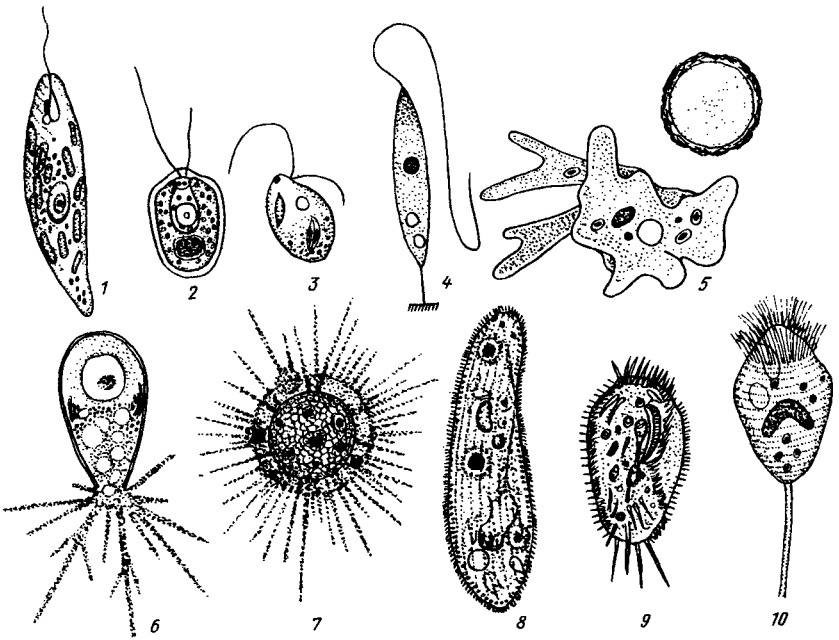


Рис. 8. Почвенные простейшие:
1–4 — жгутиконосцы; *5–7* — саркодовые; *8–10* — инфузории

некоторое время выбрасываются наружу. При питании дрожжами амебы выбрасывают споры или капли непереваренного жира. Кроме бактерий и дрожжей амебы поедают клетки водорослей, «нападают» на других простейших, главным образом на мелких жгутиконосцев или других корненожек и коловраток.

Раковинные амебы (тестациды) преимущественно сапрофаги. Раковинка играет защитную роль. Через отверстия (устье) псевдоподии вытягиваются наружу. Распространены в болотных почвах, в почвах кислых хвойных лесов, особенно в слое подстилки. В засоленных почвах раковинные корненожки сосредоточены в горизонте В, где концентрация солей относительно низкая. Раковинки долго сохраняются в почве и их часто используют как один из показателей при биологической индикации и диагностике почв. В почве распространены виды рода *Plagiopyxis*.

Инфузории — одна из наиболее многочисленных и прогрессирующих групп простейших. Инфузории — обитатели водоемов, в почве их меньше, чем других простейших — жгутиконосцев и амеб. Клетки их крупнее: длина 80–180 мкм, ширина в два–три

раза меньше длины. Имеют реснички, часто длинные (12–14 мкм), густые.

Почвенные инфузории относятся к нескольким подклассам. Представители подкласса Holotricha (*Colpoda*, *Paramecium*) (см. рис. 8) имеют реснички, равномерно распределенные по всей клетке. Представители подкласса Spirotricha характеризуются спиральными рядами ресничек от заднего конца клеток к ротовому отверстию (*Stylonichia*). Клетки представителей подкласса Peritricha поперечно «срезаны» на оральном конце, а ротовая ямка окружена двумя рядами редуцированных ресничек. Среди этих инфузорий есть прикрепленные формы со стебельком (*Vorticella*) (см. рис. 8). В нашей стране обнаружено более 40 видов инфузорий.

Специфична фауна цилиат, населяющая прибрежные пески. Инфузории ресничками прикрепляются к частичкам песка и удерживаются от вымывания приливными водами. Обильны в местах развития одноклеточных водорослей, служащих пищей для инфузорий.

Коловратки

Коловратки (Rotatoria) — самые мелкие из многоклеточных животных, размеры их колеблются от 0,01 до 2,5 мм. Их название связано с наличием коловращательного аппарата, состоящего из круговых рядов ресничек на передней части тела (рис. 9). Этот ресничный аппарат служит для передвижения и захвата

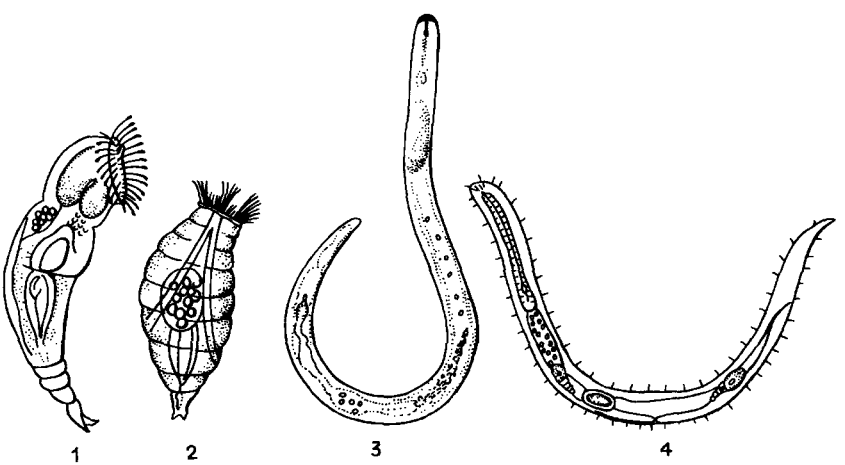


Рис. 9. Коловратки (*1*, *2*) и нематоды (*3*, *4*)

пищи. При мерцании реснички очень напоминают вращающееся колесо со спицами. Они похожи на инфузорий, однако тело их многоклеточно, расчленено на четыре отдела: голову, шею, туловище и ногу. Расчленение происходит за счет перетяжек кожи, и кольчатость является ложной, не имеющей ничего общего с истинной сегментацией кольчатых червей и членистоногих. Большинство коловраток — обитатели пресноводных водоемов, но встречаются и морские коловратки. Только немногие обитают в почве. Чаще всего они населяют лесную подстилку, толщу мха и не проникают в минеральные горизонты почвы. Встречаются даже в Антарктиде. Коловратки питаются водорослями, бактериями, детритом, среди них есть и хищники, захватывающие простейших, других коловраток. Основная масса коловраток — полифаги, т.е. мало ограниченные в выборе пищи, но есть и монофаги, предпочитающие определенный тип водорослей или питающиеся только детритом. Имеются прикрепленные к субстрату и свободно плавающие в водных капиллярах и пленках виды.

Нематоды

Nematoda — круглые черви (см. рис. 9) считаются господствующей группой среди многоклеточных почвенных беспозвоночных животных. Биомасса их достигает 5 г/м^2. В луговых почвах их насчитывают до 20 млн на 1 м^2, размеры их изменяются от 0,05 до 5 мм. По образу жизни, связанному с типом питания, нематоды сапробионты, полупаразиты, паразиты растений. В ризосфере растений обитают параризобионты. Стилетом они протыкают клетки корня и внедряются в растения, открывая при этом входные ворота для грибной и бактериальной инфекции. Есть и настоящие фитопаразиты, например, свекловичная нематода, которая снижает урожай свеклы на 20–80%.

Истинные сапробионты — обычно мелкие формы до 1 мм. Они обитают в навозе, компостах, лесных подстилках, очень плодовиты, для них характерна быстрая смена поколений (12–24 ч). Самые обычные в почве гемисапробионты, питающиеся бактериями, грибами, дрожжами и мелкими простейшими.

Настоящие фитопаразиты проникают в корни растений, нанося им механические и химические повреждения. Пример — свекловичная нематода. Нематоды-хищники питаются простейшими, коловратками, тихоходками, другими нематодами и ногохвостками.

Нематоды обладают признаками биологического прогресса (по Н.А. Северцеву): численность их постоянно возрастает, происходит захват новых сред обитания, увеличивается многообразие форм (число видов нематод достигает 1 млн). Нематоды менее, чем например клещи или ногохвостки, участвуют в разложении растительных остатков. Благодаря тому что они потребляют в пищу микробную биомассу с высоким содержанием белка, их выделения богаты азотом. Биомасса нематод — немаловажный источник азота, поэтому значение почвенных нематод оценивается с позиций влияния их на баланс азота в почве.

Энхитреиды

Энхитреиды — малощетинковые кольчецы, или олигохеты (Oligochaeta). Для них характерна повторяемость органов вдоль оси тела, так называемая метамерия. Число члеников, или колец, колеблется от 5 до 500. Каждый членик несет по четыре пучка щетинок, имеются виды только с брюшными щетинками или совсем без них. Энхитреиды относятся к мезофауне почвы. Их размеры колеблются от 2–3 до 40–45 мм в длину при толщине 0,2–0,8 мм. В почве наиболее мелкие из них перемещаются по естественным порам и каналам, другие активно прокладывают ходы сквозь почву. В кишечнике энхитреид органические и минеральные вещества прочно смешиваются и выбрасываются в виде копролитов («каменных» экскрементов). Они в значительной степени могут влиять на химические свойства почвы. Численность энхитреид в почве достигает 120 тыс./м^2, биомасса — 50 г/м^2. Распространены энхитреиды преимущественно в Северном полушарии, в умеренной и субарктической зонах. Их находили на островах Шпицберген, Новая Земля и в Гренландии. В горах они расселяются до высоты 3–4 тыс. м над уровнем моря. Некоторые виды продолжительное время выдерживают температуры ниже нуля и обнаруживаются даже в мерзлом грунте в жизнеспособном состоянии. Однако энхитреиды очень чувствительны к засухе и высоким температурам. Они активны в постоянно влажной среде, но избегают переувлажненных почв, где мало кислорода. Перед началом засушливого периода энхитреиды откладывают яйца в коконах. Основная масса энхитреид сосредоточена в верхнем корнеобитаемом слое почвы, так как главная их пища — отмирающие корни, их много в лесных подстилках.

Дождевые черви

Наиболее распространены в почве представители семейства люмбрицид (Lumbricidae). Дождевые черви относятся к кольчатым червям, в основном к макрофауне. Это геобионты выползают на поверхность почвы только ночью и во время дождя, когда их норки заливает вода, за что в народе они получили название «выползков».

Люмбрициды составляют три экологические группы (рис. 10): подстилочные формы (не проникающие в минеральные горизонты), почвенно-подстилочные и норники, прокладывающие глубокие ходы, которые они редко покидают. Почвенно-подстилочные заходят далеко на север, заселяя заболоченные почвы тайги, норники обитают в районах с более теплым климатом.

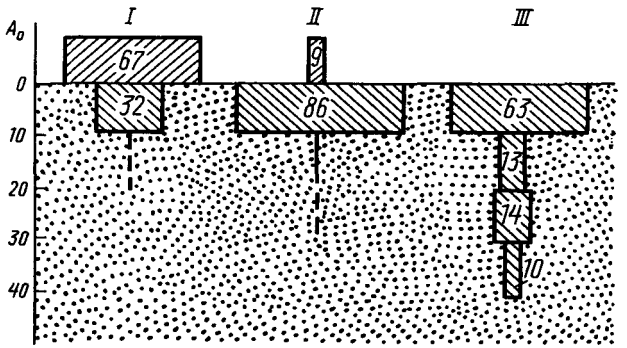


Рис. 10. Экологические группы люмбрицид:

I — поверхностно-обитающие *Dendrobaena octaedra*; *II* — почвенно-подстилочные *Lumbricus rubellus*; *III* — норники *L. terrestris*

Подстилочные виды *Dendrobaena octaedra*, *Lumbricus castaneus*, *Allolobophora* sp. — наиболее мелкие, размеры их не превышают 6,5 см. Известны виды длиной 2–3 см и толщиной около 1 мм. Обитатель гумусового горизонта *Lumbricus rubellus* крупнее (до 13 см), а норники, например *L. terrestris*, достигают 25 см и более. Самые крупные дождевые черви в России встречаются в горных районах. Их размеры достигают 40–45 см, а ходы проникают на глубину 4–5 м, иногда даже до 8 м. Зоомасса дождевых червей в лесу составляет 1 т/га.

Наиболее крупный дождевой червь *Megascolides australis* достигает длины 2,5 м и живет в Австралии. Он похож на крупную змею (рис. 11). Выбросы таких червей представляют собой башенки

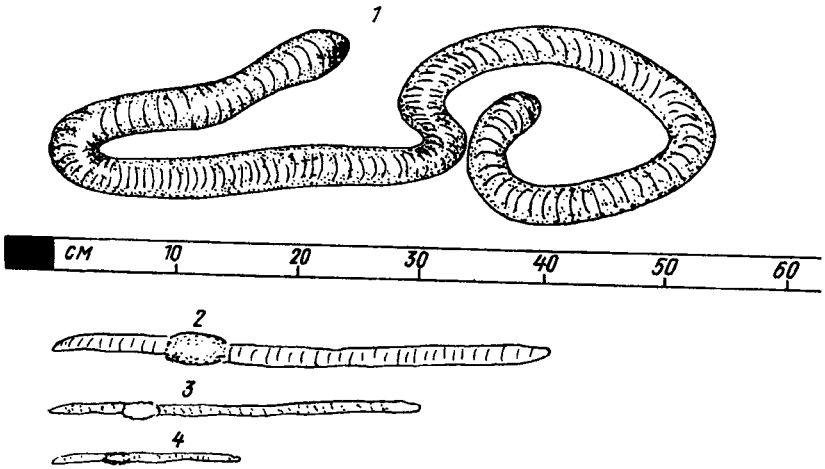


Рис. 11. Соотношение размеров дождевых червей:
1 — Megascolides australis; 2 — Allolobophora sp.; *3 — Lumbricus terrestris; 4 — L. rubellus*

высотой до 25 см. Все мегасколициды живут в тропиках и в Южном полушарии. Среди них есть и малютки размером 2–3 см.

На территории бывшего СССР встречается около 100 видов люмбрицид, 11 видов занесены в Красную книгу. Самый распространенный вид — *Aporrectodea caliginosa* — живет обычно в распаханных почвах, и поэтому его народное название — пашенный червь. У него серая окраска, а длина достигает 15 см. Этот червь редко выползает на поверхность почвы, живет на глубине 10–15 см, питается растительными остатками, в сухую погоду мигрирует глубже, до 0,5 м и более, там строит капсулу и временно впадает в оцепенение (диапауза). В благоприятные периоды численность этого вида достигает 400–500 экз./м^2. На 1 га леса дождевые черви составляют до 1 т зоомассы.

В навозных и компостных кучах распространены *Eisenia foetida*, черви красного цвета с неприятным запахом. Численность их достигает 1000 особей на 1 м^2, средняя длина 8 см. Этот вид червей имеет короткий цикл развития и размножается в кучах компоста и парниках почти круглый год без диапаузы. Из этих червей готовят вермикомпосты, используемые в качестве удобрения.

Дождевые черви плохо переносят засуху, высокие и низкие температуры. Их мало в кислых почвах, больше в известкованных. Дождевыми червями питаются кроты, землеройки, жужелицы и хищные многоножки, птицы. В перегнойных почвах с

нейтральной реакцией кроты, например, питаются почти исключительно дождевыми червями.

Влияние деятельности дождевых червей на почву многообразно. Они улучшают водно-воздушный режим, так как прокладывают в почве ходы (иногда на глубину 2 м и более), увеличивая скважность почвы. Под 1 $м^2$ поверхности почвы общая длина ходов червей превышает 1 км, иногда достигая 8 км. Черви перемешивают почву, изменяя ее химический состав. Их железы выделяют углекислый кальций, который нейтрализует кислую реакцию среды, копролиты червей всегда имеют более щелочную реакцию, чем почва. В копролитах червей обильно развиваются бактерии. Разложение клетчатки и переваривание азотсодержащих соединений растительных остатков и микробных клеток, развивающихся в почве, приводят к частичной минерализации органических соединений и увеличению подвижных форм ряда элементов в экскрементах червей. В частности, черви повышают подвижность азота, калия, фосфора, магния и кальция.

Интересны наблюдения за участием червей в разложении хвойного опада, проведенные в Шварцвальде. Там в некоторых высокогорных районах с влажным и прохладным климатом подстилочные черви встречаются в большом количестве под чистыми насаждениями ели и пихты. Под пологом сомкнутых насаждений при отсутствии травяного покрова хвоя является единственным источником пищи для червей. В местах с высокой численностью червей вся подстилка перерабатывается за два месяца, и там формируется мулевый горизонт. В участках с высокой численностью червей разложение подстилки происходит в восемь раз быстрее, чем там, где черви отсутствуют. В процессе переваривания растительных остатков в кишечнике червей формируются гумусовые вещества. Гумус в хвойных лесах характеризуется более высоким содержанием низкомолекулярных кислот и быстрыми темпами их минерализации. В кишечнике червей развиваются процессы полимеризации низкомолекулярных продуктов распада органики и формируются молекулы гуминовых кислот с нейтральной реакцией. Они образуют комплексные соединения с минеральными компонентами и долго сохраняются в почве в виде стабильных агрегатов. Поэтому деятельность червей замедляет вымывание из почвы подвижных соединений и предотвращает подзолообразование в хвойных лесах. Черви концентрируют подстилку вокруг своих ходов, и эти места являются центрами развития процессов гумификации.

Велика потребность червей в азотистых соединениях. После отмирания черви представляют богатый белковый субстрат, который быстро утилизируется микроорганизмами. В кишечнике червей обитает масса микроорганизмов — бактерии, актиномицеты, дрожжи и грибы.

Таким образом, черви выполняют следующие функции в процессах разрушения органических веществ: 1) механическое разрушение листовой подстилки и гниющей древесины; 2) механическое и химическое разрушение клеточной структуры растительных остатков; 3) минерализация и гумификация органического материала; 4) нейтрализация кислых продуктов распада растительных тканей; 5) избирательная стимуляция некоторых групп бактерий и грибов в почве; 6) минерализация органических веществ с высвобождением ряда зольных элементов в подвижной форме.

Свою знаменитую книгу о роли дождевых червей в образовании плодородного слоя земли Ч. Дарвин заключил словами: «Плуг принадлежит к числу древнейших и имеющих наибольшее значение изобретений человека; но еще задолго до его изобретения почва правильно обрабатывалась червями и всегда будет обрабатываться ими. Весьма сомнительно, чтобы нашлись еще другие животные, которые в истории земной коры заняли бы столь видное место».

Моллюски

Mollusca (мягкотелые) в почве представлены брюхоногими, или гастроподами — это улитки и слизни (рис. 12).

Моллюски в большинстве — это обитатели водной среды. К наземному образу жизни приспособлены только легочные улитки — группа брюхоногих моллюсков, встречающихся от тундры до тропиков. В фауне нашей страны их насчитывается около 700 видов.

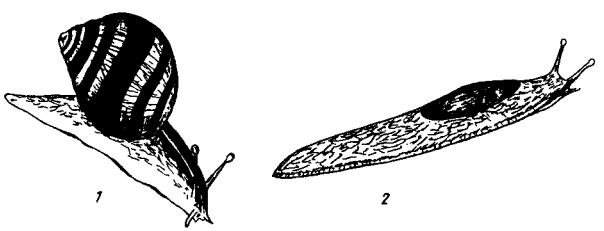


Рис. 12. Моллюски:

1 — улитка *Helix* sp.; *2* — слизень *Arion* sp.

Среди легочных улиток есть растительноядные и хищники, питающиеся другими улитками или червями. Среди них наиболее известна виноградная улитка *Helix pomatia*. Продолжительность ее жизни 6–7 лет. Зиму она переносит, впадая в спячку в ямках, выкопанных в почве. В почву откладывает и оплодотворенные яйца. Это наиболее крупная улитка, раковина которой достигает 45–50 мм. Ее главной пищей являются листья винограда, в связи с чем она часто наносит вред виноградникам. Среди улиток есть такие, которые переносят дефицит влаги и обитают в южных почвах. При особенно сильном недостатке влаги они впадают в спячку. Они живут в сухих степях, полупустынях и даже в пустынях. В некоторых случаях популяции их так обильны, что поверхность почвы и кустики трав бывают буквально усеяны ракушками улиток (например, на серо-коричневых почвах в горах Восточного Кавказа). Обычно у таких улиток раковинки белого цвета для лучшего отражения солнечных лучей. Для лесов Дальнего Востока характерны виды улиток крупных размеров.

Голые слизни — особая группа моллюсков. Их раковинка обрастает мантией и становится рудиментарной, а иногда исчезает полностью. Слизни — обитатели лесной зоны. Они живут в местах с достаточной влажностью и не встречаются в степях и пустынях. На север они распространяются далеко, проникая в тундру, в горах — до зоны вечных снегов. Питаются листвой, чаще свежеопавшей, некоторые из них питаются другими слизнями, червями и многоножками, в погоне за червями они могут по их ходам проникать глубоко в почву. Полевой слизень *Agriolimax agrestis* часто наносит вред культурным растениям, всходам зерновых, огородным культурам. Большой слизень *Limax maximus* наносит вред древесным породам. Для наших лесов характерен *Arion subfuscus*, питающийся водорослями, лишайниками или грибами. Некоторые слизни достигают крупных размеров. Черный слизень, встречающийся на Кавказе, в вытянутом состоянии достигает длины 15 см. Слизнями в свою очередь питаются мыши, птицы и пресмыкающиеся, насекомые и земноводные. Слизни часто могут быть переносчиками опасных для копытных животных гельминтов, например нематод, паразитирующих в легких у копытных.

Тихоходки

Tardigrada — небольшая группа микроскопических животных неопределенного систематического положения. Обычно тихоходок рассматривают как членистоногих, хотя некоторые специ-

фические черты дают повод сближать их с другими группами беспозвоночных — круглыми червями, паукообразными, коловратками. Предполагают также, что это самостоятельный тип животного царства.

Почвенные тихоходки относятся к микрофауне, они не превышают 1,2 мм, чаще доли миллиметров. Они похожи на микроскопических кротов и броненосцев (рис. 13), передвигаются медленно и неуклюже, за что и получили название «медвежаток». Тело их расчленено на головной отдел и четыре туловищных сегмента с четырьмя парами коротких ног в виде мускулистых бугорков с коготками или пальцеобразными отростками, расширяющимися на концах. Видимое расчленение тела связано с развитием кутикулы, проницаемой для газов, что позволяет тихоходкам дышать всей поверхностью тела.

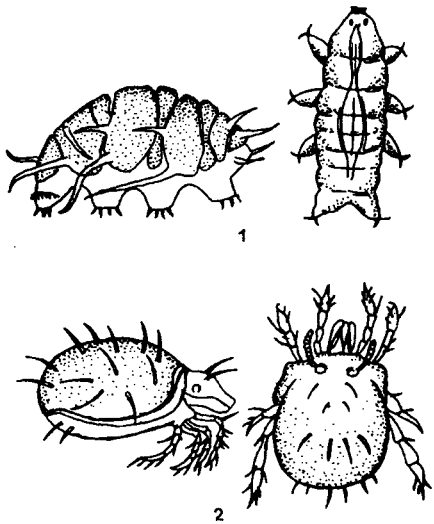


Рис. 13. Тихоходки (*1*) и панцирные клещи (*2*)

Тихоходки питаются клетками водорослей и мхов. В ротовой полости у них есть пара хитинозно-известковых кутикулярных стилетов, которыми они прокалывают оболочки клеток водорослей, мхов и высасывают их содержимое. Среди тихоходок есть и хищники, которые нападают на нематод, коловраток и др.

Тихоходки относятся к гидробионтной фауне, активны они только в водной среде. Их экологической особенностью является способность длительно переносить неблагоприятные условия в состоянии анабиоза. При высыхании тело животного значительно уменьшается, приобретает форму бочонка. В таком состоянии они остаются жизнеспособными 2–3 года и реже даже до 6 лет. Название одного из родов тихоходок *Macrobiotus* (долгожитель) связано именно с этим свойством. Они очень устойчивы и к другим факторам — высоким и низким температурам, газовому составу воздуха и др.

Хотя наземные формы и обитают в почве, однако предпочитают влажные места. Обычно они располагаются в куртинках

влажных мхов, в лишайниках и лесной подстилке, встречаются от тропиков до полярных районов. В условиях первичного почвообразования их особенно много. В песчаных почвах они опускаются до 10 см, а в глинистых почвах, как правило, вообще не живут.

Среди наземных тихоходок наблюдается строгая приуроченность отдельных видов к вертикальным слоям почв и растительным ярусам. Каждому слою подушек мхов, например, соответствует определенный комплекс видов тихоходок со своим доминирующим видом. Поэтому тихоходки могут служить биоиндикаторами условий местообитания.

Членистоногие

Arthropoda — многочисленная и разнообразная группа животных, составляющая высший отдел беспозвоночных. Среди членистоногих встречаются представители микро-, мезо- и макрофауны почв. В почвах обитают членистоногие из ракообразных, паукообразных, многоножек и насекомых.

Панцирные клещи ***орибатиды*** вместе с низшими бескрылыми насекомыми ***коллемболами*** составляют почвенную аэробионтную микрофауну (рис. 13). Их суммарная биомасса оценивается в 1–2 г/м^2, что значительно меньше, чем биомасса гидробионтной части микрофауны (нематод и коловраток). На численность этих животных в почве большое влияние оказывает воздушный режим, связанный со скважностью почв: в песчаных почвах их больше, чем в глинистых, на пастбищах они сосредоточены в самом верхнем горизонте, а на пашне проникают на всю глубину пахотного слоя.

Орибатиды — одна из древнейших групп членистоногих. Главной особенностью орибатид является наличие у взрослых форм твердого панциря. Наиболее многочисленны они в почвах влажных лесов и сосредоточены в слое подстилки. Здесь их биомасса составляет 10–15% всей биомассы беспозвоночных. Численность и биомасса орибатид достигает максимальных показателей в условиях высокой температуры и влажности. Во влажных субтропиках годовая продукция орибатид составляет 13 г/м^2, в широколиственных лесах — 8, в тайге — 6, в тундре –1–2, в степях — 2, в аридных районах — 0,1–1 г/м^2. Клещи совершают миграционные перемещения по вертикали в почве, способствуя обогащению органическими веществами и продуктами их распада глубоких слоев.

Панцирные клещи потребляют твердую пищу, их ротовой аппарат грызущего типа. Они потребляют в пищу хвойный и лиственный опад, отмершую кору деревьев, отмершие корни. Многие орибатиды употребляют бактерии, избирательно грибы и водоросли. Среди орибатид распространены некрофагия, копрофагия и хищничество.

Пауки (Aranei) — исключительно наземные беспозвоночные животные. Их насчитывают более 20 тысяч видов. Они обитают на всех континентах и островах, в горах и долинах, пустынях и лесах, особенно многочисленны в тропиках. В Бразилии известно 2500 видов, в Гренландии — 50, в лесах России — 1000 видов, в некоторых местах их встречается до 100 особей на 1 $м^2$.

Пауки более многочисленны в почвах пастбищных угодий, чем в пахотных почвах. Пауки, живущие в почве, строят разного рода убежища: от простых углублений до глубоких нор, стенки которых выстилают паутиной. Над входом в норы сооружаются паутинные надстройки в виде воронок, трубок или крышечек. Норы южнорусского тарантула (*Lycosa singoriensis*) обычно приурочены к местам с высоким стоянием грунтовых вод. Поэтому в пустынях норы тарантула служат индикаторами на воду. Тарантул — крупный паук длиной до 35 мм. Его вертикальные норы глубиной от 30 см до 1 м легко распознаются по растущей вблизи них траве солерос.

Как правило, пауки — хищники, поедают насекомых и других беспозвоночных животных.

Особенно большое значение в почвах имеют ***мокрицы*** (Oniscoidea). Они широко распространены в почвах разных зон — от тайги до пустынь. Известно около 1000 видов. Предпочитают места с повышенной влажностью, что нашло отражение в их названии. Это группа активных почвообразователей, первичных разрушителей растительных остатков. Мокрицы — равноногие ракообразные, единственная группа из жабродышащих, полностью перешедшая к сухопутному образу жизни. Среди мокриц выделяется ряд экологических групп — от гидрофилов до умеренных ксерофилов, различающихся по характеру распределения.

Большинство мокриц, обитающих в лесной подстилке и почве — сапрофаги, в пустыне — фитофаги. Несмотря на кальцинированные покровы, снижающие интенсивность испарения воды из организма, мокрицы могут существовать лишь в атмосфере высокой влажности.

Благодаря присутствию в пищеварительном тракте мокриц микробных симбионтов они активно разлагают целлюлозу, высво-

бождая лигнин, что имеет большое значение для последующего синтеза гумусовых веществ в почве.

В лёссовидных пустынях, на такырах и по древним террасам рек Средней Азии, Казахстана и Закавказья живут пустынные мокрицы, выполняющие здесь роль дождевых червей. Мокрицы — самые многочисленные членистоногие в этих местообитаниях. Они поселяются колониями, численность их достигает в среднем 80 особей на 1 м^2. Норки их проникают в толщу почвы на глубину до 40–50, а иногда и до 80 см (рис. 14). Строя норки, мокрицы выносят почву из глубоких слоев и оставляют ее вместе с экскрементами на поверхности. В течение лета с 1 га они могут вынести около 0,5 т почвы и до 1 т экскрементов с высоким содержанием органических веществ. За 1 год мокрицы выносят до 5 кг/м^2 почвы. На выбросах мокриц (а они выбрасывают ежедневно до 10 мг экскрементов и 4,5 мг почвы на 1 м^2), образующих валики возле их нор, почва обогащена азотом. На них особенно обильно развивается весной растительный покров. Мокрицы увеличивают порозность почвы, изменяя ее водно-воздушный режим и химический состав, способствуя переходу лёссовых пустынных почв в сероземы, на которых поселяются кустарники. Таким образом, мокрицы выступают в роли пионеров освоения пустынь.

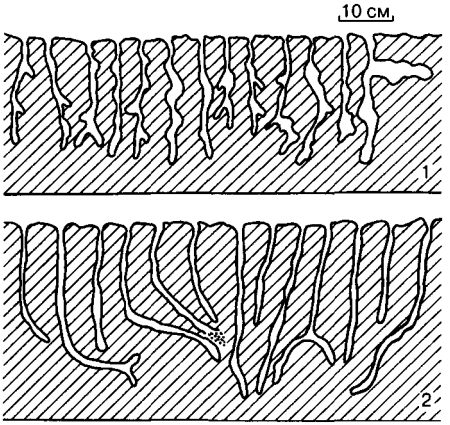


Рис. 14. Норки мокрицы рогатой (*1*) и мокрицы элегантной (*2*) (продольный разрез)

Многоножки (Myriapoda) — общее название для четырех классов членистоногих: двупарноногих, губоногих, симфил и пауропод. Тело многоножек разделяется только на два отдела — голову и длинное туловище, почти каждый членик которого снабжен конечностями (рис. 15). Всего бывает до 170 сегментов и более.

На территории России найдено около 1000 видов.

Все многоножки — наземные животные, ведущие скрытый образ жизни, бóльшую часть времени прячась в почвенных норках или под опавшими листьями. Среди них есть очень мелкие виды, длиной всего 1,5–2 мм, а самые крупные — геофилы и ско-

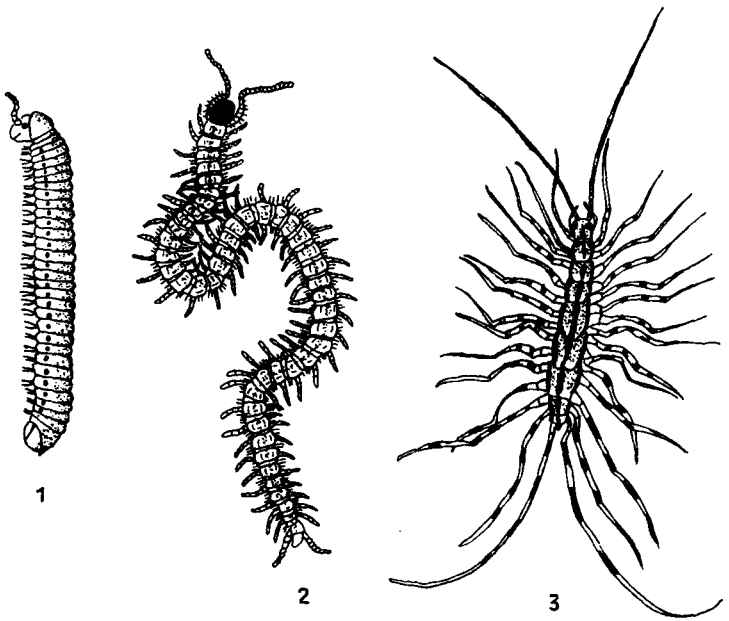


Рис. 15. Многоножки:
1 — кивсяк; *2* — геофил; *3* — мухоловка

лопендры — достигают 10–15 см и могут быть отнесены к макрофауне почв.

Наиболее многочисленны и разнообразны в почве — диплоподы (Diplopoda) — двупарноногие многоножки. Это одна из важнейших групп сапрофильного комплекса, активные разрушители подстилки и древесины. К ним относятся широко распространенные в почвах кивсяки. Они связаны с лесными почвами в разных природных зонах и перерабатывают опад листвы и древесины. Некоторые виды встречаются в открытых ландшафтах — в луговых степях и пахотных почвах, полупустынях и питаются остатками трав. Имеются и специализированные пустынные формы, связанные с кустарниковой растительностью. Численность диплопод в широколиственных лесах умеренного пояса составляет 30–80 экз./м^2, во влажных субтропиках — до 130, в тропическом лесу — до 200 экз./м^2, а биомасса наиболее крупных форм превышает 30 г.

Диплоподы — поверхностно-обитающие беспозвоночные. В периоды покоя они уходят на глубину 20–30 см в почву или в гнилую древесину. Плохо переносят как недостаток, так и избыток

влаги. В районах с засушливым летом у диплопод наблюдается регулярная диапауза.

Ротовой аппарат грызущего типа. Сильно развито жировое тело, окружающее кишечник, в котором накапливается гликоген и жиры. Благодаря ним диплоподы могут длительное время находиться в неактивном состоянии, переживая неблагоприятные условия.

Среди диплопод, обитающих в хвойных лесах, наблюдаются детритофаги. Диплоподы не потребляют хвою. При отсутствии в лесу опада лиственных пород они потребляют детрит. В пустынях, чтобы пополнить запасы влаги, потребляют зеленые листья растений (фитофагия). В лесостепи кивсяки могут повреждать посевы (всходы) пропашных и зерновых культур. Иногда диплоподы потребляют собственные экскременты, являясь копрофагами.

Таким образом, диплоподы представляют специализированную группу потребителей растительных остатков на поверхности почвы — первичных разрушителей листового опада и древесины.

Губоногие многоножки (Chilopoda) — хищники. Передняя пара ног у них преобразована в органы, подобные челюстям. Ногочелюсти служат для защиты и нападения, в них есть ядовитые железы, яд которых убивает жертвы. Геофилы питаются дождевыми червями, за которыми уходят глубоко в почву. Почвенные сколопендры — самые крупные из губоногих. Они ядовиты, укус тропических сколопендр может быть смертельным для человека.

Симфилы (Symphyla) — мелкие (не более 1 см) многоножки, влаголюбивы. Сапрофаги перерабатывают растительные остатки в лесной подстилке. Некоторые виды могут повреждать корешки всходов.

Самые мелкие из многоножек — пауроподы (Pauropoda), длина их тела не превышает 2 мм. Обитают во влажных средах — гниющей древесине, в верхних слоях почвы, в скоплениях растительного опада. По типу питания — детритофаги (потребляют полуразложившиеся растительные остатки), некоторые виды — хищники, питаются мелкими клещами.

Насекомые (Insecta, или Hexapoda) — класс (надкласс) наземных членистоногих. Они имеют тело, расчлененное на голову, грудь и брюшко. Грудь несет три пары членистых конечностей — ног, число которых характерный признак насекомых, что отражено в названии (Hexapoda — шестиногие). Насекомые — чрезвычайно разнообразная группа. Они составляют около 70% всех видов животных, т.е. около 1 млн. Некоторые ученые считают, что на земном шаре обитают более 2 млн видов насекомых. В

мире 240 млн особей насекомых приходится на одного человека. Около 95% насекомых во взрослом состоянии или в виде личинок живут в почвах (рис. 16). Некоторые насекомые используют почву для построения в ней своих гнезд. Если взрослые насекомые живут постоянно в почве, то у них наблюдаются изменения в поведении и морфологии. Например, у медведок развиваются роющие конечности с характерными лопаткообразными расширениями голеней. У священного скарабея происходит расширение и уплощение головы.

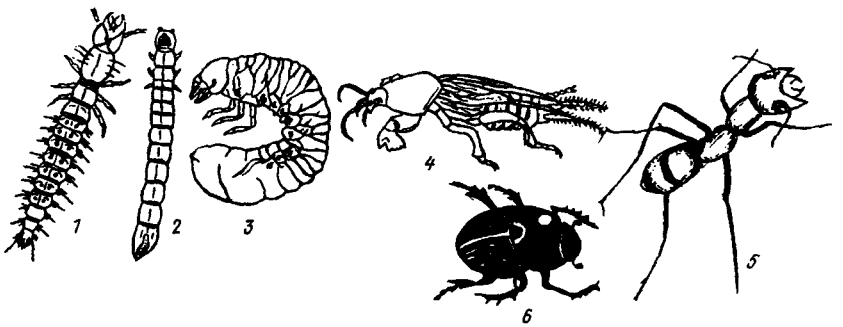


Рис. 16. Насекомые:

1 — личинка жужелицы; *2* — личинка щелкуна; *3* — личинка хруща; *4* — медведка; *5* — пустынный муравей-бегунок; *6* — жук-навозник

Наиболее примитивные насекомые — ногохвостки (Collembola). Вместе с клещами они составляют аэробионтную микрофауну почв и являются микроартроподами.

Для коллембол характерны мелкие размеры 0,2–2,0 мм, тонкие наружные покровы, развитие на брюшке прыгательных придатков.

Коллемболы обитают в почве, подстилке, могут подниматься в травяной ярус, встречаются иногда в листве кустарников. Они заселяют разлагающиеся пни, колоды деревьев, полости под отставшей корой, моховые и лишайниковые местообитания, наскальные почвы. Встречаются во всех природных зонах. В отличие от клещей достигают особенно высокого уровня численности в районах субарктического климата. Коллемболы малочувствительны к низким температурам и могут активно питаться и развиваться при температуре, близкой к 0°. В тундре плотность коллембол превышает 50 тыс. экз./1 м^2, в лесной зоне их численность в 3–4 раза ниже и продолжает снижаться в травянистых ландшафтах по мере нарастания дефицита влаги в почве.

У большинства коллембол грызущий ротовой аппарат. Все коллемболы потребляют и мертвые органические остатки, и почвенные микроорганизмы, некоторые едят живые зеленые водоросли, пыльцу, нектар; среди них есть хищники и микофаги. Один из видов *Folsomia similis* размножается только при наличии в пище дрожжей, без них самка не откладывает яйца. В целом эта группа связана преимущественно с низшими растениями. Многие виды питаются непереваренными остатками в экскрементах более крупных беспозвоночных.

Среди коллембол выделяют три группы жизненных форм: первая группа представлена поверхностно-обитающими видами, очень подвижными, с пигментированными покровами, развитыми глазами и сильными конечностями. Они концентрируются в верхней части подстилки и являются обитателями листового и двойного опада, встречаются и на травянистой растительности. Вторая группа объединяет слабо окрашенные формы, обитающие в гумусовом слое, на границе с минеральным горизонтом. Это менее подвижные коллемболы, обычно не выходящие на поверхность подстилки. Третья группа — обитатели минеральных горизонтов, часто слепые с непигментированными покровами (рис. 17). В первой группе много потребителей опада, во второй и третьей — микрофитофаги и детритофаги.



Ногохвостки-коллемболы (вид лярной лупой)

Наиболее многочисленны ногохвостки в моховых местообитаниях северных районов. Для коллембол характерно также питание живыми водорослями.

Коллемболы играют большую роль в формировании гумусового слоя подстилки. 20 тыс. коллембол продуцируют в 1 сут. до 480 мм^3 экскре-

опуляция коллембол в 10 тыс. экз./м^2 ежегодно фор-коло 183 г экскрементов. Деятельность их в основном ировала в нижних слоях подстилки. Коллемболы — вто-азрушители органических остатков, особенно велико

значение коллембол в местообитаниях, где первичное разрушение опада осуществляется микроорганизмами. Наряду с клещами коллемболы выступают как активные регуляторы скорости микробной сукцессии.

Насекомые оказывают разнообразное влияние на почву. Наибольшее значение имеют личинки жесткокрылых и двукрылых: проволочники (личинки щелкунов), безногие личинки долгоносиков, длинноусых двукрылых и мух. В почве также живут личинки некоторых бабочек и пилильщиков. Проволочники и личинки хрущей устойчивы к высоким концентрациям CO_2, за счет чего хорошо переносят затопление. У личинок хрущей проявляется хемотаксис по отношению к CO_2, выделяемой корнями растений, которые они поражают.

Особую роль в почве играют общественные насекомые — муравьи и термиты. Это обусловлено их высокой численностью и плотностью гнезд, нередко исчисляемой сотнями и даже тысячами на 1 га в разных зональных сообществах, глубиной рытья, частой сменой гнезд, концентрированием органических остатков внутри гнезда в качестве строительного материала. Ежегодно при гнездообразовании в эвкалиптовом лесу муравьи выносят на поверхность по 841 г/м^2 копролитов. Вынос почвы муравьями достигает ежегодно 450 кг/га (полупустыня Австралии). Однако по сравнению с термитами в пустыне они выбрасывают почвы в 2–10 раз меньше. В гнездах муравьев и термитов изменяются и химические свойства почвы, pH, концентрация важнейших биогенных элементов.

Под муравейниками увеличивается прослойка гумуса, идет накопление доступных форм элементов. Материал, из которого строится наземная часть термитника, обогащен углеродом, азотом, обменными основаниями.

Велика роющая деятельность муравьев. Еще в 1903 г. Н.А. Димо писал, что муравьи могут перевернуть почвенный слой до 15 см в течение 8–10 лет. В Бразилии в некоторых скотоводческих районах долины Амазонки почва выглядит так, как будто ее всю перерыли. Это результат жизнедеятельности многочисленных муравьев. Ими богата фауна пустынь Малой Азии, Северной Африки, Средней Азии. Там очень распространен песчаный бегунок (*Cataglyphis aenescens*), обитающий в песке семьями из 100–130 особей. При строительстве гнезда муравьи выносят почву наружу. Вход окружен валиком и напоминает миниатюрный кратер вулкана. Типичные места обитания бегунков — глинистые лёссовые пустыни, но их можно встретить и в каменистой пустыне,

на совершенно голых такырах. К последним тяготеет черный бегунок (*Cataglyphis niger*), который питается погибшими насекомыми, приносимыми ветром из окружающей пустыни

Муравьи — листорезы, обитающие в Центральной и Южной Африке, в течение немногих часов могут лишить дерево листвы и перенести ее в почву в свое гнездо. Их подземные жилища имеют объем небольшой хижины, а холмы вынутой земли иногда достигают десятков метров в длину и около 0,5 м в высоту.

Рыжие лесные муравьи (*Formica rufa*) питаются главным образом выделениями тлей, которые содержат много сахаров. Муравьи «скотоводы» строят для своих «коров» хлевики на зиму.

Термиты преимущественно распространены в тропических и субтропических районах, в саваннах Африки, Австралии и Южной Америки. Связаны с крымскими красноцветными почвами и пустынными сероземами. Численность термитников на площади 100 м^2 может превышать 30. В африканских саваннах высота термитника может достигать 12 м, диаметр их подземной части — 10–60 м. По обилию термитников крестьяне в Африке определяют наиболее плодородные участки саванн.

Одни виды термитов населяют отмершую древесину, другие строят термитники из почвы, большинство питаются растительными остатками и грибами. Последние выращивают в гнездах «грибные сады».

Значение термитов в процессах разложения растительных остатков очень велико. Они способны перерабатывать большую массу органического материала. Содержание гумуса в термитниках в 1,5–4 раза выше, чем в гумусовых горизонтах окружающих почв, а реакция среды ближе к нейтральной на 0,5–1,0 единицы. Поедая опад и свои же экскременты, термиты участвуют в процессах гумификации. В их пищеварительном тракте происходит разложение клетчатки и частично лигнина за счет микроорганизмов-симбионтов, среди которых есть бактерии и жгутиковые простейшие *Hypermastigina*.

Саранчовые в степи могут дать до 120 кг/га природных удобрений в год за счет своих экскрементов.

Некоторые осы и шмели устраивают норы в почвах и оказывают влияние на их порозность.

Насекомые-некрофаги, питающиеся трупами других животных, играют роль санитаров. Известно утверждение К. Линнея: «Три мухи с их потомством быстрее уничтожают труп лошади в пустыне, чем лев». К таким санитарам относятся прежде всего жуки-навозники, уничтожающие экскременты других животных

и закапывающие их в почву. В Австралии до переселения туда европейцев не было копытных млекопитающих, местная фауна не была приспособлена к питанию их навозом. Накапливаясь в огромных количествах (200 млн лепешек навоза в год) на поверхности почвы, экскременты травоядных затрудняли рост травы и снижали производительность пастбищ. После интродукции навозников (*Onthophagus gazella*) из Африки жуки быстро расселились на северо-востоке Австралии и стали важным фактором биологической мелиорации. Это один из ярких примеров направленного использования достижений экологии для повышения биологической активности почв и продуктивности биогеоценозов.

Млекопитающие

Mammalia составляют мегафауну почвы. В большей степени связаны с почвой ***грызуны*** (Rodentia) и некоторые ***насекомоядные*** (Insektivora). Частично используют почву для построения жилищ или временных убежищ ***зайцеобразные*** (Lagomorpha) и ***хищные*** (Carnivora).

Крупные травоядные животные — олени, косули, лоси, сайгаки, лошади, козлы и бараны, поедая часть первичной продукции, выбрасывают непереваренные остатки и создают вторичную продукцию, поступающую в цепи питания. Эти животные оказывают механическое воздействие на почву, участвуют в минерализации органических веществ. В тропических районах превращение леса в саванну со сменой соответствующих почв происходит под влиянием деятельности слонов, уничтожающих последовательно кустарники, подлесок и затем сами деревья.

Наибольшее влияние на почву оказывают звери, непосредственно живущие в почве или устраивающие в ней постоянные норы. Первых относят к экологической группе землероев, проводящих в почве всю жизнь, вторых — к обитателям нор, кормящихся на поверхности, а для отдыха, зимовки, размножения использующих норы. Передвижение в почве этих животных связано со значительными перемещениями почвенной массы, что приводит к нарушению характерного строения почв и сложения почвенного профиля, к изменению микро- и мезорельефа территории.

Грызуны (мыши, хомяки, сурки, суслики, слепцы, слепушонки, тушканчики, полевки, песчанки, пескороi, землекопы) объединяют более 1/3 всех млекопитающих. Большая часть их живет в почве. Это фитофаги. В норах откладывают запасы пищи, в почве оставляют экскременты и мочу, изменяя биогенный ее

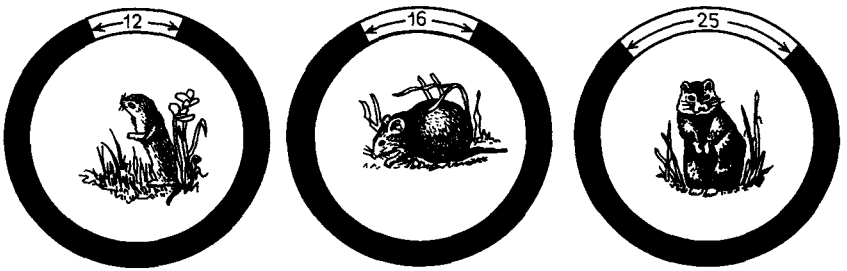


Рис. 18. Количество неусвоенного корма, выделенного с экскрементами, у малого суслика, рыжей полевки, обыкновенного хомяка (по *Б.Д. Абатурову и Г.В. Кузнецову*)

состав. Непереваренные остатки составляют у суслика 12%, у хомяка 25% (рис. 18).

В тундровых почвах из грызунов главную роль играют лемминги, в лесах — это мыши, в степях и полупустынях — сурки, суслики, песчанки. Особенно велика роль грызунов в преобразовании почв степей и полупустынь, так как здесь встречается их наибольшее разнообразие, а численность достигает значительных показателей. Среди млекопитающих пустыни, например, они составляют половину всех особей. Здесь самые крупные сурки (длина до 70 м, масса до 9 кг). Живут сурки колониями. Норы их представляют собой системы ходов с несколькими выходами и гнездовой камерой. Зимние камеры находятся на глубине 5–7 м от поверхности. Общая протяженность норы до 60 м. При ее устройстве выбрасывается до 10 м^3 почвы. Холм (сурчина) над норкой сурка сибирского (*Marmota bobac, M. sibirica*) имеет в поперечнике от 8 до 18 м и высоту 1 м. В Алтайской долине сурчины местами занимают до 6% поверхности почвы. В горах Восточного Памира сурки расселены до высокогорных каменистых пустынь, расположенных почти на 4700 м над уровнем моря.

Далеко не так велика роль тушканчиков, песчанок и сусликов, как землекопов, однако при количественном преобладании они также выполняют значительные функции. Тушканчики увеличивают щелочность почвы своей мочой. Суслики способствуют более глубокому проникновению влаги в почву. В ходах грызунов почва всегда богаче растворимыми солями, особенно бикарбонатами.

В лесных и луговых почвах норы животных влияют на характер увлажнения: они способствуют быстрому перемещению влаги после дождя из верхних слоев в нижние горизонты. По норам

сусликов в полупустыне Северного Прикаспия почва увлажняется весной на глубину до 1,5 м, тогда как без нор — не глубже 50 см. Почвы, перерытые степными пеструшками, лучше сохраняют влагу от непродуктивного физического испарения благодаря нарушению капиллярной системы.

Насекомоядные позвоночные (кроты, ежи, землеройки, златокроты, тенреки) распространены главным образом на Евразийском материке, в Африке и Северной Америке. Их нет в Австралии и Антарктиде и на бóльшей территории Южной Америки. Они перемешивают, дренируют почву, нарушая ее нормальное сложение. Известно явление так называемого «кротового дренажа».

Землеройковые (Soricidae) — мелкие, похожие на мышей зверьки, питаются червями, личинками насекомых, моллюсками, но могут потреблять и растительную пищу. Среди них есть самые миниатюрные из млекопитающих, как, например, крошечная бурозубка (*Sorex araneus*) длиной около 4 см.

Крот европейский, или обыкновенный (*Talpa europea*), — типичный обитатель лиственных лесов и речных долин. В сухих степях встречается редко, а в полупустынях, пустынях и тундре не живет. В рыхлой и влажной лесной почве или на лугах крот прокладывает горизонтальные ходы на глубине 2–5 см, в более сухой почве — на глубине 10 см. От горизонтальных отходят глубинные ходы в виде коротких наклонных или вертикальных тупичков (рис. 19). Часть почвы крот выбрасывает на поверхность. На лугах количество выброшенной кротами земли может достигать 160 т/га в год. В норах-ходах крот проводит всю жизнь, не выходя на поверхность — отсюда редукция глаз и сильное развитие роющих конечностей. Питаются кроты дождевыми червями, насекомыми и их личинками. В погоне за ними кроты и проделывают длинные ходы в почве.



Рис. 19. Сеть ходов кротов в ельнике (по *Б.Д. Абатурову* и *Г.В. Кузнецову*):

пунктир — поверхностные; сплошные линии — глубинные

Зайцеобразные — пищуха и зайцы распространены почти на всех материках, за исключением Антарктиды и юга Южной Америки. В Австралии и Новой Зеландии были акклиматизированы кролики.

Плотность их популяции в отдельных районах достигает 25–40 особей на 1 га. Они повреждают сельскохозяйственные культуры, лесопосадки, их деятельность приводит к деградации естественных биогеоценозов. Пищухи, или сеноставки, живут в каменистых россыпях, местами делают норы. Они поселяются чаще колониями. На зиму запасают корм из сухой травы, которую собирают в стожки до 20 кг. Отсюда их название — сеноставки. Распространены в Азии. Красная пищуха живет в горах Тянь-Шаня и Памира, расселяясь до высоты 3500 м над уровнем моря. Рыжеватая пищуха роет норы в пустынных районах Юго-Западной Туркмении.

Среди других млекопитающих с почвой связаны некоторые мелкие животные из отряда ***хищных*** — сурикаты, близкие мангустам. На территории России их нет, обитают в Африке, в пустыне Калахари, где селятся колониями и роют норы в песчаной почве. В отличие от большинства мангуст, которые ночами охотятся на мелких животных, сурикаты, помимо животной пищи (саранчи, термитов, мышей, песчанок), питаются еще корнями и луковицами растений. За характерную стойку на задних лапах их называют «земляными человечками».

Барсуки, кабаны, лисицы, тигры и медведи оказывают влияние на почву, устраивая в ней норы и убежища, соскребая верхний слой. Порои кабана, «наблюдательные пункты» тигров, тропы медведей изменяют растительный состав, и в этих местах происходит смена почв. Даже обычные обитатели надпочвенного яруса (белки, куницы, некоторые птицы) воздействуют на почву тем или иным способом. Белки затаскивают в хранилища, устроенные в почве, кедровые орешки, часть их потом прорастает, образуя среди лиственного леса куртины кедрового стланика, под которым формируются торфянистые грубогумусные почвы.

ПОЧВЕННЫЕ ГРИБЫ

Грибы составляют отдельное царство Fungi (Mycota, от *греч.* микос — шампиньон). Царство, которое объединяет гетеротрофные эукариотные организмы относительно простой организации — от одноклеточных до нитчатых, мицелиальных. Размножаются они спорами. Разрастаясь на поверхности или в глубине субстрата, грибы соприкасаются с ним клеточной оболочкой, через которую они выделяют во внешнюю среду ферменты и поглощают питательные вещества абсорбтивным путем. Такой тип взаимо-

действия с субстратом определяет положение грибов как разлагателей органических веществ в экосистемах. Почвенные грибы представляют самую крупную экологическую группу, участвующую в минерализации органических остатков растений и животных и в образовании почвенного гумуса.

Грибы являются наиболее древними организмами, существовавшими еще до расхождения царств растений и животных. Эти данные получены по сравнительному изучению цитохромов С.

Грибы обладают признаками как животных, так и растений. Полярность клетки, неограниченный верхушечный (апикальный) рост, строение клеточной стенки, образование поперечных перегородок — черты, присущие грибам, характерные и для растений. Отсутствие хлорофилла, гетеротрофный тип питания, наличие в клеточной стенке хитина, а не целлюлозы, образование мочевины в процессе азотного обмена, синтез запасных углеводов в форме гликогена, а не крахмала, формирование лизосом в цитоплазме, структура дыхательных ферментов — цитохромов и транспортных РНК — черты, присущие грибам, но и характерные для животных.

Своеобразие грибов выражается не только в сочетании признаков, присущих растениям и животным, но и в наличии специфических черт и свойств, характерных только для членов царства Mycota: мицелиальной структуры вегетативного тела; сложных ядерных циклов и плеоморфизма; многоядерности и гетерокариоза (разнокачественность ядер в одной клетке); дикариоза (длительное существование в одной клетке двух ядер, одновременно делящихся и имитирующих диплоидное ядро).

Общая характеристика грибов

Грибы образуют мицелий, или грибницу, состоящую из ветвящихся нитей — гиф с апикальным верхушечным ростом и боковым ветвлением. Такое строение позволяет грибу максимально оккупировать субстрат для извлечения из него питательных веществ. У грибов нет специальных структур, приспособленных для питания, они всасывают питательные вещества всей поверхностью тела. Различают неклеточный, или ценотический мицелий, лишенный перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер, и клеточный, или септированный, разделенный перегородками (септами) на отдельные клетки, содержащие от одного до многих ядер. Септы могут быть с простыми или сложными отверстиями — порами (рис. 20).

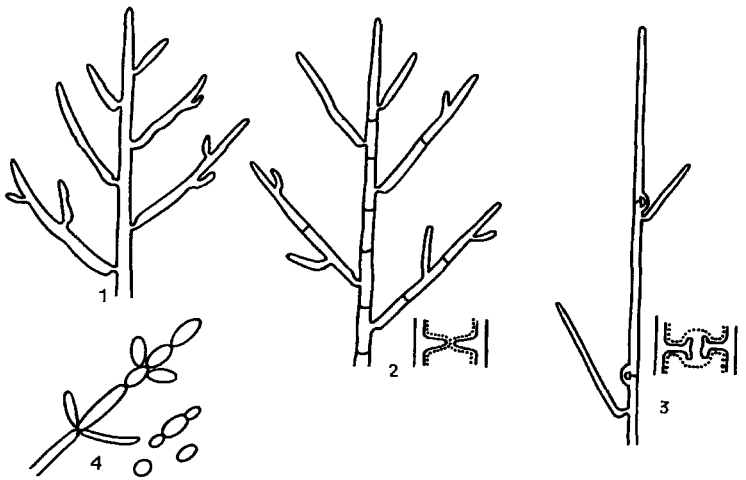


Рис. 20. Структура мицелия и септовых пор грибов:

1 — несептированный мицелий зигомицетов; *2* — септы с простыми порами аскомицетов; *3* — пряжковый мицелий и септы с долипорами бизидиомицетов; *4* — почкующиеся клетки и ложный мицелий дрожжей

Грибы с первым типом мицелия называются низшими, со вторым — высшими грибами. Около перегородок на гифах некоторых грибов закладываются крючкообразные клетки-выросты, соединяющие на время две соседние клетки. Они имеют разную форму и носят название «пряжек», такой мицелий называют «пряжковым», или дикариотическим, так как его клетки содержат по два ядра.

У некоторых грибов, например дрожжей, вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками. Если такие почкующиеся клетки не расходятся, то образуется псевдомицелий (см. рис. 20, *4*).

При формировании плодовых тел и некоторых вегетативных структур гифы грибов плотно переплетаются, образуя ложную ткань — плектенхиму. По происхождению она отличается от настоящей ткани, возникающей в результате деления клеток в трех направлениях. Настоящие ткани у грибов встречаются редко.

Грибы размножаются бесполым (конидиями, спорами) и половым путем (образование различных половых структур — зигоспор, сумок или базидий (рис. 21).

Грибы — плейоморфные организмы; один вид может иметь несколько стадий развития, которые различаются морфологически, функционально и проходят в разных местообитаниях или со

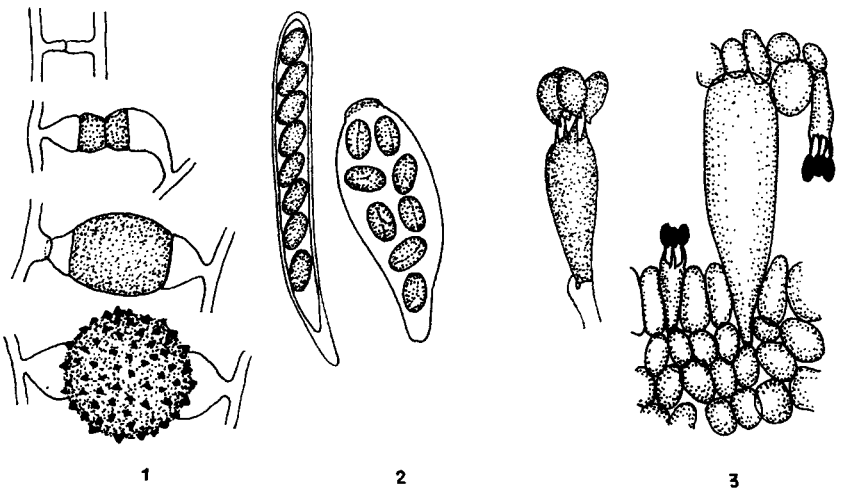


Рис. 21. Половые структуры грибов:
1 — зигоспора; *2* — сумки; *3* — базидии

сменой растений-хозяев. Например, некоторые фитопатогенные грибы имеют сапротрофную почвенную стадию.

Распространены они повсеместно в природе и в окружении человека там, где есть хотя бы следы органических веществ. Споры грибов практически можно обнаружить на любых естественных субстратах, искусственных материалах и продуктах. Все грибы — аэробные организмы, за исключением обитателей кишечных трактов многих травоядных животных, в том числе обитателей рубца жвачных животных. Среди грибов есть паразиты и симбиотрофы, хищники и сапротрофы, развивающиеся на мертвых остатках растений и животных. Грибы могут быть причиной порчи многих пищевых продуктов, зерна, картофеля, а также деревянных и других сооружений, вплоть до стекла. Среди грибов есть возбудители опасных болезней человека, животных и растений. Они могут быть причиной токсикоза почв и пищевых отравлений человека и животных. Плодовые тела многих грибов употребляются в пищу как человеком, так и многими животными. Известно свыше 100 видов съедобных грибов.

Экологическая ниша грибов в природе — активные разлагатели органического вещества.

По взаимоотношению со средой и другими организмами на основе трофических связей грибы можно разделить на пять экологических групп: 1) сапротрофы — большинство почвенных грибов;

2) паразиты, находящиеся в почве в виде спор; 3) факультативные паразиты подземных и надземных частей растений, способные активно размножаться и в почве; 4) микоризообразователи; 5) хищные грибы.

Грибы-хищники уничтожают вредных нематод и амеб и представляют перспективу для разработки биологических методов борьбы с вредителями корневых систем растений.

Выделяется также группа лишайниковых грибов-симбионтов, живущих вместе с водорослями и цианобактериями в составе лишайника.

Несмотря на то что все грибы являются гетеротрофами, они очень разнообразны по своим пищевым потребностям и возможностям в освоении субстрата и поэтому составляют еще несколько экологических подгрупп. Эти различия объясняются главным образом различием в наборе ферментов, которыми они обладают. Различают так называемые «сахарные грибы», использующие легкодоступные углеводы, крахмал, гемицеллюлозу, но не целлюлозу. Это немногочисленная группа, несмотря на то, что сахар доступен всем организмам. Основная особенность этой группы — активный рост мицелия, быстрое прорастание спор и покоящихся клеток при наличии подходящих субстратов.

Целлюлозоразрушающие грибы — менее определенная группа по пищевым потребностям, так как она включает грибы, у которых это свойство может быть выражено и очень слабо, и очень сильно. Эти грибы растут медленно и не выдерживают конкуренции с «сахарными грибами» за легкодоступные субстраты.

В группу разлагателей лигнина входят грибы, которые начинают развиваться, когда все легкодоступные субстраты уже использованы.

По мере разложения растительных остатков начинают развиваться грибы, довольствующиеся малым количеством питательных веществ и способные разлагать специфические вещества гумуса.

Есть экологические группы грибов разлагателей кератина, входящего в состав шерсти, перьев, рогов, копыт; разлагателей навоза — копрофилы; ксилофаги, разрушающие древесину; гербофилы, развивающиеся на травах; микофилы, растущие на других грибах, и др.

Многие почвенные грибы образуют темноокрашенный мицелий. Они синтезируют меланиновые (черные) пигменты. После отмирания мицелия меланины накапливаются в почве и входят в состав почвенного гумуса. Мицелий грибов агрегирует почвенные частицы, структурируя почву.

Грибы выделяют в среду многие органические кислоты, растворяют труднодоступные фосфаты, улучшая питание растений. Почвенные грибы способны осуществлять процесс гетеротрофной нитрификации.

Мицелий грибов в почве достигает общей длины от сотен до десятков тысяч метров на 1 г почвы, максимальная длина мицелия 35 км/г почвы. Биомасса, накапливаемая в почве грибами, достигает 1–2 т/га. Особенно много грибов в лесных подстилках. У большинства почвенных грибов мицелий живет недолго, но есть и многолетний мицелий у грибов, ассоциированных с корнями древесных пород. Есть также многолетние плодовые тела грибов-трутовиков, развивающихся на живых и мертвых деревьях.

Грибы синтезируют и выделяют во внешнюю среду разнообразные гидролитические ферменты, расщепляющие любые органические субстраты вплоть до лигнина. Благодаря этим способностям грибы выполняют функцию разлагателей в аэробной зоне. За сутки они разлагают в 2–7 раз больше органического вещества, чем потребляют.

Быстрое накопление биомассы и продуцирование различных биологически активных веществ сделали грибы важными продуктами питания и объектами микробиологической промышленности. Грибы были первыми микроорганизмами, которые человек использовал для улучшения питательных свойств растительной и животной пищи. Дрожжи с незапамятных времен дали человечеству два важнейших продукта, без которых развитие цивилизации было бы немыслимо — хлеб и вино. С грибами связаны две революции в медицине нового времени. Первая — открытие пенициллина. Этот первый нашедший клиническое применение антибиотик спас от смерти больше людей, чем все остальные лекарства, вместе взятые. С его открытием стало возможно лечить болезни, считавшиеся ранее абсолютно летальными, такие как перитонит, сепсис.

Вторая фармакологическая революция произошла недавно. Всем известны опыты южноафриканского хирурга Бернара по пересадке органов человека. Еще раньше методы по пересадке органов на животных были разработаны русскими хирургами. Но несмотря на то что технически проблема пересадок была давно решена, практически она не находила широкого применения вследствие иммунной некомпетенции пересаженных органов и их отторжения. И только после открытия грибных антибиотиков из группы циклоспоринов, которые оказались высокоактивными

иммунодепрессантами, эти операции стали обычным клиническим приемом.

Царство Fungi (Mycota, Mycetalia) — настоящие грибы — согласно современным представлениям соответствует группе Eumycota и включает четыре отдела — хитридиомицеты (Chitridiomycota), зигомицеты (Zygomycota), аскомицеты (Ascomycota) и базидиомицеты (Basidiomycota). Дейтеромицеты (Deuteromycota) (грибы, у которых не обнаружен половой процесс) сохраняются в ряде классификационных систем в ранге отдела, в других же составляют группу «митотических грибов», не являющуюся таксоном.

Существуют грибоподобные организмы, среди которых в царстве Protozoa выделяются миксомицеты.

Хитридиомицеты

Представители этого отдела (Chitridiomycota) — единственная группа в царстве грибов, представители которой в цикле развития имеют подвижные жгутиковые стадии (зооспоры). Это наиболее древняя группа грибов. Мицелий может быть без перегородок. Отдел включает преимущественно водные формы (морские и пресноводные), но есть и почвенные паразиты водорослей, цветковых растений, беспозвоночных и грибов, или сапротрофы на субстратах, содержащих хитин, целлюлозу или кератин. Особое положение занимают неокалимастигины — анаэробы из кишечного тракта травоядных животных.

Отдел включает один класс Chytridiomycetes. Применение в систематике грибов молекулярно-генетических методов способствовало пересмотру классификации хитридиомицетов. Эта группа грибов вместе с зигомицетами включена в группу Eumycota.

Зигомицеты

Отдел Zygomycota включает грибы, мицелий которых не разделен септами, исключение составляют представители некоторых порядков. Клеточные стенки мицелия содержат хитин и хитозан (деацетилированный хитин). Подвижные стадии отсутствуют. Бесполое размножение осуществляется спорангиоспорами, образующимися в спорангиях. Половой процесс — зигогамия — известен не у всех групп. В эту группу включают сапротрофные грибы и паразиты растений, животных, грибов; микоризообразо-

ватели (везикулярно-арбускулярные микоризы большинства травянистых растений — порядок Glomales класса Zygomycetes); эндо- и экзосимбионты членистоногих; «хищные» зоопаговые грибы.

В классе Zygomycetes выделяют от 3 до 8 порядков, около 500 видов. Классификация зигомицетов основана на следующих признаках: типе бесполых репродуктивных структур, характере ветвления воздушных гиф, комплексе признаков септ (их присутствие в мицелии, частота их образования, расположение, ультраструктура), присутствии и морфологии зигоспор, а также экологии. На несептированном мицелии зигомицетов развиваются спорангии — особые вместилища бесполых спор, которые высыпаются при вскрытии спорангия и прорастая дают начало мицелиям разного полового знака. При половом процессе сливаются кончики гиф разных мицелиев и из продукта слияния (зиготы) формируется толстостенная покоящаяся зигоспора, которая после периода покоя прорастает зародышевым спорангием (рис. 22).

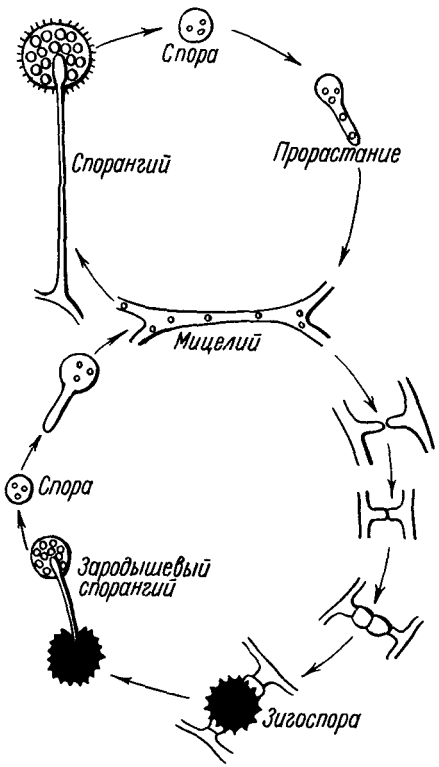


Рис. 22. Цикл развития зигомицетов

Центральный порядок класса Zygomycetes — Mucorales включает около 50 родов. Они представлены преимущественно сапротрофами, некоторые — паразитами на растениях и грибах, на животных и человеке. Мукоровые грибы участвуют в разложении органических веществ в почве (часто азотсодержащих), некоторые разлагают пектин. Для лесных почв с подзолообразовательным процессом характерен вид *Micromucor ramannianus* (*Mortierella ramanniana*), у которого спорангии образуются на разветвленных спорангиеносцах. Другие представители — члены родов *Mucor*, *Rhizopus*, *Zygorhynchus*, *Phycomyces* (рис. 23).

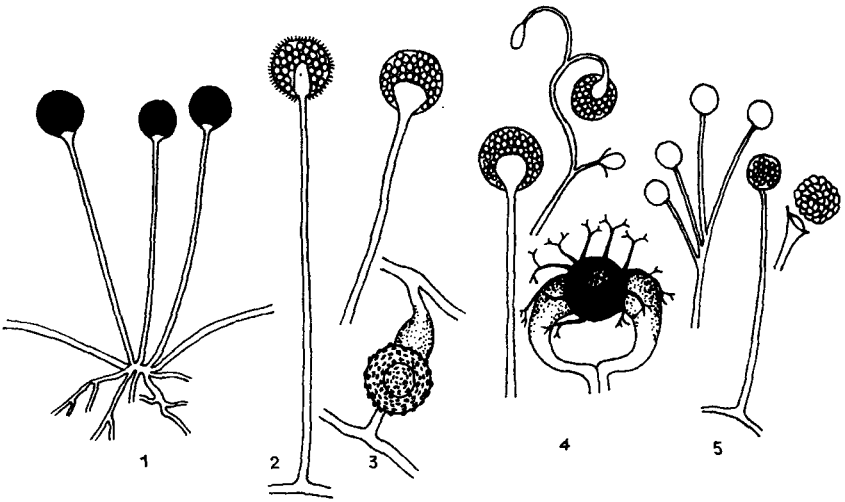


Рис. 23. Представители зигомицетов:
1 — Rhizopus; 2 — Mucor; 3 — Zygorhynchus; 4 — Phycomyces; 5 — Mortierella

Представители других порядков — это специализированные группы грибов. Эндогоновые (Endogonales) — сапротрофы в почве, на растительных остатках и на подземных частях растений. Некоторые виды образуют эндотрофную микоризу с корнями многих однолетних и многолетних растений главным образом трав и злаков, а также яблони. В цикле развития этих грибов есть стадия формирования спорокарпов — подземных плодовых тел величиной до 2–3 см. Споры их распространяются почвообитающими животными.

Энтомофторовые (Enthomophthorales) — паразиты членистоногих, в основном насекомых, вызывают массовую гибель тлей, комаров, саранчи. Широко известна осенняя болезнь мух, возбудитель которой гриб *Enthomophthora muscae*. Для энтомофторовых грибов в отличие от других представителей зигомицетов характерно образование мицелия с перегородками и отстреливающихся конидий. Встречаются паразиты растений; некоторые сапротрофные виды патогенны для животных и человека.

Зоопаговые (Zoopagales) — хищные грибы, развивающиеся за счет почвенной нано- и микрофауны. Их клейкий мицелий приклеивается к клетке амебы и образует гаустории, проникающие внутрь. Представители других хищных грибов образуют ловчие кольца, в которые попадают нематоды (рис. 24).

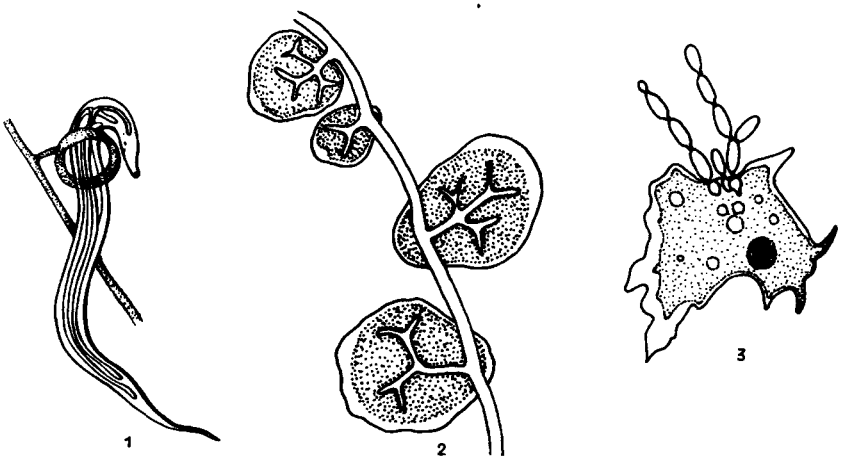


Рис. 24. Хищные грибы:

1 — нематода в ловчем кольце *Arthrobotrys dactyloides*; *2* — гаустории *Stylopage apsheronica* в клетках амеб; *3* — *Amoebophilus simplex*, внедряющийся в амебу

Аскомицеты и базидиомицеты

Аскомицеты и базидиомицеты — очень близкие группы грибов. Это давно признавалось микологами, выдвигавшими гипотезы происхождения базидиомицетов от тех или иных групп аскомицетов или их происхождения от общего предка. Современные исследования в области молекулярной филогении подтвердили близость этих групп грибов.

Можно отметить ряд важных таксономических признаков, объединяющих эти группы грибов: наличие в их циклах развития дикариотической фазы разной продолжительности; мицелий с септами разного строения, имеющими центральную пору; таллом преимущественно мицелиального строения, в отдельных группах — дрожжеподобный (или дрожжеподобная стадия в цикле развития); клеточная стенка хитин-гексанового типа с разной долей участия хитина; у дрожжей в клеточной стенке присутствуют маннаны; бесполое размножение конидиями; отсутствие подвижных стадий; тенденция к образованию плодовых тел.

Эти группы грибов различаются по характеру образования половых спор (эндогенному, в сумке, у аскомицетов или экзогенному, на базидиях, у базидиомицетов); продолжительности дикариофазы в цикле развития; строению септ в мицелии; ряду биохимических признаков.

Ascomycota — сумчатые грибы характеризуются эндогенным образованием половых спор (аскоспор); имеют неслоистую септу с простой центральной порой; непродолжительную дикариофазу. Это самая большая по числу видов группа грибов (до 75% всех известных видов). Она включает также дрожжи и грибы — симбионты лишайников.

Основная отличительная черта этих грибов — наличие сумки, или аска. Сумка представляет собой специализированную клетку, формирующуюся в результате полового процесса и являющуюся его конечным этапом, которому предшествует плазмогамия, кариогамия и мейоз. Сумка — репродуктивный орган, в ней формируются обычно 8 спор.

Для аскомицетов характерен септированный мицелий и полное отсутствие подвижных форм.

Споры прорастают в многоклеточный мицелий, на котором могут формироваться бесполые споры — конидии, играющие большую роль в цикле развития аскомицетов. Конидии образуются на выростах мицелия — конидиеносцах с разным строением.

Сумки могут развиваться прямо на мицелии или внутри специальных образований — плодовых тел, которые в зависимости от строения носят разные названия — клейстотеции (замкнутые), перитеции (с отверстиями на вершине), апотеции (блюдцевидные) (рис. 25).

Весенние грибы леса — сморчки и строчки имеют апотеции в форме сморщенной шляпки на ножке. На поверхности шляпки

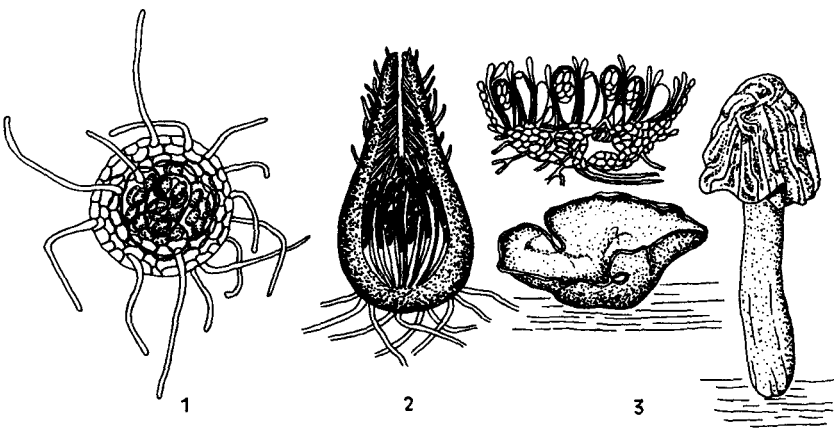


Рис. 25. Плодовые тела аскомицетов:

1 — клейстотеций мучнисто-росяного гриба рода *Erysiphe*; *2* — перитеций *Sordaria*; *3* — апотеции *Peziza* и сморчковой шапочки *Verpa bohemica*

открыто развивается слой сумок. На почве в местах бывших пожарищ, на навозе лесных зверей часто можно видеть блюдцевидные апотеции желтого, оранжевого, красного или коричневого цвета представителей рода *Peziza*. На навозе травоядных животных развиваются перитеции копрофильных грибов рода *Sordaria*.

Большинство видов аскомицетов — сапротрофы. В конидиальной стадии некоторые аскомицеты вызывают болезни культурных растений — мучнистую росу, паршу яблонь и груш. Среди них есть микоризообразователи и симбионты лишайников.

Basidiomycota — отдел наиболее высокоорганизованных грибов. Основная отличительная черта этих грибов — наличие специализированного органа — базидии, развивающегося в результате полового процесса и являющегося его конечным этапом. Базидия, как и сумка, — репродуктивный орган, на ней образуются споры, с помощью которых идет дальнейшее размножение особи. Базидия представляет собой либо одну большую нерасчлененную клетку, развивающуюся из конечной клетки гифы, либо образование, расчлененное перегородками. Характерной особенностью базидии является наличие наружных выростов — стеригм, на которых располагаются базидиоспоры. На каждой базидии обычно располагается по четыре базидиоспоры.

Типы базидий — важный таксономический критерий у базидиомицетов. Базидии образуются на мицелии, плодовых телах различного строения и из покоящихся спор. Прорастание базидиоспор — также один из ведущих признаков в таксономии группы. У большинства базидиомицетов базидиоспора прорастает ростовой трубкой, однако, у некоторых групп наблюдается образование вторичных спор или дрожжеподобное почкование спор.

Другая существенная характеристика базидиальных грибов — своеобразное строение септ мицелия. Строение септ в мицелии базидиомицетов разнообразно и существенно отличается от простых неслоистых септ аскомицетов.

У большинства базидиомицетов характерное строение мицелия: он имеет так называемые «пряжки», т.е. небольшие полукруглые клеточки, лежащие сбоку на гифе, против поперечной перегородки в ней. Одна часть каждой «пряжки» сообщается с основной нитью мицелия. Эти «пряжки» имеют специальное назначение. Они участвуют в синхронном делении дикарионов в гифе. Вырастающий из споры мицелий является монокариотическим. Он существует недолго. Две клетки одного и того же мицелия или разных мицелиев сливаются, а их ядра объединяются в пары — дикарионы. Такой мицелий с ядрами-дикарионами называется

дикариотическим. При делении ядра дикарионы располагаются рядом посередине клетки. Одно ядро при делении отходит в «пряжку». Затем под основанием выроста появляется поперечная перегородка, а также перегородка в основании «пряжки». Другая часть «пряжки» соприкасается с гифой, между ними образуется отверстие, ядро из «пряжки» переходит в клетку гифы и восстанавливает ее двуядерность. Дикариотический мицелий существует долго, пронизывая почву, древесину, ткани растения-хозяина. В подстилке образуются макроскопические ризоморфы — пучки гиф, окруженные «корой». У трутовиков, развивающихся на стволах деревьев, у шляпочных грибов мицелий многолетний.

Плодовые тела базидиомицетов могут иметь разнообразную форму. На мицелии они часто располагаются по кругу, образуя так называемые «ведьмины кольца». Конидиальное бесполое спороношение у базидиомицетов встречается редко. У большинства базидиомицетов базидии располагаются на поверхности или внутри плодовых тел. Образование базидий происходит из кончика гифы дикариофитного мицелия. Развитию базидии предшествует слияние пары ядер дикариона в одно диплоидное ядро.

Плодовые тела однолетние и многолетние, размеры их от микроскопических до крупных, диаметром до десятков сантиметров и весом более 1 кг, а иногда и свыше. Они бывают рыхлыми, мясистыми, кожистыми, деревянистыми; имеют форму корочек, рогов, копытообразных наростов, шаровидных образований или состоят из ножки и шляпки.

Своеобразную форму плодовых тел имеют рогатиковые грибы (род *Clavaria*): в виде разветвленных кустиков, часто ярких желто-оранжевых тонов. Это сапротрофы, часто встречающиеся в лесах средней полосы, растут на почве, на опавших веточках деревьев, на лесной подстилке. Домовой гриб (*Serpula lacrymans*) имеет вид бурой мясистой лепешки, сапротроф, способный при благоприятных условиях очень быстро разрушать деревянные постройки. Среди трутовых грибов есть сапротрофы, живущие за счет мертвой древесины, и паразиты деревьев. Мицелий трутовиков развивается внутри дерева, а на поверхности образуются деревянистые плодовые тела, на нижней стороне которых формируется спороносный слой — гименофор, представляющий собой систему трубочек, внутри которых развиваются базидии с базидиоспорами. Споры при созревании высыпаются, подхватываются ветром и разносятся в новые места обитания.

У базидиомицетов с мясистыми плодовыми телами, состоящими из шляпки и ножки, гименофор бывает пластинчатый, зуб-

чатый и трубчатый (рис. 26). Такой гименофор имеют хорошо известные съедобные и ядовитые грибы, распространенные в лесной зоне. Часть из них микоризообразователи, другие участвуют в разрушении растительного опада и древесины, третьи (например, *Armillaria mellea* — опенок осенний) — паразиты многих деревьев.



Рис. 26. Типы гименофоров на плодовых телах базидиомицетов:
1 — пластинчатый; *2* — трубчатый; *3* — зубчатый

Среди базидиомицетов есть интересная группа очень красивых грибов, получивших название грибов-цветков. Это гастеромицеты, имеющие замкнутые плодовые тела, внутри которых образуются базидии. Их плодовые тела имеют форму клубней, звезд, корзиночек; они ранообразно и ярко окрашены. Почти все гастеромицеты — почвенные сапротрофы, к ним относятся дождевики, земляные звездочки, гнездовки.

Плодовые тела многих базидиомицетов — шампиньонов (*Agaricus bisporus*), белых грибов (*Boletus edulis*), подосиновиков (*Leccinum aurantiacum*), подберезовиков (*L. scabrum*), сыроежек (*Russula*) и млечников (*Lactarius*) используются в пищу, шампиньоны и вешенка обыкновенная искусственно культивируются. Почти все эти грибы — микоризообразователи, участвующие в симбиотрофном питании растений. Часть из них — облигатные микосимбионты и в отсутствие растений не образуют плодовых тел.

Фитопатогены среди базидиомицетов — головневые и ржавчинные грибы, наносящие ущерб посевам зерновых культур. Плодовые тела ядовитых грибов, таких как бледная поганка (*Amanita phalloides*) или мухомор (*Amanita muscaria*) служат для получения лекарственных препаратов.

Аскомицеты и базидиомицеты включают около 1/3 всех известных грибов, принадлежащих к различным эколого-трофическим группам — сапротрофам на различных субстратах, паразитам растений, реже других групп организмов, симбиотрофам (микоризообразователи и редко симбионты лишайников).

Несовершенные грибы

Группа ***Deuteromycota*** (несовершенные, митотические грибы) разнообразна по характеру входящих в нее видов. Группа включает формы с хорошо развитым септированным многоклеточным мицелием, но не имеющие половых спороношений. Некоторые из них представляют собой стабильные анаморфы (несовершенная стадия развития) аскомицетов или редко базидиомицетов. Для других половой процесс совсем неизвестен и, возможно, полностью отсутствует, и они эволюционируют только в бесполой конидиальной стадии. Размножение происходит и вегетативным путем — таллоспорами, которые образуются из элементов мицелия, или почками-бластоспорами (рис. 27).

Положение этой группы в системе грибов всегда было сложным. Несовершенные грибы представляют собой конидиальную стадию аскомицетов, реже базидиомицетов. Подтверждением этому служит то, что в некоторых случаях обнаружены высшие спороношения этих грибов в природе, или их удается получить на искусственных питательных средах в культуре много лет спустя после того, как гриб был описан впервые.

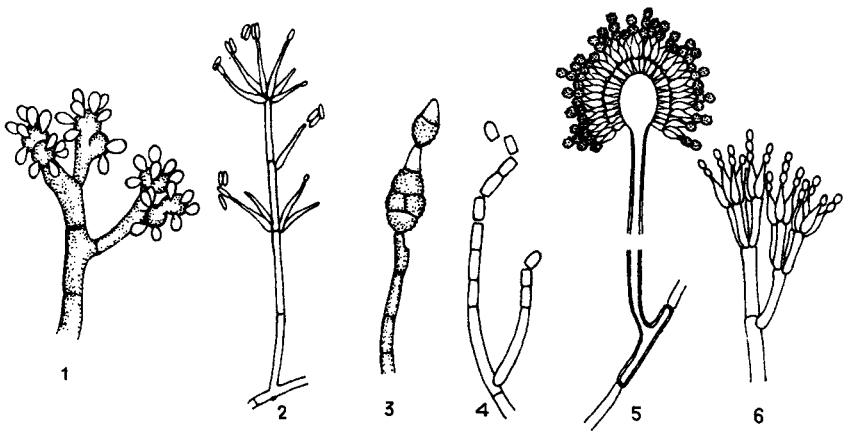


Рис. 27. Конидиальные спороношения несовершенных грибов:
1 — Botrytis; 2 — Verticillium; 3 — Alternaria; 4 — Geotrichum; 5 — Aspergillus; 6 — Penicillium

Среди несовершенных грибов наиболее известны гифомицетовые, насчитывающие до 10 тыс. видов. Их особенно много в почвах. Некоторые виды разлагают целлюлозу и другие полимерные соединения мертвых растительных тканей. Самые распространенные среди почвенных гифомицетов — грибы родов *Penicillium* и *Aspergillus* (см. рис. 27).

К гифомицетам относятся темноокрашенные грибы родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Ulocladium*, *Stemphylium*. Эти грибы синтезируют внутриклеточные черные пигменты меланины, которые после отмирания мицелия накапливаются в почве и входят в состав почвенного гумуса. Они более других соединений биомассы грибов устойчивы к микробному разложению. Особенно много таких грибов на разлагающихся растительных остатках, в верхних горизонтах почв высокогорных районов, где пигмент осуществляет защитную функцию, сохраняя организм от инсоляции.

Среди несовершенных грибов много эпифитных форм, например, темноцветный гриб *Aureobasidium pullulans*. Эти грибы имеют одноклеточную стадию, за что их часто называют «черными дрожжами». В дрожжевой стадии гриб развивается на живом растении, а на разлагающихся растительных субстратах образует мицелий и участвует в гидролизе целлюлозы и других полимеров, выступая в роли активного подстилочного сапротрофа.

Некоторые виды несовершенных грибов известны как паразиты растений, наносящие большой урон сельскому хозяйству. Многие из них обитают в почве и поражают корневые системы растений. Они вызывают увядание хлопчатника (*Verticillium daliae*), фузариоз, корневые гнили, гипертрофию корней, черные ножки, гнили корневых шеек. Грибы могут быть специфическими непосредственными агентами болезни или выступать в роли вторичных интервентов, которые сопутствуют основному возбудителю и усиливают болезнь за счет образования токсических веществ. Инфекционные зачатки некоторых фитопатогенных грибов длительно сохраняются в почве, которая может оказывать супрессивное (подавляющее) действие на грибы-фитопатогены в связи с развитием в ней микроорганизмов-антагонистов, например актиномицетов.

Дрожжи

Грибы, вегетативная стадия которых представлена одиночными почкующимися или делящимися клетками, называют дрожжами. Дрожжи не составляют единого таксона среди грибов и

встречаются как среди аскомицетов, так и среди базидиомицетов и несовершенных.

Клетки дрожжей имеют разную форму: округлую и овальную, стреловидную и лимоновидную, цилиндрическую и палочковидную, треугольную и серповидную (рис. 28). Иногда они образуют структуры, имитирующие мицелий. Он отличается от истинного мицелия тем, что возникает в результате почкования, а не апикального роста гиф и поэтому называется ложным, или псевдомицелием.

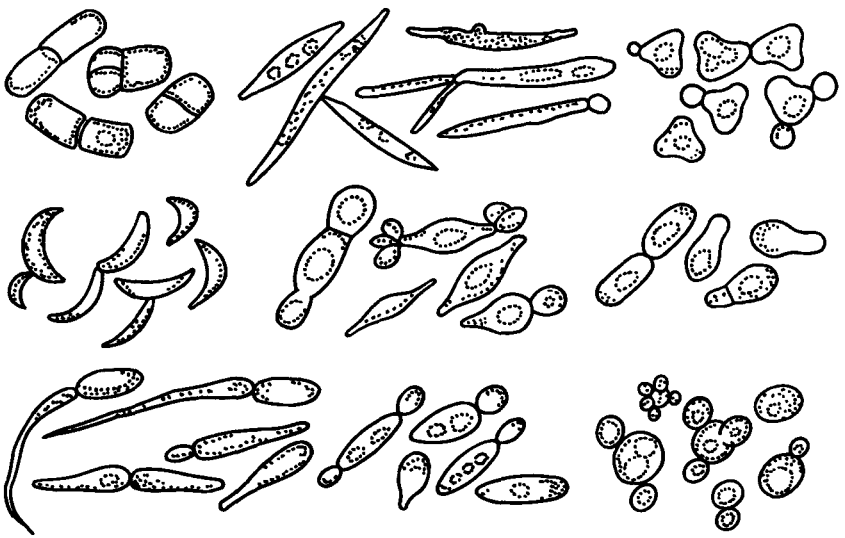


Рис. 28. Форма дрожжевых клеток; разные типы вегетативного размножения: почкование и деление

У дрожжей, которые относятся к аско- или базидиомицетам, есть половой процесс, приводящий соответственно к образованию сумок или базидий. В них развиваются гаплоидные споры, при почковании которых восстанавливается вегетативная стадия.

Известно около 1000 видов дрожжей, среди которых большинство — аскоспоровые или их несовершенные стадии (анаморфы). К аскомицетам относятся все так называемые «культурные» дрожжи, способные к спиртовому брожению и издавна используемые человеком для производства хлеба, пива, вина и некоторых других пищевых продуктов. Среди культурных дрожжей наиболее известны *Saccharomyces cerevisiae* (пивные, винные и пекарские дрожжи), *Schizosaccharomyces pombe* — афри-

канские делящиеся дрожжи, активно сбраживающие сахара при температуре выше 30 °С.

В природе дрожжи в основном находятся в ассоциации с растениями. Они обильно развиваются на листовых пластинках, в нектаре цветков, в экссудатах деревьев, в раневых повреждениях кактусов, на поверхности ягод, плодов и фруктов. Вместе с этими субстратами они попадают в подстилку и почву. Их заносят в почву и насекомые, которые служат главными агентами распространения дрожжей в природных экосистемах. По сравнению с другими грибами дрожжей в почве относительно немного.

Из типичных обитателей почв (педобионтов) наиболее хорошо изучены дрожжи рода *Lipomyces*, почти все виды которого живут только в почвах и не встречаются в других местообитаниях. Эти дрожжи характеризуются многими особенностями, свидетельствующими о приспособленности липомицетов к жизни в почвенной среде. Они не способны к брожению и используют углеродные субстраты только путем прямого окисления. При этом большая часть потребляемого углерода переводится в запасные внутриклеточные липиды и в капсульные полисахариды (рис. 29). Липомицеты могут нормально существовать в средах с количествами азота в виде следов, где соотношение C: N достигает 1000 и более. Они выделяют в среду гидролитические ферменты, особенно амилазы, расщепляющие различные связи в крахмале; могут разлагать другие сложные соединения гетероциклического строения, например азотсодержащее вещество паракват, используемое в качестве пестицида.

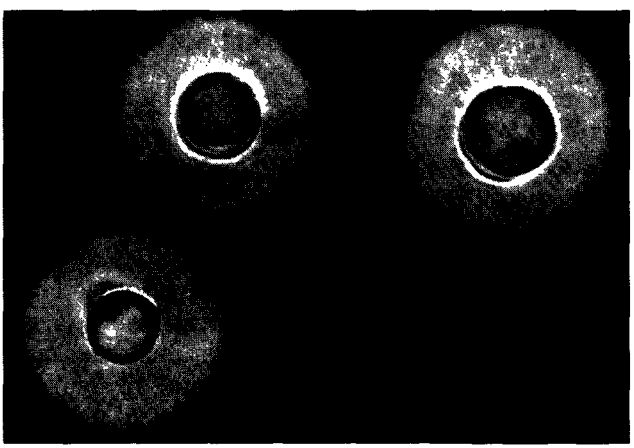


Рис. 29. Клетки липомицетов с капсулами и жировыми включениями

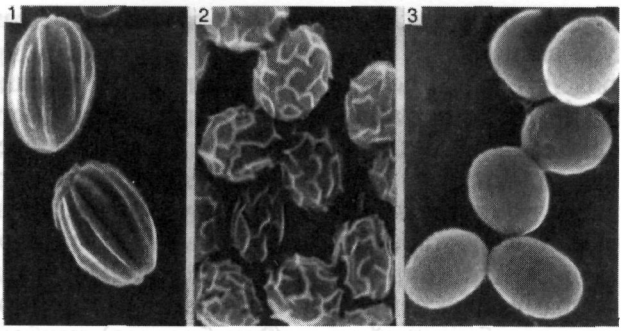


Рис. 30. Споры разных видов липомицетов:
1 — Lipomyces tetrasporus; 2 — L. starkeyi; 3 — L. lipofer

Разные виды липомицетов различаются по структуре их аскоспор (рис. 30). Роль этих дрожжей в почве многогранна. Они участвуют в трансформации органических веществ, их внеклеточные полисахариды оказывают влияние на структурные свойства почвы, увеличивая водопрочность агрегатов, а также, возможно, они включаются в молекулы гумусовых веществ. Кислые гетерополисахариды дрожжей выступают как комплексообразователи при извлечении элементов из минералов. Они могут использоваться бактериями в качестве углеродного субстрата. При этом создаются бактериально-дрожжевые азотфиксирующие ассоциации с более высоким уровнем активности, чем чистые культуры бактерий.

Грибоподобные организмы миксомицеты

Миксомицеты — сравнительно небольшая и своеобразная группа организмов, объединяемых общими признаками строения: наличием вегетативной амебоидной стадии, вегетативное тело представлено голой плазменной массой, плазмодием. Спороносные структуры — спорокарпы, сходные со спороносными структурами грибов и служащие основанием для сближения миксомицетов с грибами. В клеточных стенках спор и спорокарпов присутствует целлюлоза. У многих в цикле развития присутствуют подвижные стадии — миксофлагелляты с двумя гладкими апикальными жгутиками. Кристы митохондрий трубчатые или дисковидные.

Для миксомицетов традиционно используют «грибные» названия таксонов.

Плазмодий миксомицетов бывает разной величины, диаметром от микроскопических размеров до нескольких сантиметров, а гигантские формы достигают 25 см. Плазмодий содержит множество ядер и обладает отрицательным фототаксисом и положительным гидротаксисом. Плазмодий переползает в темные влажные места (под кору деревьев, в трещины пней), где питается, как амеба, бактериями и растет. В определенный момент развития таксисы меняются на противоположные, и тогда плазмодий выползает на сухие освещенные места, где его можно увидеть в виде слизистой массы желтого, белого, оранжевого или красного цвета. Здесь в течение нескольких часов происходит преобразование слизистой массы в спорангии разнообразной формы: в виде шариков на ножках, крошечных перышек и горошинок (рис. 31). Размножаются миксомицеты спорами, которые в большом числе образуются внутри спорангиев. Споры прорастают либо подвижными зооспорами с двумя жгутиками (в жидкой среде), либо миксамебами (на влажной твердой среде). Те и другие активно

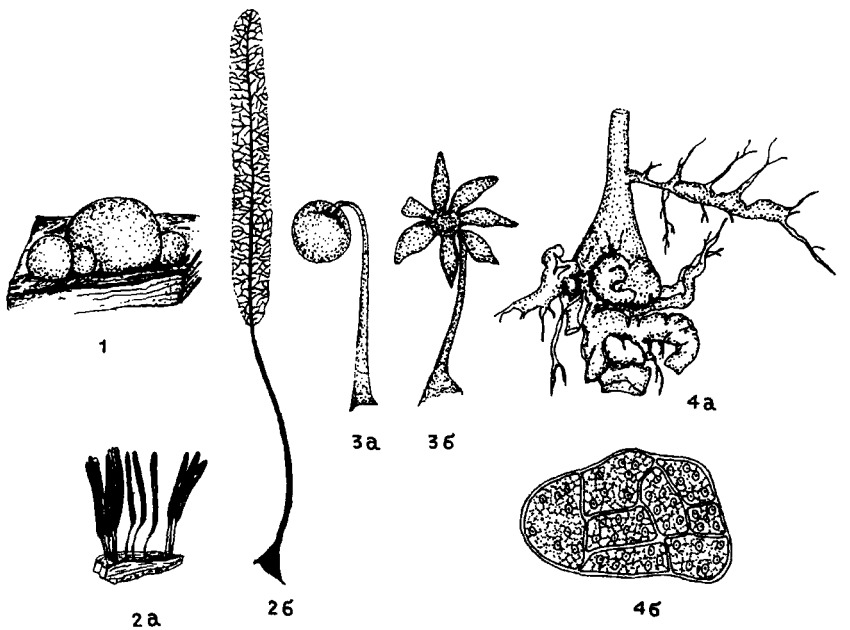
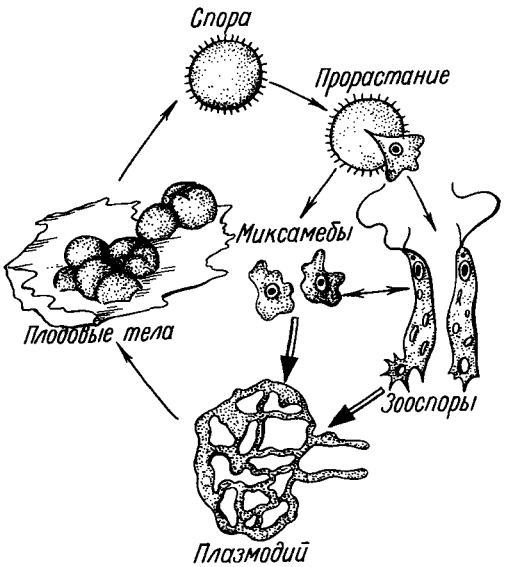


Рис. 31. Спорангии миксомицетов:

1 — Lycogala; *2 — Stemonitis* (*а* — молодой закрытый; *б* — зрелый); *3 — Physarum* (*а* — молодой закрытый; *б* — зрелый открытый); *4 — Plasmodiophora brassicae* (*а* — пораженные килой корни капусты; *б* — спорангии паразита в клетке хозяина)



передвигаются и делятся, затем сливаются, образуя новый плазмодий (рис. 32). Среди миксомицетов есть сапротрофы и внутриклеточные паразиты растений, вызывающие такие заболевания, как кила капусты, парша картофеля.

Рис. 32. Цикл развития миксомицетов

ЛИШАЙНИКИ

Лишайники (Lichenes) представляют собой особую группу симбиотических организмов, тело которых состоит из двух компонентов — грибного (микобионта) и водорослевого (фикобионта). В роли фикобионта могут выступать и цианобактерии.

Долгое время природа лишайников оставалась загадочной, и даже после открытия двойственного характера этих существ немецким ботаником Симоном Швенденером в 1867 г. они продолжали оставаться, по определению К.А. Тимирязева, растениями-сфинксами. Природа взаимоотношений двух симбионтов в лишайниковом тандеме до сих пор трактуется неоднозначно. Ее определяют как истинный паразитизм гриба на водоросли, либо как сбалансированный паразитизм, либо как мутуализм — облигатное взаимовыгодное сожительство двух организмов. Вместе с тем лишайники представляют собой биологически целостные организмы со своим эволюционным путем развития и характерными только для них чертами строения и обмена веществ.

Лишайники образуют особые морфологические типы, жизненные формы, не встречающиеся у грибов и водорослей, слагающих лишайниковое слоевище, или таллом. Для лишайников ха-

рактерен особый тип обмена веществ. Физиология гриба и водоросли в талломе лишайника отличается от физиологии свободноживущих грибов и водорослей.

Многие лишайниковые грибы и водоросли не живут в свободном состоянии. Например, зеленая водоросль *Trebouxia*, входящая в состав почти половины известных видов лишайников, обнаруживается только в симбиозе с грибами. Микобионты лишайников — грибы — принадлежат к классам аскомицетов и (реже) базидиомицетов; фикобионты — зеленые, желтозеленые водоросли, у некоторых лишайников — цианобактерии. Весьма специфична биохимия лишайников, образование в них вторичных продуктов обмена — лишайниковых веществ, не встречающихся у грибов и водорослей.

По анатомическому строению различают лишайники с гомеомерным и гетеромерным талломом. У первых таллом на срезе имеет симметричное строение: между верхней и нижней «корой», образованной грибными гифами, расположен рыхлый слой мицелиальных тяжей, среди которых равномерно распределены клетки водоросли. У вторых верхний и нижний слои различаются по плотности и толщине, а водорослевые клетки сосредоточены под наружным «корковым» слоем (рис. 33).

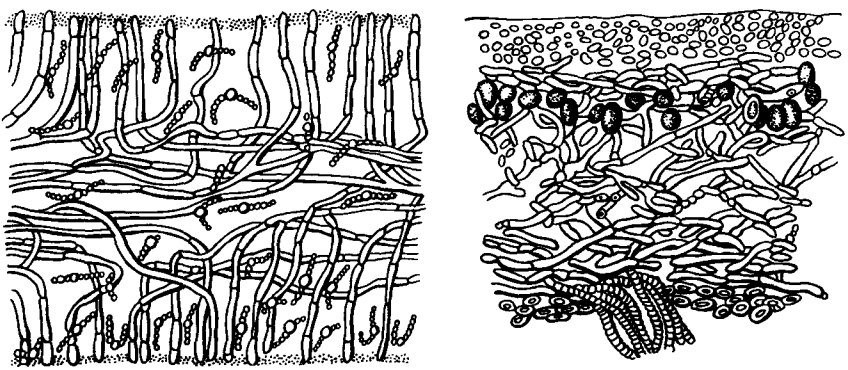


Рис. 33. Гомеомерный (*слева*) и гетеромерный (*справа*) типы талломов у лишайников

По морфологии лишайники делят на корковые (или накипные), листоватые и кустистые (рис. 34). Существуют еще мелколистоватые кочующие лишайники, которые не прикрепляются к субстрату, а имеют форму клубней или комочков и передвигаются ветром по поверхности почвы.

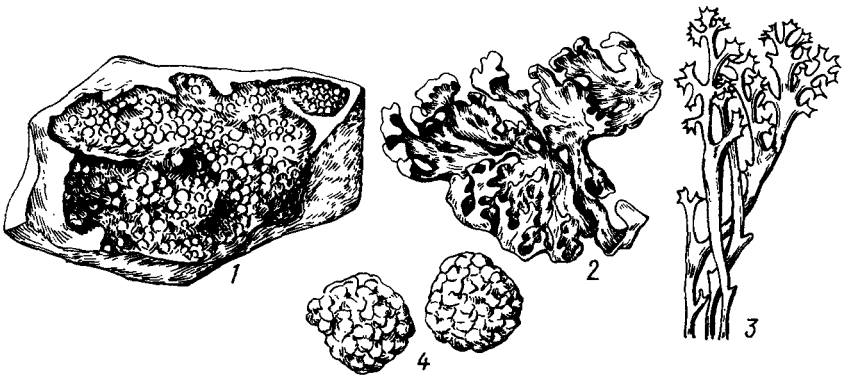


Рис. 34. Талломы лишайников:
1 — накипной; *2* — листоватый; *3* — кустистый; *4* — кочующий

Размножаются лишайники путем отделения кусочков слоевища с последующей его регенерацией. На поверхности таллома верхний корковый слой разрывается там, где образуются скопления комочков из гиф гриба, оплетающих клетки водорослей. Это сорали с соредиями, в отличие от них изидии — это закрытые выросты таллома, несущие внутри несколько клеток водорослей (рис. 35). Лишайники могут также размножаться за счет образования грибом сумок. Грибные компоненты в лишайниках могут образовывать и споры-конидии, которые прорастают мицелием, и при захватывании клеток водоросли образуется новый таллом.

Лишайники растут очень медленно, прирост их составляет от 0,2–0,3 до 100 мм/год. Средний возраст лишайников колеблется от 30 до 80 лет, редко до 3000 лет. Обычно они прикрепляются к неподвижному субстрату — скалам, камням, деревьям или разра-

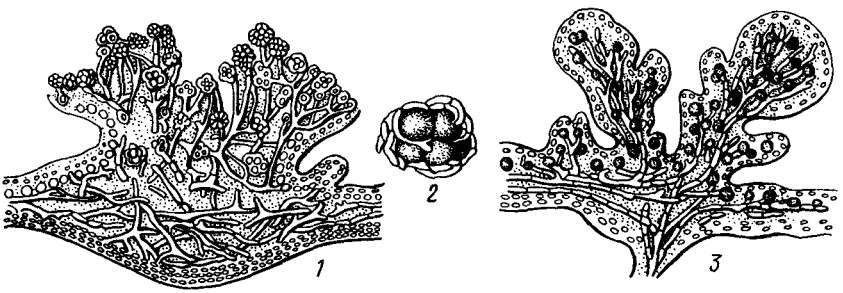


Рис. 35. Размножение лишайников:
1 — сораль; *2* — соредия; *3* — изидии

стаются непосредственно на поверхности почвы, образуя корочки, комочки, кустики. Лишайники устойчивы к инсоляции и высушиванию, они способны поглощать воду из атмосферы при низкой относительной влажности воздуха. В лаборатории лишайники можно поддерживать при условии попеременного высушивания и последующего увлажнения. В Антарктиде преобладают черные лишайники. В 500 км от Южного полюса в Антарктиде обнаружен лишайник *Alectoria*.

В лишайниковом талломе грибные гифы контактируют с клетками водорослей. Гриб образует разного рода присоски (гаустории, апрессории, импрессории), с помощью которых может проникать в мертвые, реже в живые клетки водоросли. Водорослевые и грибные клеточные стенки сильно редуцированы по толщине в зоне контакта. Между симбионтами обычно имеется особый слой — матрикс, через который происходит обмен метаболитами.

Водоросль обеспечивает гриб синтезируемым органическим веществом. Фотосинтетический углерод освобождается в виде простых углеводов. Цианобактерии выделяют глюкозу, зеленые водоросли — многоатомные спирты — полиолы (рибит, эритрит, сорбит). В грибах водорослевые углеводы превращаются в грибные полиолы — маннит, арабит. Количество выделяемых водорослью углеводов составляет около 80% всех фиксированных в процессе фотосинтеза. Массовое освобождение углеводов из водоросли прекращается при изолировании водоросли из лишайника. В лишайниках с цианобактерями, наряду с передачей углеводов, происходит передача фиксированного азота от синезеленой водоросли к грибу.

Лишайники образуют сложные органические кислоты, главным образом полифенольного ряда, обладающие антибиотическими свойствами: усниновую, леканоровую и др. Благодаря выделяемым органическим кислотам, обладающим хелатирующими свойствами, лишайники могут воздействовать на горные породы. Разрушая горные породы, лишайники принимают участие в первичном почвообразовании и прокладывают путь высшим растениям.

Из лишайников выделяют красители и лакмус, фиксаторы для изготовления духов.

Кустистые лишайники в тундре служат главной пищей для северных оленей. Олений мох, или ягель, включает три вида кустистых лишайников рода *Cladina*. Легенда о «манне небесной», несомненно, была связана с пустынными кочующими лишайниками, обладающими съедобными качествами.

Для почвенной биологии представляют интерес две экологические группы лишайников: напочвенные (эпигейные) и наскальные (эпилитные). Эпигейные лишайники не выдерживают конкуренции со стороны быстрорастущих высших растений и поэтому редко встречаются в плодородных почвах. Они обычны на песках, в тундрах, полупустынях, на торфяниках. На открытых местах встречается пельтигера собачья (*Peltigera canina*), исландский мох (*Cetraria islandica*), различные виды кладин. Кочующие лишайники распространены в сухих степях, полупустынях и горных районах. Это аспицилия съедобная, или лишайниковая манна (*Aspicilia esculenta*), пармелия блуждающая (*Parmelia vagans*), корникулярия степная (*Cornicularia steppae*). В лесу лишайники особенно обильно развиваются в сухих сосняках, образуя сплошной покров.

Эпилитные лишайники, живущие на камнях и скалах, представлены в основном видами накипных форм. Среди них различаются кальциефильные виды родов *Verrucaria*, *Gasparrinia*, живущие на известковых породах, и кальциефобные, живущие на кремнеземных породах (*Lecidea*, *Lecanora*, *Rhizocarpon*). Некоторые виды обладают выраженной избирательностью и поселяются либо на кислых кремнеземных породах (порфире), либо на основных (базальте, диабазе).

Наиболее важна пионерная роль лишайников в заселении голых субстратов. Разрушая их, лишайники участвуют в первичном почвообразовательном процессе, прокладывая путь высшим растениям.

Актинолишайники — симбиотические организмы, состоящие из актиномицета и водоросли. Возможно ли существование лишайника, где мицелиальный гетеротрофный компонент представлен прокариотным организмом — актиномицетом? Ответ на этот вопрос дают исследования последних лет, проведенные с водорослевыми разрастаниями, покрывающими выходы материнских карбонатных пород. В этих разрастаниях оказались широко распространенными мицелиальные бактерии — актиномицеты. Гифы актиномицетов оплетают клетки водорослей в водорослевых ценозах на выходах карбонатных пород наподобие того, как гифы грибов оплетают клетки водорослей в лишайнике (рис. 36). Исследование актиномицетов, выделенных из водорослевых ценозов, собранных на карбонатных породах в горах Тянь-Шаня, Памира, на высоких гористых берегах Днестра, в известковых карьерах Подмосковья, показало, что большинство культур способны к формированию лишайникоподобного таллома (актинолишайника) при совместном культивировании с зелеными одноклеточными водорослями.

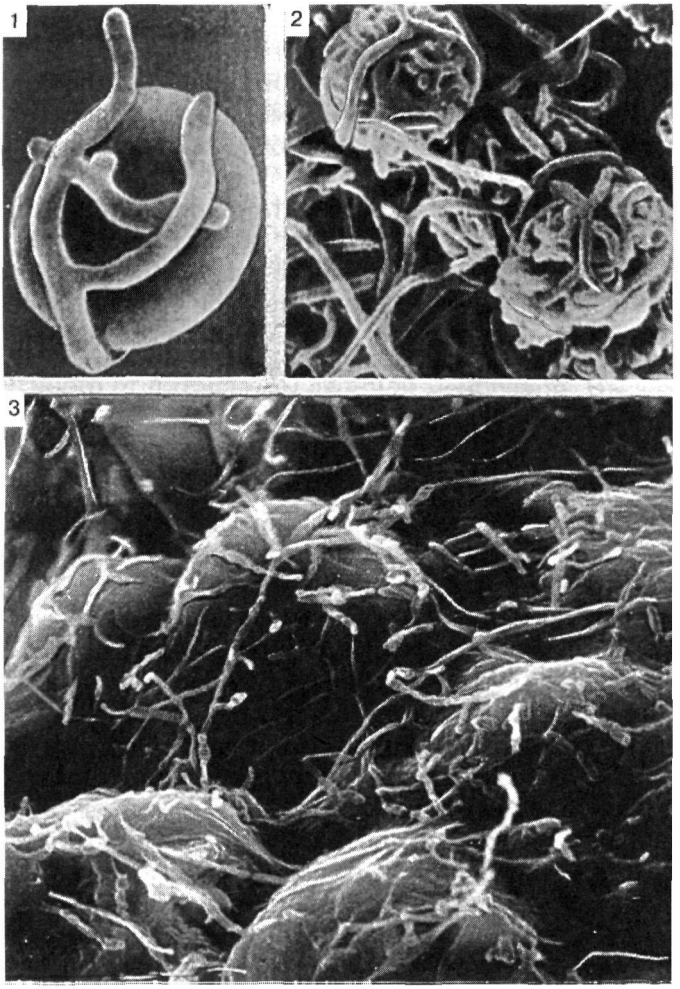


Рис. 36. Гифы грибов, оплетающие клетки водорослей при образовании лишайника (*1*, *2*); гифы актиномицетов, оплетающие клетки водорослей, в актинолишайнике (*3*)

Таллом актинолишайника имеет слоистую структуру: слой актиномицетных гиф, слой переплетения актиномицетных гиф и клеток водоросли, слой клеток водоросли.

Между хлореллой и актиномицетом в талломе существуют метаболитические взаимодействия, о чем свидетельствует изменение оптимальных режимов процесса фотосинтеза у хлореллы —

симбионта актинолишайника; проявление талломом актинолишайника антимикробных свойств в отношении культур бактерий, на которые не действуют актиномицеты — компоненты таллома. Контакт между гифами стрептомицета и клетками водоросли в актинолишайнике обеспечивает выживание их в условиях низкой влажности.

Присутствие актиномицета в актинолишайнике регулирует численность водоросли, стимулирует образование хлорофилла и стабилизирует состав бактериального звена системы.

Все вышеперечисленное заставляет признать экологическую значимость актинолишайника — симбиотической ассоциации, в которой фикобионт представлен зеленой водорослью, а мицелиальный компонент — актиномицетом.

ПРОКАРИОТЫ

Термин Prokaryotae (доядерные) объединяет микроорганизмы с примитивной организацией ядерных структур. Это название было предложено канадским ученым Мюрреем в 1968 г.

Во второй половине XX в. стало очевидным, что все живые организмы, имеющие клеточное строение, могут быть отнесены к одной из двух групп — прокариотам или эукариотам. Клетки прокариот устроены проще — они лишены окруженного оболочкой ядра. В течение некоторого времени считали, что термины «прокариоты» и «бактерии» — синонимы и что бактерии представляют собой самостоятельную и единую ветвь эволюции живых организмов. Однако постепенно накапливались данные о том, что различия между некоторыми бактериями могут быть существенными и свидетельствуют об отсутствии у них близкого эволюционного родства. Особенно большое значение придается данным о строении рибосомальных и транспортных рибонуклеиновых кислот (РНК). В настоящее время на основе результатов сравнения последовательностей оснований в молекулах рибосомальных РНК судят о родственных связях организмов. Такого рода данные, а также другие особенности прокариот показали, что на самом деле прокариоты должны быть разделены по крайней мере на две группы, имеющие различное происхождение и пути эволюции. Кроме того, эукариотические клетки не только более сложно организованы, но и обладают элементами, которые они не могли получить от предков современных прокариот. Это, прежде всего, цитоплазматические рибосомы, отличные от рибосом прокариот. Принципиальное сходство генетического кода, органи-

зации макромолекул и биохимического аппарата синтеза белка свидетельствует о единстве происхождения всех живых организмов. Предполагают, что существовал некий общий предок — «прогенот», но что он собой представлял — неизвестно. Этот прогенот мог дать начало трем самостоятельным ветвям эволюционного древа. С точки зрения иерархической систематики эти ветви предложено рассматривать в качестве доменов, имеющих ранг выше традиционных царств. Эти домены (империи) — Eubacteria, Archaebacteria, Eukaryota (эубактерии, архебактерии и эукариоты). Общие и дифференцирующие признаки архебактерий, эубактерий и эукариот даны в табл. 1.

Главная особенность прокариотной клетки — отсутствие ядра, ограниченного от цитоплазмы двойной мембраной. Наследственный материал сосредоточен в бактериальной хромосоме, обычно представленной в виде кольцевой молекулы двухцепочечной ДНК. У некоторых спирохет обнаружены хромосомы линейного типа, а у актиномицетов — «псевдокольцевые». Нитевидная молекула ДНК выполняет функцию ядра и располагается в центральной зоне клетки, называемой «нуклеоидом». В электронном микроскопе на срезе бактериальной клетки эта зона выглядит более светлой, чем остальная цитоплазма.

Клетка прокариот обладает рядом принципиальных особенностей, касающихся как ее ультраструктурной, так и химической организации. Прежде всего, в клетке бактерий отсутствует мембранная сеть — эндоплазматический ретикулум. В клетках прокариот цитоплазматическая мембрана, лежащая под клеточной стенкой и отгораживающая снаружи протопласт, является единственной мембраной в клетке (рис. 37).

Цитоплазматическая мембрана, окружающая каждую клетку, определяет ее величину и обеспечивает сохранение существенных различий между клеточным содержимым и окружающей средой. Но мембрана — это не просто механическая перегородка. Она служит также высокоизбирательным фильтром, который поддерживает разницу концентраций ионов по обе стороны мембраны и позволяет питательным веществам проникать внутрь клетки, а продуктам выделения выходить наружу. Цитоплазматическая мембрана представляет собой ансамбль липидных и белковых молекул, удерживаемых с помощью нековалентных взаимодействий. В электронном микроскопе мембраны имеют вид листков толщиной около 7 нм с выраженной трехслойной структурой. Двойной слой липидных молекул определяет структурные особенности мембраны, белки же ответственны за большинство мембранных функций.

Таблица 1

Основные признаки архебактерий, эубактерий и эукариот

Признаки	Архебактерии	Эубактерии	Эукариоты
Типичные организмы	метаногены, экстремальные термофилы, галофилы	основные группы бактерий	протисты, грибы, растения, животные
Типичные размеры, мкм	0,5–4	0,5–4	более 5
Геном	кольцевая хромосома	кольцевая хромосома	ядро со многими сложными хромосомами
Мембранные структуры: эндоплазматический ретикулум комплекс Гольджи лизосомы	 нет нет нет	 нет нет нет	 есть есть есть
Митохондрии	нет	нет	есть
Хлоропласты	нет (иногда тилакоиды)	нет	нет (у грибов и животных), есть (у растений и водорослей)
Клеточные стенки	протсин, псевдомуреин	муреин, липолисахарид	различные
Рибосомы	70S*	70S	80S (в цитоплазме)+70S рибосомы органелл, как у бактерий
РНК-полимераза	сложная	простая	сложная
Жгутики	простые	простые, состоят из одной или нескольких фибрилл	сложной структуры (2×9)+2
Фиксация азота	есть	есть	нет
Анаэробное дыхание	есть	есть	нет
Хемосинтез	есть	есть	нет

S* — единица осаждения Сведберга, характеризующая размеры рибосомы.

В цитоплазматической мембране прокариот существуют множественные впячивания — инвагинации, которые выполняют разные функции. Они могут содержать ферменты и иметь вид пузырьков или являются мезосомами и участвуют в делении клетки. Цитоплазматическая мембрана прокариот является местом локализации ферментов энергетического метаболизма и, следо-

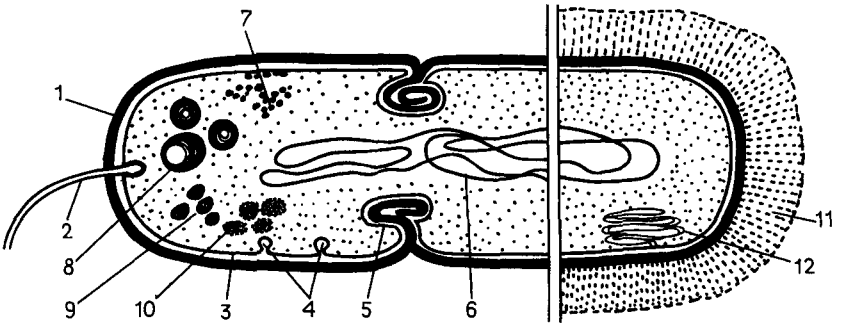


Рис. 37. Схема строения клетки бактерий:

1 — клеточная стенка; *2* — жгутик; *3* — цитоплазматическая мембрана (цм); *4* — инвагинации цм; *5* — мезосома; *6* — зона нуклеоида с бактериальной хромосомой; *7* — рибосомы; *8* — липидные гранулы; *9* — гранулеза; *10* — волютин; *11* — капсула; *12* — тилакоиды

вательно, выполняет функцию митохондрий, отсутствующих в клетках прокариот. Поэтому у бактерий с высоким уровнем дыхательного метаболизма цитоплазматическая мембрана особенно развита, т.е. она имеет много впячиваний, что увеличивает ее поверхность. Цитоплазматическая мембрана участвует также в делении нуклеоида. Кольцевая ДНК закрепляется на мембране и после репликации (удвоения) расходится по двум новым клеткам благодаря росту мембраны. Из цитоплазматической мембраны формируются покровы эндоспор. Она представляет собой также главный барьер для проникновения веществ внутрь клетки. Цитоплазматическая мембрана не пропускает крупные молекулы, она не способна к пиноцитозу и экзоцитозу.

Структуры, расположенные снаружи от цитоплазматической мембраны, — клеточная стенка, капсула, слизистый чехол, жгутики, фимбрии, пили, ворсинки — являются поверхностными структурами.

Клеточная стенка — важный и обязательный структурный элемент большинства прокариотных клеток (истинных бактерий, не считая архебактерий и микоплазм), располагающийся под капсулой или слизистым чехлом или в случае отсутствия последнего — контактирующая с окружающей средой. Клеточная стенка служит механическим барьером между протопластом и внешней средой и придает клетке определенную присущую ей форму.

По строению и химическому составу клеточная стенка прокариот резко отличается от таковой эукариотичных организмов. Клеточная стенка прокариот состоит из нескольких слоев, из них основной — каркасный — слой, ответственный за прочность,

формируется из особого вещества — пептидогликана ***муреина***, который синтезируется только прокариотной клеткой и не встречается у других организмов. В группе истинных прокариот различают два главных типа строения клеточных стенок. Эти два типа соответствуют грамположительным и грамотрицательным бактериям. Названия этих групп происходят от способности или неспособности разных бактерий окрашиваться по Граму. Датским врачом К. Грамом, занимавшимся окрашиванием тканей, в 1884 г. был предложен метод окраски, который позднее использован для бактерий. Если фиксированные клетки эубактерий обработать сначала раствором кристаллического фиолетового, а затем йодом, то образуется окрашенный комплекс. При последующей обработке спиртом в зависимости от строения клеточной стенки судьба комплекса различна: у так называемых грамположительных видов этот комплекс удерживается клеткой и последние остаются окрашенными, у грамотрицательных видов окрашенный комплекс вымывается из клетки, и они обесцвечиваются. Выяснено, что окрашенный комплекс образуется на протопласте, но его удерживание клеткой или вымывание из нее при последующей обработке спиртом определяются особенностями строения клеточной стенки. Метод окраски по Граму нашел широкое применение в микробиологической практике для дифференциации бактерий.

Клеточные стенки грамположительных и грамотрицательных эубактерий резко различаются как по химическому составу, так и по ультраструктуре.

Основную массу клеточной стенки грамположительных бактерий составляет специфический гетерополимер — пептидогликан муреин. Полисахаридный остов молекулы построен из чередующихся остатков N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты, соединенных между собой с помощью гликозидных связей. Кроме пептидогликана в состав клеточных стенок грамположительных эубактерий входят тейхоевые кислоты и полисахариды. Тейхоевые кислоты представляют собой полимеры, построенные на основе многоатомных спиртов (рибита и глицерина), соединенных между собой фосфодиэфирными связями.

У грамотрицательных эубактерий строение клеточной стенки намного сложнее, чем у грамположительных. В ее состав входит гораздо большее число макромолекул разного химического типа. Пептидогликан образует только внутренний слой клеточной стенки, неплотно прилегая к цитоплазматической мембране. Снаружи от пептидогликана располагается дополнительный слой клеточ-

ной стенки — наружная мембрана, которая состоит из фосфолипидов (типичных для элементарных мембран), белков, липопротеина и липополисахарида.

Эмпирически найденные различия между двумя группами бактерий в отношении окраски по Граму оказались коррелятивно связанными со многими другими важными признаками. Например, грамположительные бактерии размножаются бинарным делением за счет формирования поперечной перегородки в клетке, грамотрицательные — путем образования перетяжки. Первые чувствительны к пенициллину, вторые — нет. Грамотрицательные бактерии не образуют эндоспор, а некоторые грамположительные их образуют.

Прокариоты, не имеющие клеточной стенки, называются микоплазмами. Это сапротрофы и внутриклеточные паразиты растений, животных и человека.

Клеточная стенка прокариот выполняет разнообразные функции: механически защищает клетку от воздействий окружающей среды, обеспечивает поддержание ее внешней формы, дает возможность клетке существовать в гипотонических растворах. В первую очередь это «заслуга» пептидогликана. С клеточной стенкой связана проницаемость и транспорт веществ в клетку.

Под цитоплазматической мембраной у бактерий находится цитоплазма. Это коллоидная система, состоящая из воды, белков, жиров, углеводов, минеральных соединений и других веществ, соотношение которых варьирует в зависимости от вида бактерий и их возраста. Цитоплазма прокариотной клетки не подвержена циклическому движению, как у растений, или сократительным явлениям, как у амеб. Бактериальные клетки осуществляют движение за счет других механизмов: либо при помощи просто устроенных жгутиков, отличающихся от сложных жгутиков эукариот, они активно плавают в жидкой среде либо скользят, выделяя слизь и перемещаясь по поверхности плотного субстрата.

Бактериальные жгутики располагаются по полюсам или по разным сторонам клетки (рис. 38). В зависимости от числа и расположения жгутиков различают монотрихи (один полярный жгутик), амфитрихи (жгутики на двух полюсах), лофотрихи (пучок жгутиков) и перитрихи (жгутики по всей поверхности клетки).

Подвижные клетки бактерий активно перемещаются в направлении, определяемом теми или иными факторами. Такие направленные перемещения бактерий называются «таксисами». Различают хемотаксис, фототаксис, магнитотаксис, термотаксис, вискозитаксис (реагирование на изменение вязкости раствора).

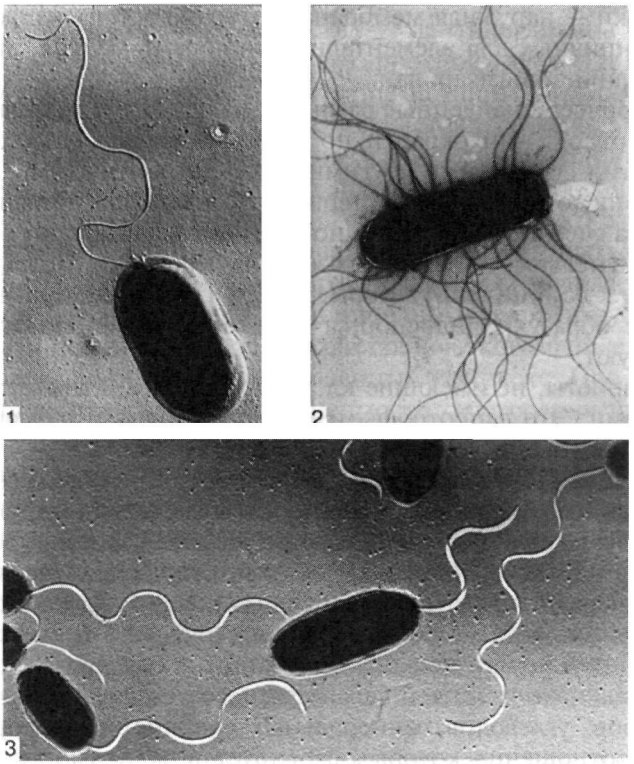


Рис. 38. Жгутики бактерий:

1, 3 — монотрихиальный тип; *2* — перитрихиальный

Покоящиеся клетки бактерий представлены у грамположительных бактерий эндоспорами, у грамотрицательных — цистами. Споры бактерий обладают уникальной устойчивостью к неблагоприятным воздействиям. Особенно поразительна устойчивость бактериальных спор к нагреванию: некоторые споры переносят кипячение в течение 1 ч и более и при этом не теряют жизнеспособности. Очень стойки споры и к высушиванию. Устойчивость спор связана с наличием у них особого слоя в клеточной стенке — кортекса.

Клетки бактерий при спорообразовании иногда приобретают необычную для них форму веретена, лимона или барабанной палочки (рис. 39, *1*, *2*, *3*). Эндоспора, как правило, одна на клетку, но встречаются бактерии с числом спор более четырех (рис. 39, *4*, *5*). У некоторых анаэробных бактерий на спорах формируются

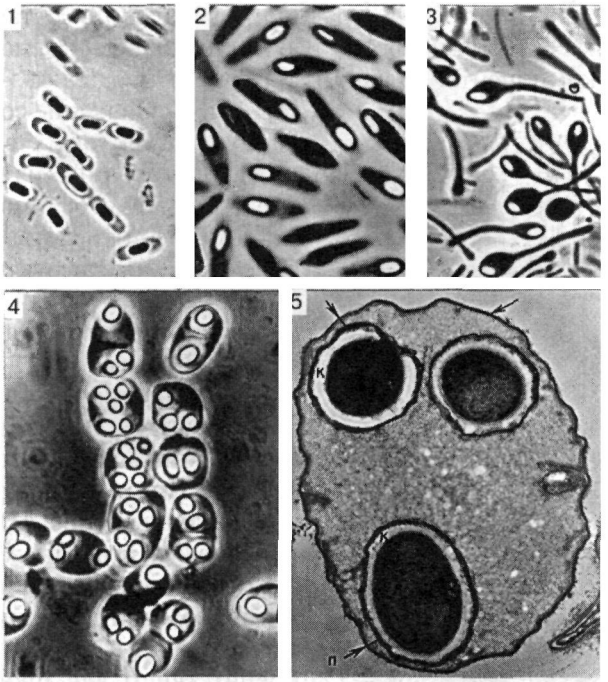


Рис. 39. Типы спорообразования у бактерий:

1 — бациллярный; *2* — клостридиальный; *3* — плектридиальный; *4* — многоспоровые спорангии *Anaerobacter polyendrosporus*; *5* — срез многоспорового спорангия в электронном микроскопе (×20000; фото *В.И. Дуды*); п — покровы споры; к — кортекс

ячеистые колпачки, составленные из газовых вакуолей, или разного рода выросты (рис. 40).

Споры бактерий — это не единственные формы покоя у прокариот. Грамотрицательные бактерии, которые не способны к образованию эндоспор, в ряде случаев превращаются в цисты — особые клетки с толстыми наружными покровами (например, *Azotobacter chroococcum*).

Снаружи клеточные стенки прокариот часто бывают окружены слизистым веществом. Такие образования в зависимости от структурных особенностей получили название капсул, слизистых слоев, чехлов, или влагалищ (у нитчатых бактерий). Все они являются результатом биосинтеза прокариотами органических полимеров и отложения их вокруг клеток.

Капсулы, слизистые образования и чехлы могут содержать компоненты, одинаковые с клеточной стенкой, однако их химический

состав не идентичен. Как правило, химический состав капсул, образуемых бактериями, родо- и видоспецифичен. Основные химические компоненты большинства капсул прокариот — полисахариды. Исключение составляют капсулы некоторых видов бацилл, построенные из полипептида, являющегося полимером глутаминовой кислоты. Чехлы — более сложные структуры, они имеют более сложный химический состав и содержат сахара, белки, липиды.

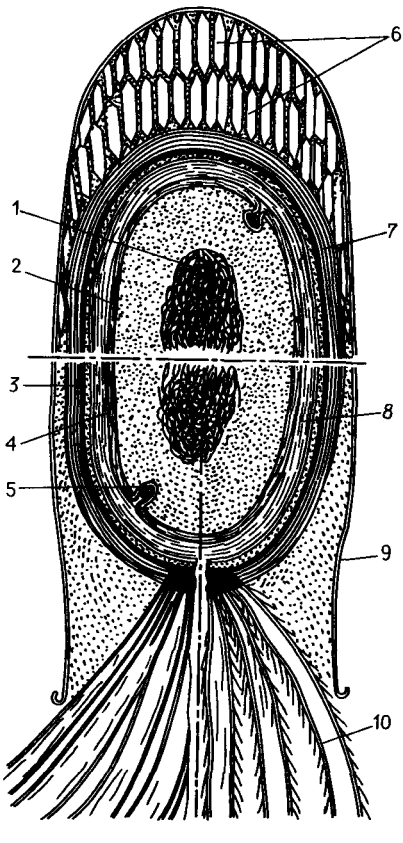


Рис. 40. Схема строения спор анаэробных бактерий:

1 — нуклеоид; *2* — внутренняя мембрана; *3* — внешняя мембрана; *4* — стенка; *5* — мезосома; *6* — газовый колпачок; *7* — покровы; *8* — кортекс; *9* — экзоспориум; *10* — выросты (по *В.И. Дуде*)

Капсулы имеют разную толщину и легко выявляются под микроскопом при негативном контрастировании препарата черной тушью (рис. 41).

Капсулы и чехлы защищают клетку от повреждений, высыхания, создают дополнительный осмотический барьер, служат препятствием для проникновения фагов, они создают вокруг клеток особую среду, обеспечивающую определенный водный режим. Капсулы имеют специфические функции. У клубеньковых бактерий, например, они определяют избирательное прикрепление к корневым волоскам растений разных видов. Иногда капсулы могут использоваться в качестве запасных питательных веществ. С помощью слизи осуществляется связь между клетками в колонии, прикрепление клеток к различным поверхностям.

Полисахариды капсул взаимодействуют с катионами почвенных растворов, они могут разрушать почвенные минералы, участвовать в процессах агрегации и образовании водопрочной поч-

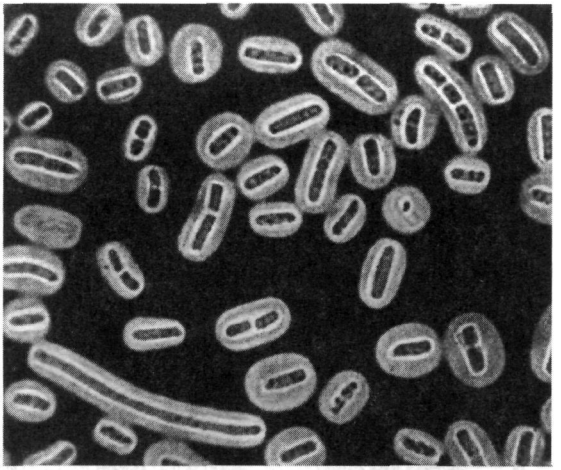


Рис. 41. Капсулы *Bacillus megaterium*

венной структуры. Возможно включение микробных внеклеточных слизей в процесс образования гумусовых веществ.

Форма клетки прокарит очень разнообразна. Известны прокариоты сферической формы, палочковидной, спирально закрученной, в виде запятой, в виде кольца — замкнутого или разомкнутого, с выростами — простеками. Клетки могут иметь квадратную или звездчатую форму. Многоклеточные прокариоты имеют форму нитей или червеобразную форму.

В природных экосистемах, в первую очередь в почве, прокариоты, как и грибы, выполняют функции редуцентов: разлагая органические остатки, они возвращают все элементы в круговорот. Прокариоты, обладающие фотосинтетическими пигментами (например, цианобактерии), являются первичными продуцентами в экосистемах. Среди прокариот существуют хищники, образующие из многих клеток ловчие приспособления, в которые попадают бактерии — жертвы, существуют и паразиты, внедряющиеся в клетки других бактерий.

Все прокариоты относятся к группе микроскопических организмов, размер их клеток измеряют микронами (микрометрами) (1мкм = 10^{-3} мм), а их детали — нанометрами (1 нм = 10^{-6} мм). Почти 40% бактерий в почвах имеют размеры, лежащие за пределами способности светооптического микроскопа, они видны только в электронном микроскопе. При таких малых размерах отношение поверхности к объему очень велико, следствием чего является высокая потенциальная интенсивность метаболизма.

Все прокариоты делят на четыре группы по признаку строения наружных покровов клетки (рис. 42): грамотрицательные (Gracilicutes) эубактерии, грамположительные (Firmicutes) эубактерии, микоплазмы (Mollicutes), лишенные клеточных стенок, и архебактерии, или археи (Archaebacteria). Три первые группы объединяются как эубактерии (Eubacteria), архебактерии представляют собой обособленную группу организмов (Archaebacteria), отличающихся от других строением молекул рибосомальных и транспортных РНК, РНК-полимеразами, липидами, строением клеточной стенки.

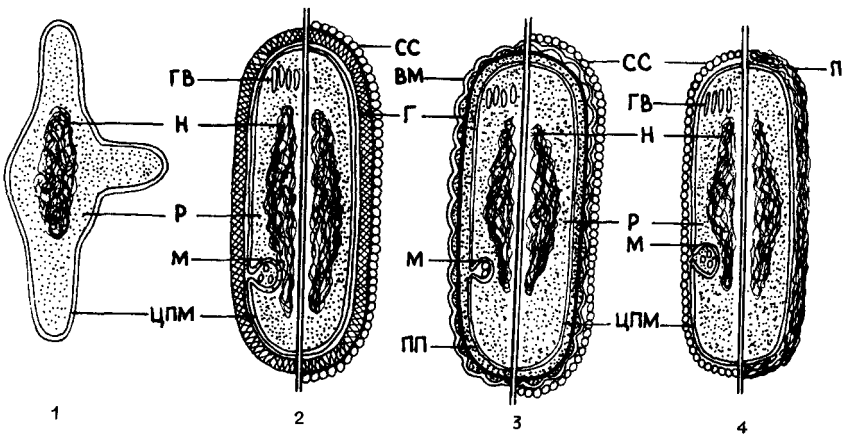


Рис. 42. Типы строения наружных покровов клеток прокариот:

1 — микоплазмы; *2* — грамположительные бактерии; *3* — грамотрицательные бактерии; *4* — архебактерии: ЦПМ — цитоплазматическая мембрана; ВМ — внешняя мембрана; СС — слой белковых субъединиц; Г — гликопептид муреин; ПП — периплазматическое пространство; Н — нуклеотид; Р — рибосомы; П — псевдомуреиновая клеточная стенка; ГВ — газовые вакуоли; М — мезосомы (по *В.И. Дуде*)

Грамотрицательные бактерии имеют клеточные стенки, где помимо основного каркасного слоя из муреина имеется еще наружная мембрана и перекрывающий ее сверху слой белка и/или гликопротеида. Между цитоплазматической мембраной и слоем муреина имеется периплазматическое пространство. Эта группа бактерий наиболее обширна и разнообразна по числу видов и физиологическим функциям. Группа прокариот объединяет фототрофные и хемотрофные бактерии. Среди них есть обычные сапротрофы, копиотрофы, олиготрофы, внутриклеточные паразиты других бактерий, патогенные для человека, животных и растений формы со сложными потребностями в источниках пита-

ния. По морфологии это разнообразные бактерии от простых палочковидных псевдомонад до миксобактерий со сложным циклом развития.

Грамположительные бактерии имеют клеточные стенки, состоящие из толстого слоя муреина, который у некоторых бактерий перекрыт снаружи слоем белка. Внешняя мембрана отсутствует. По морфологии и физиологическим функциям эта группа бактерий менее разнообразна. Среди них мало патогенных форм, нет внутриклеточных паразитов, в отличие от грамотрицательных бактерий. Среди них не обнаружено и автотрофных фото- или хемосинтетиков.

Микоплазмы — бактерии, не имеющие клеточной стенки, функцию которой выполняет цитоплазматическая мембрана.

Архебактерии объединяют прокариоты с разной структурой наружных покровов, в составе которых отсутствует характерный для истинных бактерий муреин. У одних представителей архебактерий в клеточной стенке есть псевдомуреин, у других клеточная стенка состоит из слоя глобулярных белков, или гликопротеидов.

Разделение бактерий по группам на основании фенотипических признаков (морфологии, физиологии) удобно в практических целях для быстрой идентификации организмов. Организмы объединяются в искусственные группы, или «секции», не имеющие таксономического статуса и часто обозначаемые по наиболее характерному роду или названию. По такому принципу построен Определитель бактерий Берджи (9-е изд., 1997).

Изучая многообразие организмов, населявших и населяющих Землю, систематики стремятся создать филогенетическую систему, которая отражала бы генеологическое родство и общность происхождения организмов, объединяемых в ту или иную группу — таксон. Этой цели служит молекулярная систематика, основанная на сходстве строения биополимеров — ДНК, РНК, белков. За возможность выявить сходство генов ее часто называют геносистематикой. Одним из наиболее важных достижений геносистематики считается открытие новой группы микроорганизмов, выделенных в отдельное царство — архебактерий. Степень сходства бактериальных геномов определяют сравнением последовательности нуклеотидов в молекуле 16S рРНК. Использование этого метода в систематике бактерий послужили К. Везе основой для построения филогенетического древа бактерий.

Сравнивать филогенетическую и фенотипическую систематики очень трудно. В одни и те же филогенетические ветви попадают

крайне разнообразные по физиологии организмы. При переходе от крупных ветвей грамположительных и грамотрицательных бактерий к низшим иерархическим уровням таких несовпадений становится все больше.

В схеме филогенетического древа прокариот, построенного на основе сравнения последовательности нуклеотидов в молекуле 16S рРНК, большинство таксонов бактерий входит в группировки цианобактерий, протеобактерий и грамположительных бактерий. Самостоятельное положение занимают ветви спирохет, зеленых фототрофов и цитофаг.

Цианобактерии

Cyanobacteria — это группа оксигенных фотосинтетических бактерий, составляющих группу первичных продуцентов как в наземных, так и в водных экосистемах. Они осуществляют фотосинтез с выделением кислорода. Раньше (у альгологов и до сих пор) эти организмы называли синезелеными водорослями.

По строению клетки цианобактерии — типичные прокариоты с фотосинтетическими мембранами, собранными в пачки ламелл — тилакоидами. В них располагается хлорофилл *a*, как у зеленых растений, но отсутствует хлорофилл *b*. В качестве дополнительных пигментов цианобактерии имеют фикобилины. Многие цианобактерии способны к азотфиксации, особенно в отсутствии кислорода. В аэробных условиях азотфиксация осуществляется в гетероцистах.

Подробно цианобактерии рассмотрены в разделе «Почвенные водоросли», так как согласно ботанической номенклатуре они составляют отдел синезеленых водорослей. Филогенетически цианобактерии составляют отдельную ветвь 16S рРНК дерева, в которую также входят хлоропласты эукариот.

Протеобактерии

Proteobacteria — новый класс бактерий, который был установлен при использовании филогенетического подхода. Он представляет собой наиболее обширную группу грамотрицательных бактерий, разнообразную по числу видов и физиологическим функциям, включающую фототрофные и хемотрофные бактерии. Среди протеобактерий есть сапротрофы, олиготрофы, паразиты других бактерий, патогенные для человека, животных и растений формы. Все они очень разнообразны по морфологии. В соответст-

вии с последовательностями 16S рРНК протеобактерии разделены на группы, получившие категорию подкласса, но не формальное название, и обозначаемые греческими буквами. В каждом подклассе выделяются органотрофные, литотрофные и фототрофные организмы. ***Альфа-подкласс*** включает группу пурпурных несерных бактерий, почкующихся и простекобактерий, ризобий и агробактерий. Среди органотрофов этого подкласса относительно много олиготрофов и организмов, связанных с высшими растениями. В ***бета-подкласс*** входят «газотрофы», например метанотрофы и нитрификаторы, составляющие естественную группу по особенностям строения клетки с мощным мембранным аппаратом и обменом, основанным на окислении газов анаэробного происхождения. ***Гамма-подкласс*** включает группы органотрофных копиотрофов: факультативных анаэробных бродильщиков (энтеробактерий и вибрионов), типичных аэробных окислителей (псевдомонад), а также бесцветные серобактерии, серные пурпурные бактерии. ***Дельта-подкласс*** объединяет функционально крайне различные группы сульфатредуцирующих бактерий, бделловибрионов, миксобактерий, занимающих противоположные позиции в трофической системе.

Филогенетически протеобактерии составляют отдельную ветвь 16S рРНК дерева.

Наиболее часто встречаемыми для почвы являются представленные ниже протеобактерии.

Грамотрицательные аэробные палочки и ***кокки*** составляют группу организмов, получивших суммарное название ***псевдомонады*** по форме клеток с полярным жгутиком — мелкие одиночные подвижные (с полярными жгутиками) бактерии, не образующие спор. Аэробы, иногда факультативные анаэробы. Типичным родом служит *Pseudomonas*, который сейчас дополнен множеством отличающихся от него фенотипически и филогенетически родов. Близок к нему *Alcaligenes* — палочки с редкими перитрихиально расположенными жгутиками. Есть возбудители болезней растений (*Xanthomonas*), образующие желтые внеклеточные пигменты. Среди псевдомонад как морфологической группы имеется много физиологически высокоспециализированных бактерий. К этой группе, помимо денитрификаторов, интенсивных азотфиксаторов и фитопатогенов относятся некоторые водородные бактерии, нитритные, серные.

Азотобактерии, к которым относится *Azotobacter*, *Azomonas*, *Beijerinckia*.

Наиболее распространенный в почвах и хорошо изученный вид *Azotobacter chroococcum*. Подвижные короткие палочки азотобактера

способны превращаться в неподвижные кокки, соединенные в пары — диплококки. Клетки имеют слизистые капсулы. При старении клетки превращаются в покоящиеся формы — цисты, устойчивые к высушиванию, но не к нагреванию. Азотобактер — обитатель влажных нейтральных и щелочных почв. В кислых почвах обитают бактерии рода *Beijerinckia*. Это очень слизистые бактерии, в стадии развития которых нет цист.

Симбиотические азотфиксаторы ***клубеньковые бактерии*** (***ризобии***) с типовым родом *Rhizobium*. В настоящее время использование молекулярно-биологических методов в систематике позволило выделить четыре рода клубеньковых бактерий: *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, *Mezorhizobium*. Подвижные палочки, не образующие спор. Они живут в свободном состоянии в почве, но способны внедряться через корневые волоски в корни бобовых растений и, размножаясь в клетках растения-хозяина, превращаются в неподвижные искривленные палочки — бактероиды. На этой стадии они фиксируют азот атмосферы. Под влиянием этих бактерий ткань корня разрастается и образует клубеньки. В соответствующих условиях, искусственно создаваемых в лаборатории, можно получить фиксацию азота клубеньковыми бактериями и в чистых культурах, без растения (подробнее о клубеньковых бактериях см. гл. 3).

Факультативно-анаэробные грамотрицательные палочки объединяют в группу ***энтеробактерий***. Они представляют собой подвижные палочковидные бактерии с перитрихиальными жгутиками или неподвижные без жгутиков. Экологически они разделяются на три группы: 1) представители кишечной флоры млекопитающих (например, *Escherichia coli*) и возбудители кишечных инфекций (*Salmonella*, *Shigella*); 2) эпифитные и патогенные для растений бактерии; 3) обитатели воды и почв (*Serratia*, *Proteus*). Многие из этих бактерий детально изучены, так как являются излюбленными объектами в разного рода исследованиях. Например, *Escherichia coli* — один из самых распространенных микробных объектов в генетике. Широко известна бактерия *Pantoea agglomerans* (*Erwinia herbicola*), обильно заселяющая зеленые части растений, особенно травянистых. Она образует желтые колонии. Некоторые штаммы этого вида патогенны для растений и вызывают заболевания, известные под названием ожога. *Proteus vulgaris* — обитатель почвы, но наиболее обильно развивается в навозе и в хорошо унавоженных почвах. Это активный возбудитель гнилостного процесса, при котором происходит распад белков. Он способен также гидролизовать мочевину.

Почкующиеся бактерии — своеобразная по морфологии группа бактерий, которые размножаются путем образования почек. У одних эти почки сидячие (*Nitrobacter*), у других на выростах-стебельках (*Hyphomicrobium*). *Nitrobacter* относится к физиологической группе нитрифицирующих бактерий, *Hyphomicrobium* — факультативный метилотроф, способный также к денитрификации.

Простекобактерии обладают характерным выростом — простекой — в виде стебелька (рис. 43). Типичные представители — бактерии рода *Caulobacter* отличаются уникальным жизненным циклом. У клетки сначала появляется жгутик, а на противоположном полюсе образуется простека. С помощью простеки и имеющегося на ней фиксатора, состоящего из пластинок липкого материала,

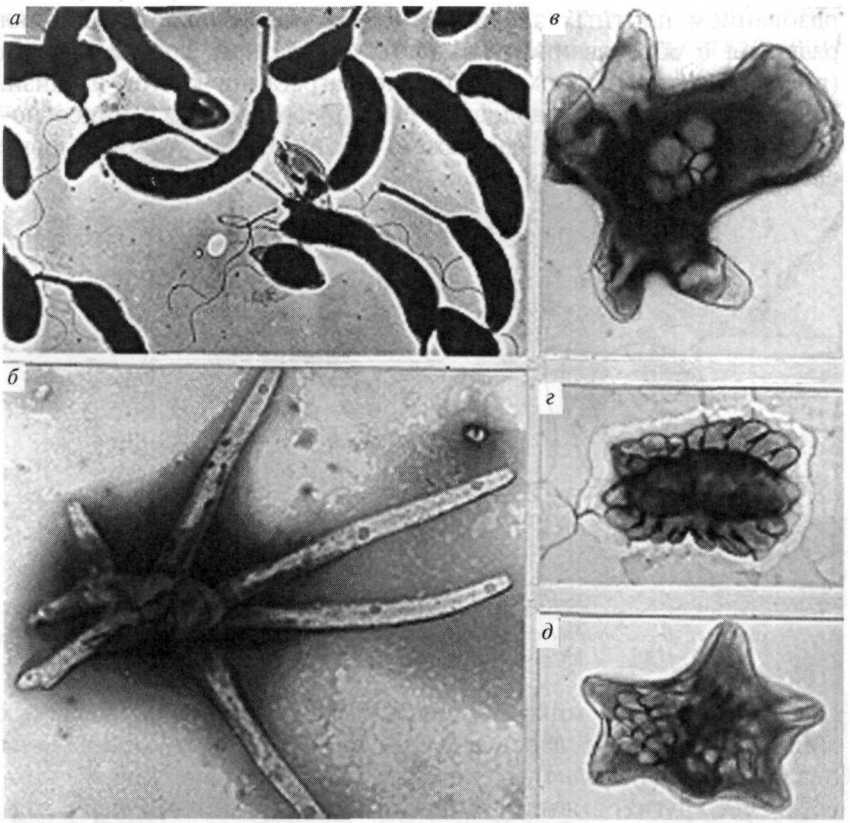


Рис. 43. Простекобактерии:

а — Caulobacter; *б, в — Prosthecomicrobium*; *г — Labrys monachus*; *д — Stella vacuolata* (×20 000; фото *Л.В. Васильевой*)

бактерии прикрепляются к другим бактериям. При делении клетки образуются две — одна с простекой, которая может делится, другая со жгутиком, которая плавает до тех пор, пока не потеряет жгутик и не образуется простека. Тогда она тоже начинает делиться. Несколько клеток с простеками объединяются в так называемые розетки за счет слипания их стебельков.

Простекобактерии — неоднородная группа, многие представители описаны только благодаря исследованию почвенных суспензий в электронном микроскопе. Несколько простек характерны для *Prosthecomicrobium*, плоская бактерия рода *Stella* имеет вид шестиугольной звезды (см. рис. 43). Встречается в илах и торфах.

Миксобактерии — скользящие бактерии, образующие слизь. Миксобактерии — палочки, передвигающиеся по субстрату с образованием плотных слизистых тяжей. Имеют сложный цикл развития с образованием плодовых тел разной формы и цвета (рис. 44), которые формируются при агрегации клеток и слизи. Клетки в созревших плодовых телах превращаются в миксоспоры, которые способны на свежем субстрате прорастать в новые вегетативные палочки.

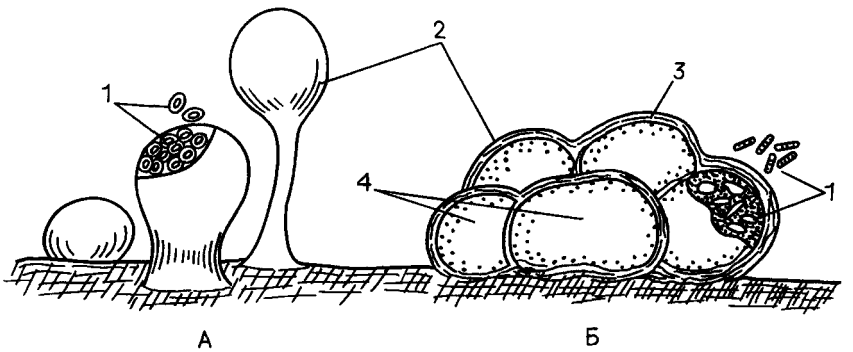


Рис. 44. Миксобактерии:

А — Myxococcuss; Б — Polyangium. 1 — миксоспоры; *2* — плодовые тела; *3* — слизистое покрытие; *4* — спорангиоли

Помимо почвы миксобактерии растут на навозе травоядных животных, на коре деревьев. Они важные агенты разложения целлюлозы (*Polyangium*). Некоторые миксобактерии живут в почве за счет других, вызывая их лизис экскретируемыми ферментами (*Myxococcus*).

Миксобактерии — аэробные органотрофы с выраженной гидролитической активностью.

Спириллы и другие изогнутые бактерии имеют форму изогнутых или спиральных клеток, а по многим свойствам они близки к псевдомонадам. Настоящие спириллы (*Spirillum*, *Aquaspirillum*) имеют один или пучок жгутиков на полюсах и очень подвижны. Среди них есть патогенные виды, сапротрофы, живущие в местах скопления остатков животного и растительного происхождения, и автотрофы, окисляющие молекулярный водород. На корнях некоторых трав, главным образом злаковых, обитают спириллы с высокой азотфиксирующей активностью, за что они и получили родовое название *Azospirillum*. Они образуют колонии розового цвета. Молодые клетки с одним полярным жгутиком.

Другие бактерии этой группы имеют клетки, изогнутые в форме запятой (вибрионы) или полукольца (тороиды). Бактерии рода *Cellvibrio* — подвижные вибрионы, которые разлагают целлюлозу, *Desulfovibrio* — анаэробные вибрионы, осуществляющие

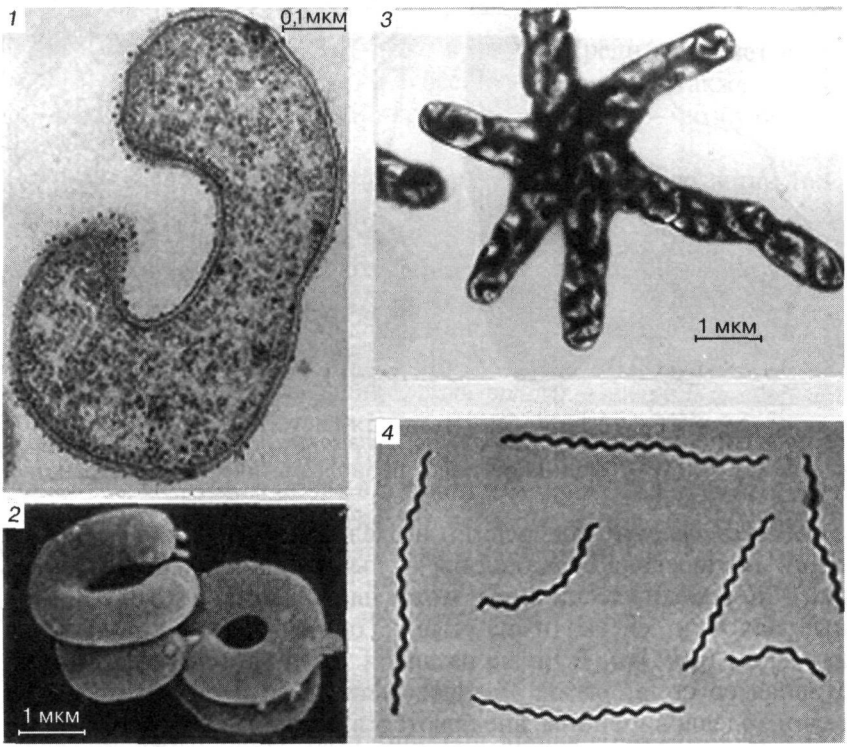


Рис. 45. Изогнутые бактерии:

1, 2 — *Ancylobacter* (*Microcyclus*); *3* — *Seliberia stellata*; *4* — спирохеты

диссимиляционное восстановление сульфатов. *Ancyclobacter* — очень мелкие неподвижные аэробные организмы, относящиеся к олиготрофной группировке почвенных бактерий: на богатых питательных средах они претерпевают патологические изменения и меняют свою обычную морфологию. Звездчатые скопления из крупных скрученных палочек (до 10–15 мкм) в почве могут образовывать бактерии *Seliberia stellata* (рис. 45), способные на средах с гуматами к отложению гидрата окиси железа. Размножение клеток происходит путем отделения перетяжкой мелкой дочерней клетки со жгутиками.

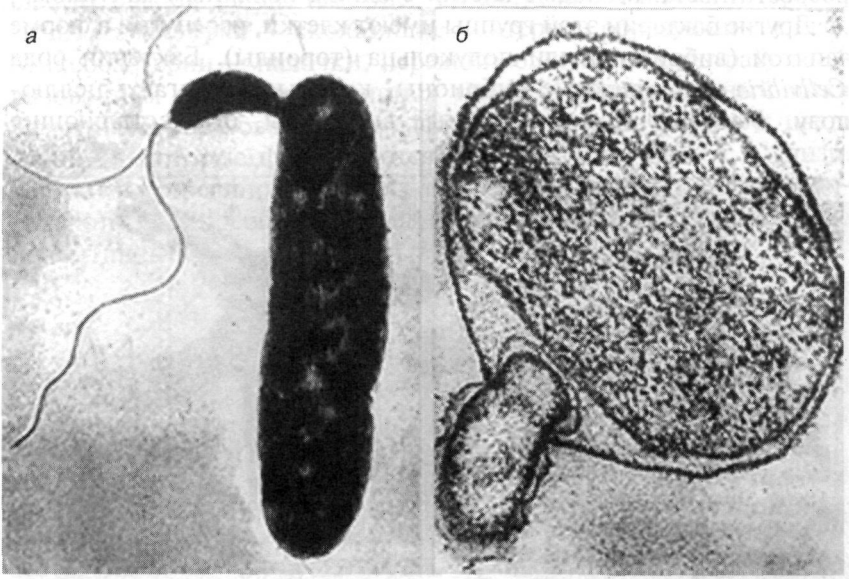


Рис. 46. Бактерии-пиявки *Bdellovibrio bacteriovorus*: *а* — прикрепление к клетке (атака); *б* — проникновение в периплазматическое пространство

Бделловибрионы (Bdellovibrio) и бделловибрионоподобные бактерии (в переводе — вибрионы — пьявки, пожирающие бактерий). Морфологически они похожи на псевдомонад: это одиночные палочки, слегка изогнутые, с одним толстым полярным жгутиком (рис. 46). В цикле развития *B. bacteriovorus* есть стадия, сходная со спириллами. Являясь облигатными паразитами бактерий, бделловибрионы внедряются в периплазматическое пространство других клеток грамотрицательных бактерий и там сначала растут, приобретают форму длинной спириллы, а затем делятся сразу на несколько клеток. Эти клетки приобретают жгу-

тики и выходят из клетки хозяина, активно нападая на новые бактерии. *Vampirovibrio* относится к хищникам, жертвой которых служат водоросли.

Группы, объединяющие аноксигенные фототрофные бактерии, аэробные хемолитотрофные бактерии и сульфатредуцирующие бактерии рассматриваются в гл. 2.

Спирохеты

Эти организмы представляют уникальную группу бактерий, обладающих особым механизмом подвижности и формой. Протоплазматический цилиндр навернут на центральную ось из осевых жгутиков, и в результате клетка имеет вид длинной гибкой подвижной спирали, способной сворачиваться и развертываться. Тонкие (0,1–0,6 мкм) и длинные (до 500 мкм) клетки (см. рис. 45) передвигаются винтообразно благодаря сократительной деятельности осевой нити клетки. Распространены в загрязненных водоемах, иловых отложениях, реже в почве. Среди спирохет есть паразиты членистоногих, других беспозвоночных, а также крупных животных и человека (например, *Treponema* — возбудитель сифилиса).

Филогенетически спирохеты составляют отдельную ветвь 16S рРНК дерева.

Цитофаги

Цитофаги представляют собой тонкие заостренные с двух концов палочки, размножающиеся при образовании длинных перетяжек. Два рода — *Cytophaga* и *Sporocytophaga* — различаются тем, что последние образуют микроцисты, сходные с микроспорами бактерий рода *Myxococcus*. Цитофаги — наиболее активные разлагатели целлюлозы в почве в аэробных условиях. Они способны также гидролизовать и другие полисахариды, например хитин. Хитинофаги — тонкие изгибающиеся палочки длиной до 40 мкм. Они разлагают хитин, но не целлюлозу. Филогенетически цитофаги составляют отдельную ветвь 16S рРНК дерева.

Грамположительные бактерии

Грамположительные бактерии (Firmicutes) объединяют все прокариоты с эндогенными спорами и актиномицеты с примыкающими к ним группами организмов. Характерны следующие

признаки: 1) наличие ригидной клеточной стенки грамположительного типа, хотя окраска по Граму у некоторых представителей может изменяться; 2) движение, если оно есть, всегда осуществляется за счет жгутиков, которые, как правило, многочисленны и располагаются по всей поверхности клетки (перитрихиальный тип жгутикования).

Филогенетически грамположительные бактерии составляют отдельные ветви 16S рРНК дерева, разделяясь на бактерии с низким и высоким содержанием нуклеотидов гуанина (Г) и цитозина (Ц) в молекуле ДНК.

ГРАМПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ С НИЗКИМ СОДЕРЖАНИЕМ Г+Ц

Образующие эндоспоры грамположительные организмы — обычные обитатели почвы. Почти все хемогетеротрофы, использующие органические субстраты в процессах аэробного или анаэробного дыхания, либо брожения. Общий признак всех представителей этой группы — способность образовывать покоящиеся клетки, эндоспоры, которые обладают уникальной устойчивостью к нагреванию, токсическим веществам, ультрафиолетовому облучению и ионизирующей радиации. Вегетативные клетки спорообразующих бактерий обычно подвижны; размножаются они поперечным делением. В большинстве это палочки, редко — кокки. Есть аэробы (*Bacillus*) и анаэробы (*Clostridium*, *Desulfotomaculum*).

Бациллы (*Bacillus*) — аэробные в основном свободноживущие, редко облигатно-патогенные организмы палочковидной формы. Палочки одиночные или соединены в цепочки разной длины. В большинстве случаев бациллы подвижны. Некоторые виды образуют на поверхности агаризованных сред подвижные колонии. При спорообразовании клетки иногда раздуваются, приобретая форму веретена или барабанной палочки. Все виды — гетеротрофы, в основном мезофилы, но есть небольшая группа экстремальных термофилов. К последним близок вид *Thermoactinomyces vulgaris*, который из-за наличия мицелия рассматривается в группе актиномицетов. Бациллы широко распространены в природе, в том числе в разных почвах. При изучении почвенных бацилл Е.Н. Мишустиным были выявлены закономерности эколого-географического распространения разных видов по зонам природы. В почве бациллы участвуют во многих процессах, связанных с разложением разных органических субстратов (белков, крахмала

и других полисахаридов), составляя группу гидролитиков. Среди бацилл есть патогенные виды для человека (возбудитель сибирской язвы *B. anthracis*) и насекомых. Последние составляют группу энтомопатогенных видов, которые используются для борьбы с вредными насекомыми. Например, *B. thuringiensis* образует в спорангиях кристаллы токсина, губительно действующего на гусениц сибирского шелкопряда. Бациллы находят широкое применение в промышленности для получения некоторых ферментов, например протеаз.

Анаэробные спорообразующие бактерии были впервые описаны Л. Пастером в 1861 г. как возбудители маслянокислого брожения. Это было большое открытие в биологии — обнаружение жизни без участия свободного кислорода. Позже анаэробы были найдены среди других бактерий: неспорообразующих палочек, кокков, вибрионов, спирилл, спирохет и актиномицетов.

Спорообразующие анаэробы представлены в почвах родами *Clostridium*, *Desulfotomaculum*, *Anaerobacter*. Это довольно крупные палочки с тупыми, закругленными или заостренными концами. Средние размеры клостридиев от 3 до 8 мкм, но среди них есть гиганты длиной 15–30 и толщиной до 2,5 мкм. Так как их споры устойчивы не только к нагреванию, но и к кислороду, то они могут долго сохраняться в аэробных условиях, где вегетативные клетки погибают. Среди спорообразующих анаэробов можно выделить несколько групп по физиологическим функциям. 1. Сахаролитические, сбраживающие простые углеводы, крахмал, пектин, целлюлозу. Бактерии этой группы способны активно фиксировать молекулярный азот. К этой группе относятся, например, *Clostridium pasteurianum*, многоспоровая бактерия *Anaerobacter polyendosporus*, термофильная *Clostridium thermocellum*. 2. Клостридии, разлагающие в анаэробных условиях белки и вызывающие гниение. Среди них — возбудители раневых инфекций (столбняка, гангрены), пищевых отравлений (ботулизм) *Cl. tetani*, *Cl. botulinum*. 3. Пуринолитические, сбраживающие азотсодержащие гетероциклические соединения — пурины и пиримидины *Cl. acidurici*, *Cl. cylindrosporum*. 4. Сульфатредуцирующие, окисляющие органические кислоты или водород с использованием сульфатов в качестве акцептора водорода (*Desulfotomaculum*).

Среди спорообразующих анаэробов обнаружено два вида грамотрицательных бактерий, отнесенных к новому роду *Sporomusa*. Это единственное исключение из общего правила, гласящего, что эндогенные споры образуют только грамположительные бактерии.

Все анаэробные спорообразующие бактерии, включая возбудителей болезней, обитают в почвах. По-видимому, в природе их чрезвычайно много и они очень разнообразны, но из-за трудностей выделения и культивирования анаэробов они относительно слабо изучены. Роль анаэробов в круговороте веществ на Земле очень велика. Они участвуют в превращениях углерода, азота, серы.

Гелиобактерии — единственные грамположительные фототрофы, способные к образованию настоящих эндоспор. Это облигатные анаэробы и фотогетеротрофы, содержащие в клетках уникальный бактериохлорофилл *g*. Как и большинство аноксигенных фототрофных бактерий, гелиобактерии являются активными азотфиксаторами. Они встречаются в почвах и содовых озерах. Пока известно немного родов, типичные из которых — *Heliobacterium* (рис. 47) и *Heliobacillus*.

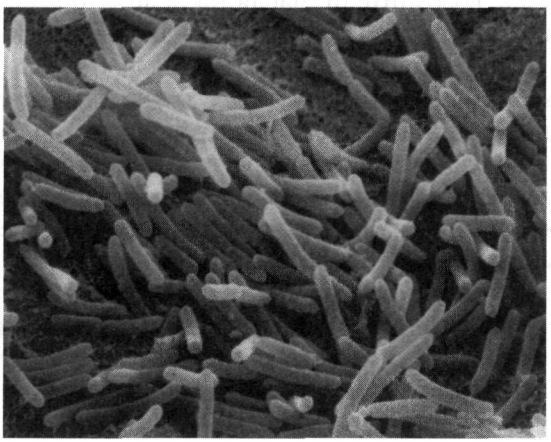


Рис. 47. Гелиобактерии. *Heliobacterium chlorum* (×5000)

Грамположительные кокки. Аэробные микрококки составляют обширную группу органотрофных бактерий, образующих различные по форме агрегаты клеток. Среди них много патогенных форм. К ним относятся роды *Micrococcus*, *Staphylococcus*, *Streptococcus*. К анаэробным коккам, осуществляющим разные брожения, относятся молочнокислые стрептококки, крупная анаэробная *Sarcina ventriculi* — обитатель желудка при крайне низком pH, обитатели рубца — разнообразные *Ruminococcus*, а также сбраживающие азотистые соединения *Peptococcus*.

ГРАМПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ С ВЫСОКИМ СОДЕРЖАНИЕМ Г+Ц

Коринеподобные бактерии (от *греч.* koryne — булава) — грамположительные неспорообразующие палочки неправильной формы. Эти бактерии представлены группой родов, характеризующихся плеоморфным ростом с жизненным циклом «кокк–палочка–кокк» и специфическим способом деления клеток, приводящим к об-

разованию Т-Х-V-У-форм (рис. 48). У многих представителей коринеподобных бактерий клетка претерпевает дробление, при котором одновременно образуется несколько нерегулярных септ (рис. 48). Группа не имеет определенного таксономического статуса. Под названием «микобактерии» и «микококки» эти микроорганизмы были описаны Н.А. Красильниковым еще в 1938 г. и отнесены им к организмам, родственным актиномицетам. Позже эта идея получила серьезное подтверждение благодаря исследованиям молекулярной структуры нуклеиновых кислот — ДНК и рибосомальных РНК. Бактерии этой группы, наряду с мицелиальными бактериями — актиномицетами составляют класс Actinobacteria — одну из ветвей филогенетического древа домена Eubacteria, построенного на основе анализа последовательности нуклеотидов молекулы 16S рРНК.

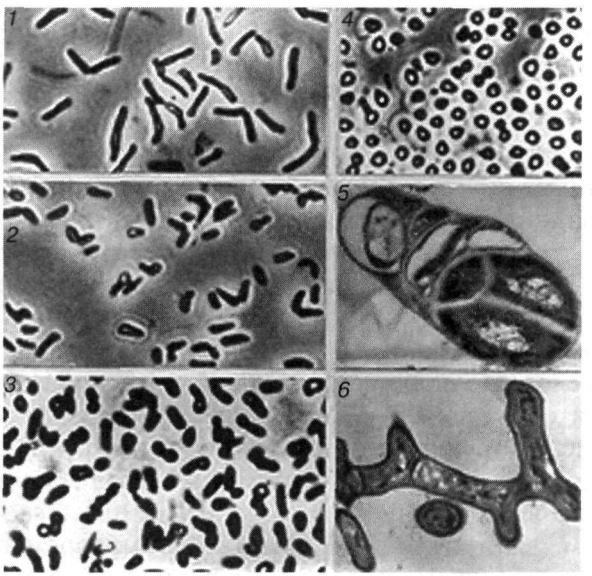


Рис. 48. Коринеподобные бактерии:
1, 2 — Rhodococcus; 3 — Arthrobacter; 4 — Micrococcus; 5 — дробление клетки микрококка; *6 — Promicromonospora*; (увеличение — *1, 2, 3, 4* — ×1000; *5* — ×60 000; *6* — ×20 000)

Среди коринеподобных бактерий в почве наиболее распространены артробактерии (род *Arthrobacter*). С.Н. Виноградский называл их представителями собственно почвенной — автохтонной микрофлоры. В виде кокков эти бактерии существуют только в

определенный период жизненного цикла. На свежих питательных средах кокки удлиняются, превращаясь в палочки неправильной формы, которые при делении резко изгибаются под углом (bending тип деления). Некоторые виды обнаруживают тенденцию к ветвлению, напоминая ранние стадии развития мицелиальных бактерий-актиномицетов.

Артробактерии — гетеротрофы, участвующие в процессах минерализации органических веществ в аэробных условиях. Хотя эти бактерии не образуют таких устойчивых эндоспор, как бациллы, их клетки длительно сохраняют жизнеспособность при многих неблагоприятных условиях (при высушивании, снижении температуры до 0 °С), а популяции выживают в «голодных» средах благодаря очень экономному расходованию эндогенных субстратов. Эти бактерии — обычные обитатели тундровых почв, пустынь и высокогорных районов. В почве они участвуют в минерализации органических веществ, некоторые виды при этом образуют перекись водорода, которая участвует в осаждении и окислении железа и марганца.

Широко распространены в почвах целлюлолитические бактерии рода *Cellulomonas.*

Актиномицеты составляют своеобразную группу бактерий, многим из которых свойственно морфологическое разнообразие клеток, в том числе способность к формированию ветвящегося мицелия. Мицелиальная организация определяет сходство актиномицетов с грибами. Они подобны грибам и по способности продуцировать внеклеточные ферменты — гидролазы, способные разлагать сложные полимерные соединения. Мицелиальная организация и функциональное сходство с грибами даст основание для выделения группы актиномицетов среди прочих бактерий и отдельного рассмотрения экологии этих организмов в природе.

Мицелиальная организация сама по себе является признаком, связанным с генетическими возможностями организма, более свойственным грибам, нежели бактериям. Современному уровню знаний отвечает определение актиномицетов как бактерий, которые реализуют мицелиальный план организации, свойственной эукариотам-грибам.

Мицелий актиномицетов очень тонкий (диаметром 0,5–1,0 мкм). При росте на плотных средах часть мицелия проникает в питательный субстрат (субстратный мицелий), а часть развивается над субстратом (воздушный мицелий). Размножаются актиномицеты фрагментами мицелия и спорами, которые образуют-

ся на воздушном и/или субстратном мицелии. Споры могут быть одиночными, двойными, собранными в цепочки разной формы и длины или в спорангиях. Спороносцы бывают прямыми, волнистыми, спиральными, располагаются на мицелии поочередно, либо мутовками (рис. 49). Споры чаще неподвижные, иногда снабжены жгутиками, с помощью которых они активно передвигаются. Поверхность спор может быть гладкой или покрытой шипами, волосами (рис. 49).

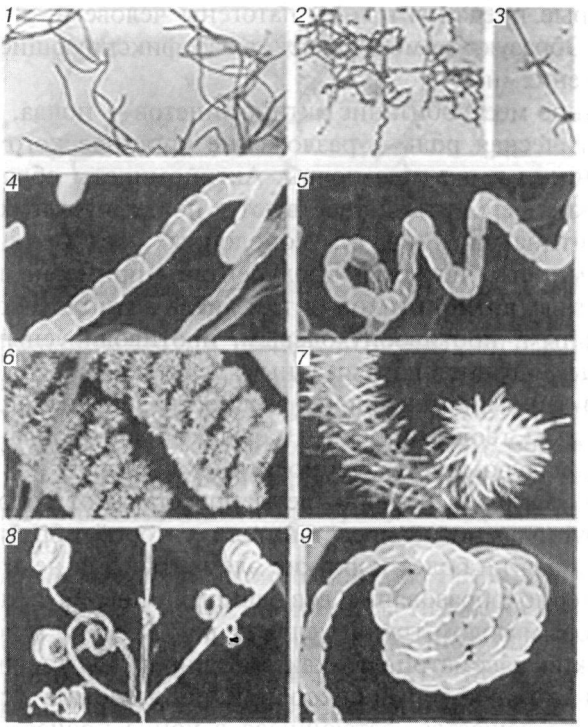


Рис. 49. Актиномицеты.

Разные типы спороносцев (прямые *1* и *4*; спиральные *2*; *5*; *6*; *8*; мутовчато расположенные *3*) и оболочки спор (гладкая — *4*; *5*; *9*; с шипами — *6*; с волосами — *7*; (увеличение *1*, *2* и *3* — ×100; *4*, *5*, *6*, *7*, *9* — ×10 000; *8* — ×3000; фото *В.С. Гузева*)

Современная систематика актиномицетов основана на традиционно используемых морфологических и физиолого-биохимических признаках этих организмов, а также на сведениях о химическом составе клеточных компонентов — составе оснований

ДНК, характеристике липидов, составе компонентов клеточной стенки. На основе результатов определений олигонуклеотидного состава молекулы 16S рРНК создана филогенетическая система актиномицетов и родственных им бактерий. Актиномицеты составляют порядок Actinomycetales, включающий более 100 родов и входящий в класс Actinobacteria. Одни роды являются родами-«гигантами», включающими многие сотни видов (например, род *Streptomyces*), другие — «карликами», включающими один или несколько видов.

Некоторые представители — патогены человека, животных и растений. Образуют симбиотические азотфиксирующие ассоциации с растениями.

Природное местообитание актиномицетов — почва, их основная экологическая роль — разложение органического вещества на поверхности и в толще почвы. Актиномицеты образуют гидролитические ферменты и участвуют в почве в разложении целлюлозы, хитина, лигнина, гумусоподобных соединений.

Актиномицеты являются продуцентами примерно половины всех известных антибиотиков (в том числе антибиотиков с антибактериальным, противоопухолевым, противовирусным, противогрибковым, противопаразитарным действием).

Среди актиномицетов в почве распространены нокардиоформные организмы, геодерматофилы и франкии, актинопланы, стрептомицеты, мадуромицеты, термоактиномицеты.

Нокардиоформные актиномицеты представляют собой гетерогенную группу, многие представители которой образуют нити, распадающиеся на более короткие элементы. Для некоторых родов характерно образование воздушного мицелия с цепочками спор. Типовым родом группы служит род *Nocardia* (рис. 50), который можно рассматривать как типичного представителя «автохтонной» микрофлоры, способной использовать устойчивые органические вещества, остающиеся в конце процесса деструкции, в том числе гуминовые кислоты. *Rhodococcus* представляют собой аэробные относительно медленно растущие органотрофы, известные своей способностью эффективно использовать углеводороды нефти.

Геодерматофилы и ***франкии*** рассматриваются как не образующие мицелия актиномицеты. Образующиеся нити делятся в поперечном и продольном направлениях, в культуре отмечается большое количество кокковидных элементов, подвижных (род *Geodermatophilus*) или неподвижных (род *Frankia*). Геодерматофилы

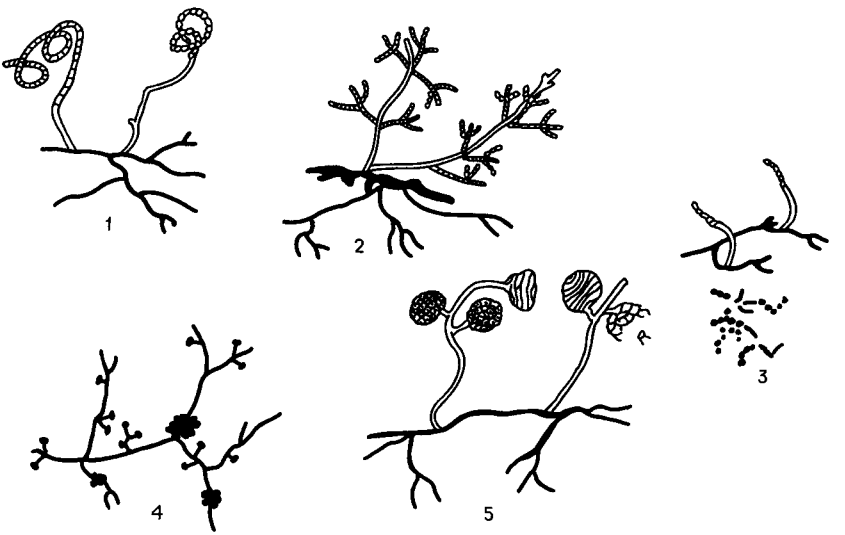


Рис. 50. Актиномицеты. Представители родов:
1 — Streptomyces; 2 — Streptoverticillium; 3 — Nocardia; 4 — Micromonospora; 5 — Streptosporangium

широко распространены в почвах и развиваются в виде микроколоний, сложенных паренхиматозной массой клеток, часто окрашенных в черный цвет. Франкии — азотфиксирующие симбионты ольхи и других небобовых растений, образующие на ее корнях клубеньки, подобно ризобиям. Франкии имеют типичный воздушный мицелий со спорангиями, разделенными на множество спор.

Актинопланы — группа актиномицетов, представители которой распространены в почве, лесной подстилке, на живых растениях и в воде природных источников. Актиномицеты этой группы имеют не распадающиеся на фрагменты нити, спорангии с подвижными спорами (род *Actinoplanes*) или неподвижные споры одиночные (род *Micromonospora*) (см. рис. 50) или в цепочках (род *Catellatospora*). Актинопланы часто развиваются на пыльце растений, плавающей на поверхности воды.

Стрептомицеты — гетерогенная группа актиномицетов, образующих нити, не распадающиеся на фрагменты. Представители одних родов (род *Streptomyces*) (см. рис. 50) образуют обильный воздушный мицелий с цепочками спор разной длины; для представителей других родов (*Intrasporangium*, *Kineosporia*, *Sporichtya*) характерно слабое развитие воздушного мицелия, либо полное его

отсутствие и разнообразные по форме споры. Стрептомицеты — это, прежде всего, почвенные организмы, проявляющие гидролитическую активность, в том числе хитинолитическую.

Мадуромицеты — организмы, образующие нити, не распадающиеся на фрагменты. У нескольких родов образуются короткие цепочки спор (род *Actinomadura*), у других — спорангии (род *Streptosporangium*) (см. рис. 50) на воздушном мицелии. Споры могут быть подвижными и неподвижными.

Термоактиномицеты выделяют по их умеренной термофилии.

Микоплазмы

Микоплазмы (Mollicutes, мягкокожие) — организмы, составляющие эту группу, являются очень мелкими прокариотами, полностью лишенными ригидных клеточных стенок. Клетки ограничены только цитоплазматической мембраной и не способны к синтезу предшественников пептидогликана — мурамовой и диаминопимелиновой кислот. Они не чувствительны к пенициллину и его аналогам. Пограничный слой их клеток содержит стерины, в частности эргостерин. Большинство микоплазм стерины не синтезируют и нуждаются в поступлении их из других живых клеток, с которыми они находятся в контакте. Некоторые микоплазмы синтезируют каротиноиды, которые концентрируются в мембране и заменяют холестерин.

Долгое время было нелегко выяснить структуру и развитие микоплазм, потому что из-за отсутствия клеточной стенки они пластичны, легко деформируются и повреждаются. Микоплазмы — хемогетеротрофы со сложными пищевыми потребностями, что затрудняет их культивирование на искусственных средах. Большинство видов — факультативные анаэробы, погибающие в присутствии минимального количества кислорода. Колонии на плотных средах очень мелкие, обычно диаметром менее 1 мм. Эти организмы часто проникают внутрь среды, врастая в нее. В подходящих условиях большинство видов образует колонии с характерным видом яичницы-глазуньи: непрозрачная частично погруженная в субстрат центральная зона и просвечивающая периферическая.

Размножаются микоплазмы неправильным делением, в связи с этим в культуре наблюдаются клетки разной формы и размеров (рис. 51). Клетки микоплазм имеют форму кокков, палочек, дисков, спирально закрученных нитей, грушеобразную,

иногда с нитевидными отростками. Микоплазмы способны образовывать также мелкие клетки, которые нельзя увидеть в световой микроскоп, так как их размеры лежат вне пределов разрешающей способности (менее 0,2 мкм). Они фильтруются через бактериальные фильтры. Клетки мельче 0,1 мкм не способны к воспроизведению. Таким образом, микоплазмы можно считать самыми мелкими из всех известных организмов, имеющих клеточную структуру; они мельче даже некоторых крупных вирусов. Геном микоплазм прокариотный состоит из кольцевой двунитчатой молекулы ДНК, но имеет значительно меньшую массу и несет информации в четыре раза меньше, чем геном у *Escherichia coli.*

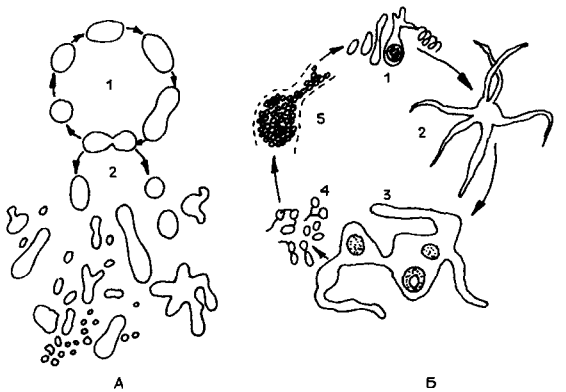


Рис. 51. Циклы развития микоплазм:

А — *Mycoplasma hominis*: *1* — при благоприятных условиях; *2* — при неблагоприятных условиях или при старении культуры; *Б* — *Spiroplasma citri*: *1* — начало образования нитей; *2* — нитевидные клетки; *3* — большие тела с внутренними клетками; *4*, *5* — фрагментация и образование гроздей

Первым из этой группы был описан возбудитель плевропневмонии крупного рогатого скота, позднее — ряд патогенных микоплазм. Микоплазмы могут вызывать заболевания у человека — микоплазмозы, пневмонию; болезни у растений, например, столбур томатов, бледно-зеленую карликовость пшеницы. Свободноживущие микоплазмы найдены в горячих источниках. В почве и водах существенное значение имеют микоплазмы *Gallionella*, *«Metallogenium» «Siderococcus»*. В почве они участвуют в процессах превращения железа и марганца и часто живут в ассоциациях с другими организмами. Например, *«Metallogenium symbioticum»*

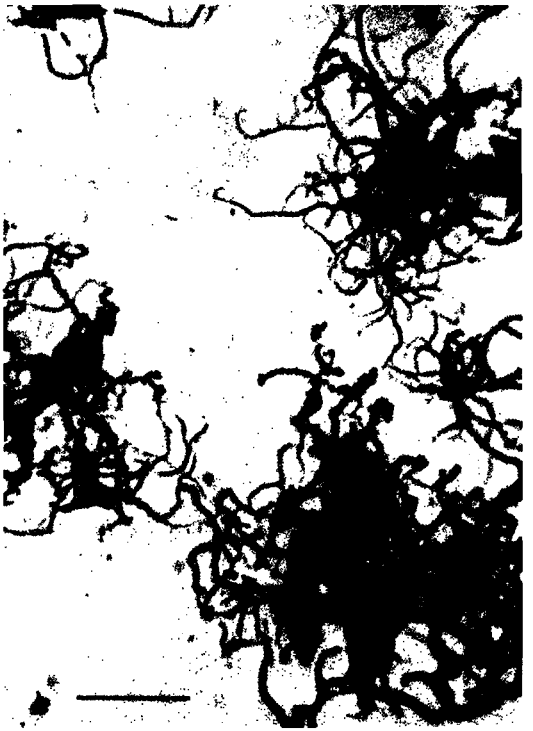


Рис. 52. «Metallogenium symbioticum». Нитевидная стадия роста. Шкала на рисунке соответствует 2 мкм

распространен в почве, живет в ассоциациях с грибами и участвует в окислении марганца и железа. Стадии жизненного цикла этого организма включают кокки и кокки с сужающимися нитями, которые расходятся радиально от центра и покрыты оксидами марганца (рис. 52).

Архебактерии

Архебактерии (археи) (Archaebacteria) — группа организмов, которые согласно филогенетической классификации составляют домен Archaebacteria. Основанием для выделения этих организмов в отдельный домен послужили результаты сравнительного анализа первичной структуры рибосомальной РНК, по которым архебактерии отличаются от всех других прокариот. Это открытие было сделано в 1978 г. группой ученых из США во главе с К. Везе.

Архебактерии отличаются от всех других организмов, только они способны к образованию метана. Многие из них являются экстремофилами, развивающимися в условиях крайних температур, кислотности и солевой концентрации.

По форме и размерам клеток, общим принципам их организации и характеру деления археи сходны с эубактериями, хотя только среди них обнаружены организмы кубической формы. Многие археи подвижны и имеют жгутики, похожие на бактериальные, но несколько отличающиеся деталями организации. Однако представители этого домена имеют существенные особенности.

1. Важнейшей особенностью архей является своеобразие их рибосомальных и транспортных РНК, их рибосомы отличаются также и по форме. Отличительные черты обнаружены и в других компонентах системы синтеза белка.

2. Покровы клеток у разных архей могут иметь разное строение и химический состав, но им часто присуще наличие поверхностных слоев, образованных белковыми или гликопротеидными молекулами правильной или довольно причудливой формы.

3. Некоторые археи осуществляют биохимические процессы, не свойственные никаким другим организмам. Например, только определенные представители архей в процессе своей жизнедеятельности образуют метан.

4. Большинство архей — экстремофилы, т.е. развиваются в экстремальных условиях: при высокой температуре, кислотности, в насыщенных соленых растворах.

5. Археи, видимо, не способны к паразитизму. По крайней мере, к настоящему времени археи, приносящие вред каким-либо другим организмам, неизвестны, хотя среди них много симбионтов, к взаимной пользе живущих совместно с другими организмами. Среди архей много автотрофных форм, не нуждающихся в органической пище и получающих необходимую для жизни энергию за счет окислительно-восстановительных реакций, в которые вовлечены неорганические молекулы.

Архебактерии разделяются на три группы организмов: 1) метанобразующих, 2) экстремальных галофилов, 3) экстремальных термофилов.

Метаногены. Биологическое образование метана осуществляется только архебактериями. Основным путем образования метана является окисление молекулярного водорода углекислотой — «карбонатное дыхание» ($4H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$). В некоторых случаях могут быть использованы соли муравьиной и уксусной кислот, метиловый спирт и метиламины. Таким образом, эти археи

получают необходимую им энергию. Метаногены относятся к строгим анаэробам и быстро погибают при контакте с воздухом. Морфологически метаногены очень разнообразны: среди них есть палочки *Methanobacterium* с клеточной стенкой из псевдомуреина, кокки *Methanococcus* с белковой клеточной стенкой, плоские угловатые формы *Methanohalobium*, псевдопаренхиматозные агрегаты *Methanosarcina* (рис. 53) с гетерополисахаридом, цепи палочек в трубчатых чехлах *Methanothrix* (*Methanosaeta*) и спириллы *Methanospirillum* (рис. 54) с белковой клеточной стенкой.

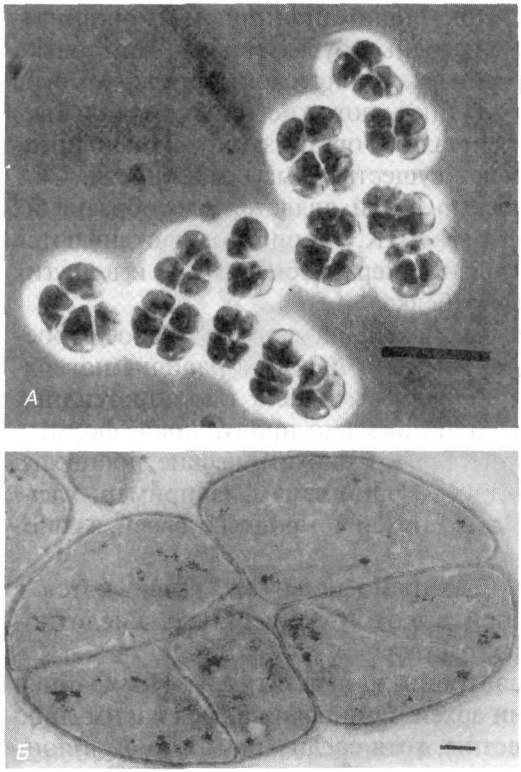


Рис. 53. Архебактерии. *Methanosarcina barkeri.*

А — фазовый контраст, шкала на рисунке соответствует 10 мкм; *Б* — тонкий срез клетки в электронном микроскопе, шкала на рисунке соответствует 200 нм

В таксономии метаногенов употребляется обозначение *Methano-* в отличие от аэробных метанокисляющих метанотрофов *Methylo-*. Существуют экстремально термофильные формы, развивающиеся в зонах горячих источников. Метанообразование происходит в почве. Некоторые метанообразующие археи входят в состав кишечной микрофлоры, живут в рубцах жвачных, образуют витамин B_{12} и снабжают им хозяев. Метанобразующие бактерии часто являются симбионтами простейших и человека.

Экстремальные галофилы представлены небольшой группой архебактерий (галобактерий), развивающихся в рассолах при содержании NaCl не менее 10%. К ним относятся палочковидные *Halobacterium*, кокковидные *Halococcus*, плеоморфные *Haloarcula*, *Haloferax*. Группа натронобактерий *Natronobacterium* и *Natronococcus*

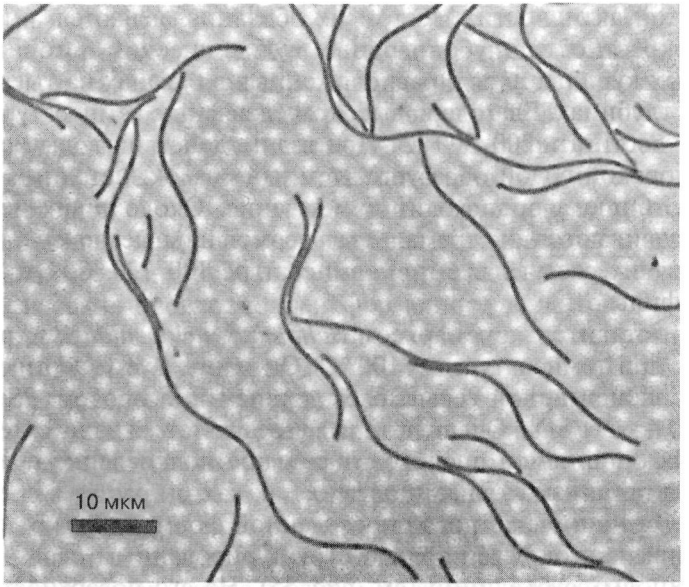


Рис. 54. Архебактерии. *Methanospirillum hungateii.* Шкала на рисунке соответствует 10 мкм

развивается при pH 10 и насыщении раствора содой. Галобактерии развиваются в лагунах или соляных чеках, где испарение приводит к концентрации солей и сопутствующему этому накоплению органических веществ, позволяющему отнести эти организмы к копиотрофам. При отсутствии кислорода и наличии света у этих архей происходит образование так называемых пурпурных или фиолетовых мембран — это участки поверхностной мембраны клетки, содержащие пигмент родопсин, аналогичный родопсину человеческого глаза. В пурпурных мембранах за счет энергии света происходит синтез АТФ (аденозинтрифосфата), являющегося основным носителем энергии в клетках живых организмов. Клетки галофилов содержат также красные каротиноидные пигменты, при их массовом развитии субстрат окрашивается в красный цвет.

Экстремальные термофилы (Crenarchaeota) представляют собой обитателей гидротерм и наиболее тесно связаны с эндогенными процессами в геосфере. Название происходит от греческих корней «крен» — источник, ключ и «архе» — древний. Действительно, эти археи обитают исключительно в горячих источниках, на поверхности Земли или на дне океана, обычно в зонах вулка-

нической активности. Местом их обитания являются, в частности, окрестности глубоководных вулканических источников — «черных курильщиков», расположенных в океанах на тысячеметровых глубинах. Благодаря высокому давлению температура в них может достигать 200–300 °С. При взаимодействии воды источника с морской водой образуется темный осадок, источник как бы дымит. Отсюда происходит их название. Около таких источников развиваются экстремальные термофильные археи, некоторые из них растут даже при температуре 100–120 °С. Это гипертермофилы.

Представитель кренархеот *Sulfolobus acidocaldarius* (рис. 55) растет при температуре до 100 °С. Он использует энергию окисления элементарной серы молекулярным кислородом: $2S + O_2 + 2H_2O \rightarrow 2H_2SO_4$. Очевидно, что в результате жизнедеятельности этих организмов происходит сильное подкисление среды, но это для организма только полезно, так как он растет в среде при pH 1. Он не имеет строго определенной формы и легко ее изменяет, так как окружен только структурированным слоем гликопротеиновых субъединиц (см. рис. 55). На его поверхности присутствуют волоски — пили, при помощи которых он может прикрепляться к частичкам серы, используемым им в качестве субстрата для дыхания.

Особую группу эвриархеот составляют кислотолюбивые археи, использующие при жизни органические соединения. Сюда относятся так называемые термоплазмы (*Thermoplasma*), развивающиеся в горячих и кислых вулканических источниках и ли-

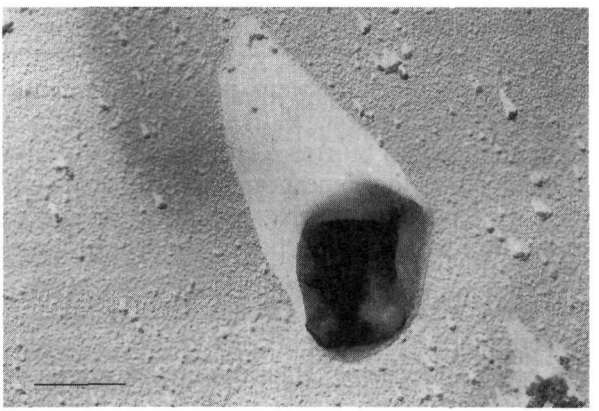


Рис. 55. Архебактерии. *Sulfolobus acidocaldarius*. Шкала на рисунке соответствует 0,5 мкм

шенные клеточной стенки, подобно микоплазмам. Цитоплазматическая мембрана этих клеток обладает удивительной устойчивостью. Это анаэробные серовосстанавливающие бактерии с оптимумом роста при температуре от 85 до 105 °С.

Picrophilus (в переводе кислотолюб) растет при pH 0–2,2 и температуре 105 °С. Кроме цитоплазматической мембраны их клетка имеет слой белковых субъединиц, окружающих протопласт.

На древней Земле в начальные периоды эволюции, архебактерии, видимо, доминировали в биосфере и играли ведущую роль в биологических процессах трансформации элементов. В то время особенное значение имели процессы получения энергии прокариотами за счет окисления молекулярного водорода и использования в окислительно-восстановительных реакциях соединений серы. Эти вещества есть среди продуктов вулканической деятельности, и их использование микроорганизмами должно было иметь особое значение в периоды, когда органическое вещество содержалось в биосфере еще в очень незначительном количестве. В океанических глубинах около вуланических источников типа «черных курильщиков» могла развиваться жизнь, независимая от энергии Солнца, возможность существования которой еще недавно трудно было себе представить. Влияние, которое оказали архебактерии на эволюцию жизни на Земле, трудно оценить. Сведения об этой группе живых организмов стремительно расширяются.

ВИРУСЫ И ФАГИ

Группа чрезвычайно мелких паразитов, способных развиваться только внутри клеток других организмов — растений, животных, грибов, бактерий и актиномицетов, вызывая болезнь организмов или полную гибель микробных клеток. К вирусам относят паразитов животных и растений, к фагам — паразитов микроорганизмов (альго-, мико-, бактерио- и актинофаги).

Организмы, составляющие эту группу, не имеют клеточного строения, они существуют в виде особых инфекционных частиц — вирионов. Вирусы были открыты в конце XIX в. Д.И. Ивановским при исследовании болезни табака — табачной мозаики. Он назвал возбудителей этой болезни фильтрующимся вирусом, так как инфекционные частички — вирионы — проходили через бактериальные фильтры. Вирус табачной мозаики (ВТМ) в 1935 г. был получен У. Стенли в кристаллической форме. Его вирионы имеют форму многогранника. Вирионы других вирусов могут быть разной формы и размеров. Каждый вирион состоит из

нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и белковой оболочки — капсида, сложенной из отдельных единиц — капсомеров. Оба типа нуклеиновых кислот встречаются как в двуцепочечной, так и в одноцепочечной форме. Для каждого вируса характерна определенная форма нуклеиновой кислоты.

Они бывают палочковидные, нитевидные, сферические, цилиндрические. Структура может быть шаровидной, пулевидной или кирпичеобразной. Например, у вирусов животных существует липопротеидная оболочка, обволакивающая белковую «сердцевину» с «запечатанной» в ней нуклеиновой кислотой. Вирусы спиральной и нитчатой формы обычно паразитируют на растениях. Эти вирусы состоят только из нуклеиновой кислоты и белка.

Размеры вирусных частиц также существенно варьируют. Наиболее тонкие нитевидные вирусы имеют диаметр около 10 нм, а длина самых протяженных достигает 2 мкм. Диаметр сферических вирионов колеблется от 20 до 300 нм. Самые крупные из известных вирусов — родственники вируса оспы, их кирпичеобразные вирионы могут достигать длины 450, ширины и толщины 260 нм. Объекты такой величины уже находятся на пороге разрешающей способности светового микроскопа.

Особенности строения заражаемой клетки — один из факторов, от которых зависит форма вируса. Так, бактерии и растительные клетки помимо цитоплазматической мембраны окружены довольно плотными и прочными стенками, преодолеть которые — серьезная проблема. Многие фаги решают ее при помощи специального приспособления, несколько напоминающего шприц. Отсюда их излюбленная форма, в которой хвостовой отросток выполняет роль иглы. Вирусам растений часто помогают пройти сквозь стенку механические повреждения, наносимые насекомыми.

У некоторых вирусов «прописка» очень строгая. Например, вирус полиомиелита может жить и размножаться только в клетках (да и то не всех) человека и приматов. Многие вирусы передаются клещами. Они могут иметь широкий спектр хозяев, включающий позвоночных и беспозвоночных животных.

В клетке хозяина вирусные нуклеиновые кислоты реплицируются, не подчиняясь клеточному расписанию, а вирусные белки синтезируются, хотя и на клеточном «оборудовании», но по собственному расписанию.

Размножение вируса может заканчиваться гибелью клетки. Но некоторые вирусы ведут себя более расчетливо. Они не убивают

клетку, обеспечивающую им «хлеб и кров», а находят способ для относительно мирного с ней сосуществования. Развивается хронический инфекционный процесс, при котором и волки (вирусы) сыты и овцы (клетки) целы, хотя и не вполне здоровы.

Есть вирусы «соглашатели», которые более склонны подчиняться клеточному контролю. Это умеренные вирусы. Геном этих вирусов включается в состав клеточной хромосомы, при этом вирусная ДНК ковалентно соединяется с клеточной. Вирусные гены как бы превращаются в клеточные. Клетки и их хромосомы делятся, а вместе с хромосомами в каждую дочернюю клетку попадают и затаившиеся вирусные гены. Но при определенных обстоятельствах вирус выходит из подполья, его гены начинают активно работать, из разрушающейся клетки выходит молодое поколение вирусных частиц и начинается поиск новых жертв.

Сосуществование с вирусом не обходится бесследно для клетки. Свойства ее могут драматически меняться под влиянием хозяйничающих в ней вирусных белков. В некоторых случаях зараженная клетка становится раковой.

Фаги описаны Ф. Туортом и Ф. д'Эррелом независимо друг от друга. Бактериофаги состоят из головки и хвостового отростка, которым они прикрепляются к клетке — хозяину (рис. 56). Через

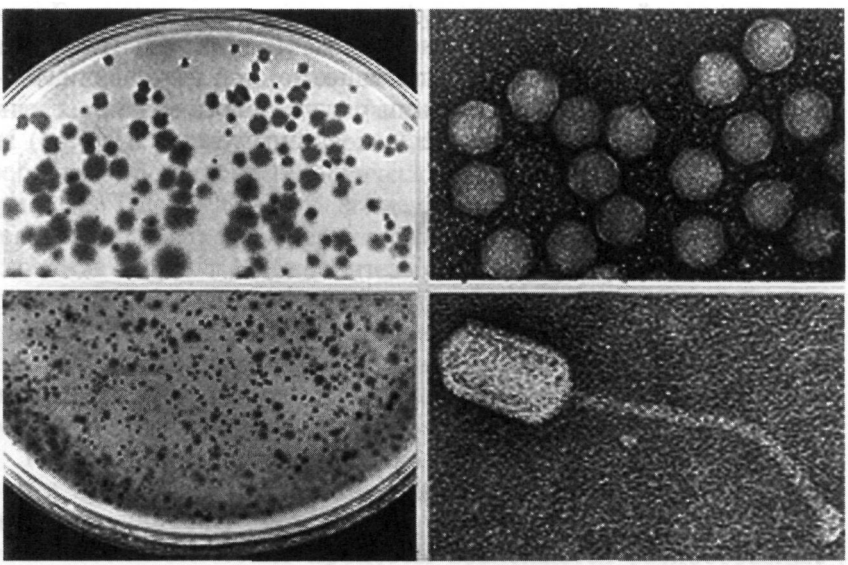


Рис. 56. Фаги: *слева* — типы негативных колоний ризобиофага; *справа* — типы фаговых частиц

этот отросток в клетку вводится («впрыскивается») фаговая ДНК по типу шприца. Количество вновь синтезируемых в одной клетке вирусных частиц («выход фага») может достигать нескольких сотен.

Содержание фаговых частиц в почве или другом субстрате можно определить по числу так называемых «негативных колоний» (рис. 56) на питательном агаре с ростом культуры лизогенной, т.е. носящей фаг бактерии.

Если фаг не вызывает гибели бактериальной клетки, но передается при делении из одной клетки в другую, то он называется умеренным, а носящие его бактерии лизогенными. Явление фагоносительства или лизогении было описано одним из основоположников учения о бактериофагах д'Эррелом. Он считал, что культуры загрязняются фагом извне. Они называются лизогенными, состоят из устойчивых и чувствительных к определенному фагу клеток. Если происходит ослабление клетки бактерии, то фаг, находящийся в ней, может вызвать ее гибель. Фаги специфичны. Они поражают определенные виды клеток, и это свойство используется для систематики бактерий.

В почве вирусы и фаги не размножаются, но сохраняются длительное время.

В последние годы появилась принципиальная возможность создания новой группы медицинских препаратов на основе элементов генома вируса натуральной оспы. Индивидуальные белки данного вируса, полученные с помощью генной инженерии, могут быть эффективны при лечении ряда патологических состояний — воспалительных, септических, аутоиммунных и др.



Глава вторая

УЧАСТИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПРЕВРАЩЕНИИ ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ

Чем больше мы изучаем химические явления биосферы, тем более мы убеждаемся, что в ней нет случаев, где они не были бы зависимы от жизни.

В.И. Вернадский

История образования верхних оболочек Земли — атмосферы, гидросферы, осадочных пород и особенно педосферы (почвенного покрова) — тесно связана с деятельностью микроорганизмов. Без понимания законов их функционирования в природе не может быть науки о почве.

Все процессы на Земле на исходном этапе обеспечиваются энергией Солнца. Ежесекундно наша планета получает от Солнца $(4–5) \cdot 10^{13}$ ккал. Эта энергия вызывает движение двух круговоротов — большого геологического и малого биологического (рис. 57). Только 0,1–0,2% солнечной энергии поглощается растениями, однако эта энергия совершает огромную работу: она «запускает» процессы биосинтеза и трансформируется в энергию химических связей синтезируемых органических веществ. Если в среднем КПД растений составляет 0,1%, то у отдельных фотосинтезирующих организмов он может быть значительно выше (например, в тропическом дождевом лесу 2–3%, у водоросли хлореллы он достигает 10%).

Главный запас потенциальной биогенной энергии сосредоточен в почвенном покрове в виде корней растений, биомассы микроорганизмов и гумуса.

В биосинтетические процессы вовлекаются разнообразные элементы, которые подвергаются постоянным превращениям, в результате которых в почвенном слое происходит взаимодействие

малого биологического круговорота с большим геологическим круговоротом за счет включения процессов обмена между почвой, литосферой, гидросферой и атмосферой (см. рис. 57). Некоторые из этих процессов определяют формирование главного свойства почвы — плодородия. Три источника плодородия связаны с деятельностью почвенных микроорганизмов: 1) минерализация органических остатков; 2) вовлечение в биологический круговорот химических элементов из минералов литосферы; 3) биологическая фиксация азота.

Фотосинтетическое связывание углерода и его перевод в органические соединения производится главным образом растения-

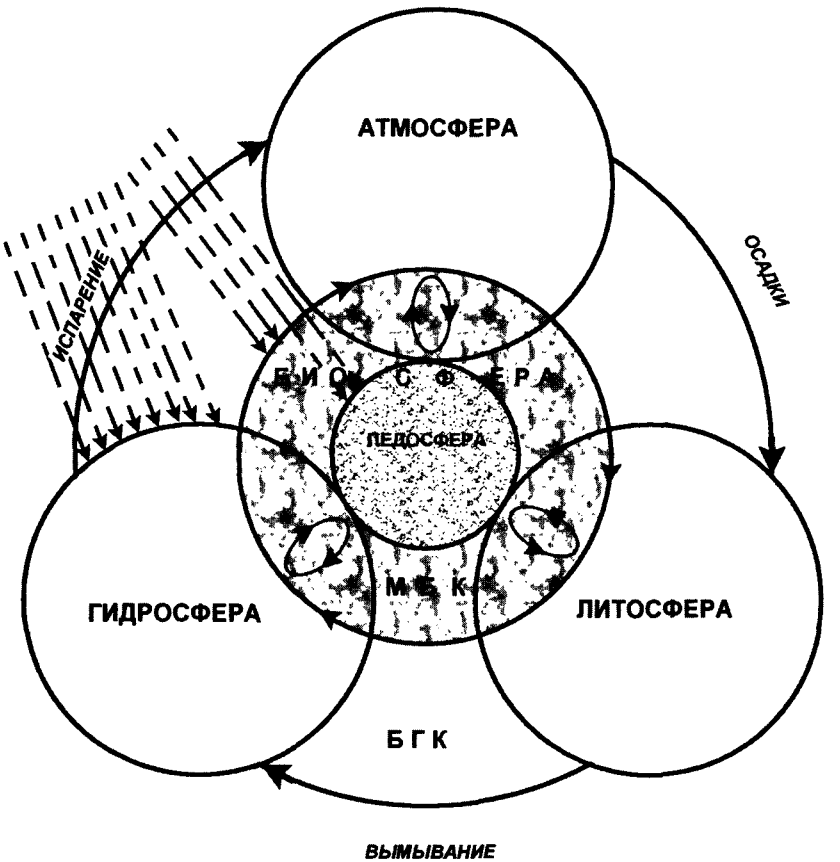


Рис. 57. Взаимосвязь малого биологического круговорота веществ в биосфере с большим геологическим круговоротом

ми и водорослями путем вовлечения в биосинтетические процессы CO_2 из атмосферы. Накопленное органическое вещество затем перерабатывается на разных трофических уровнях консументами и деструкторами (редуцентами). К первым относятся животные, ко вторым — грибы и бактерии. Последовательность этих событий выражается в трофических цепях, или цепях питания. Конечное деструктивное звено этой цепи — минерализация органических веществ с возвратом CO_2 в атмосферу — осуществляется в почвенном покрове земли за счет деятельности гетеротрофных микроорганизмов в первую очередь грибов. Около 90% образующейся из органических веществ углекислоты — «микробного происхождения» и только 10% приходится на долю дыхания животных и человека. При этом считают, что грибы дают 2/3 CO_2 или даже больше, а бактерии только 1/3. Однако эти цифры нуждаются в уточнении. Часть органического вещества закрепляется в почве в форме гумуса (рис. 58).

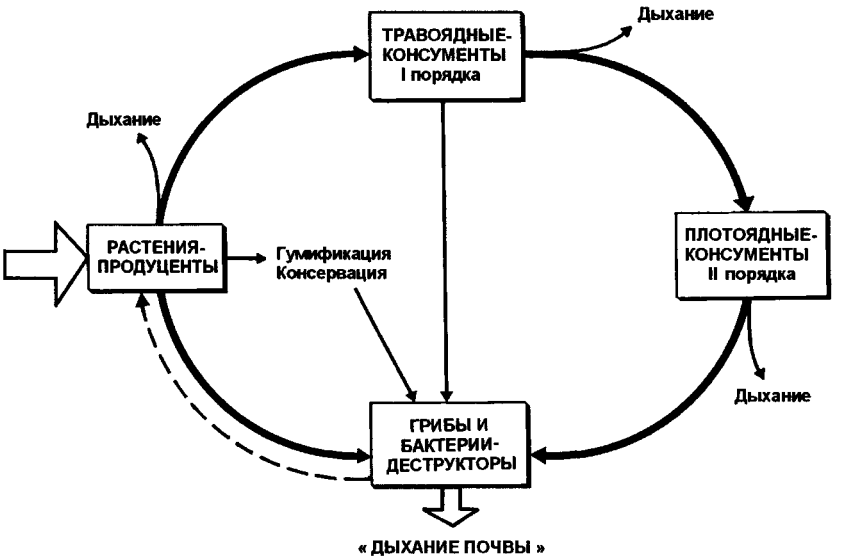


Рис. 58. Поток веществ и энергии в биосфере и образование гумуса

Помимо глобального процесса круговорота углерода, состоящего из синтеза и минерализации органических веществ, почва участвует в обмене многими газами с атмосферой. В ходе фотосинтетической деятельности происходит не только связывание растениями CO_2, но и обогащение атмосферы кислородом. Весь

кислород в газовой оболочке Земли — продукт фотосинтеза. При минерализации органических веществ в атмосферу помимо CO_2 возвращаются еще CH_4, H_2, CO, H_2S, NO, N_2O, N_2. В почве образуются и физиологически активные летучие соединения, такие как этилен, этиламин, нитрозамин, метилртуть. Газы, образующиеся в анаэробной зоне, частично перехватываются аэробами, которые составляют «бактериальный фильтр», и частично попадают в атмосферу, откуда снова вовлекаются в круговорот. Газы являются переносчиками энергии из анаэробной зоны в аэробную.

Превращения органических веществ и обмен газообразных продуктов микробного метаболизма сопровождаются взаимодействием почвенных микроорганизмов с первичными и вторичными минералами почвы. По своему значению для биосферы этот процесс сопоставим с фотосинтезом и фиксацией молекулярного азота, так как минеральные элементы, первоисточник которых находится в литосфере, необходимы для жизни всех организмов на Земле. В процессе почвообразования происходит разрушение минералов породы и извлечение элементов, которые поступают в обменные реакции биосинтеза. Без снабжения растений из почвы такими элементами как фосфор, калий, железо, кальций, магний, микроэлементы, поступающими из минералов, было бы невозможно создание первичной растительной продукции. Разрушение минералов происходит частично под влиянием корневых систем растений, но в наибольшей степени оно осуществляется в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов, образующих органические и минеральные кислоты, щелочи, а также выделяющих во внешнюю среду синтезированные ими хелаты, полисахариды, фенольные соединения. Эти вещества прямо или косвенно взаимодействуют с минералами, разрушая кристаллические решетки, образуя комплексные соединения, переводя элементы из одной формы в другую с изменением их валентности и подвижности.

Таким образом, роль почвенных организмов проявляется не только в деструкции органической массы растений и животных, но также в контроле газового состава атмосферы, химического состава грунтовых вод и преобразовании литосферы, граничащей с почвой.

Высокая активность и огромные масштабы совершаемых микроорганизмами планетарных превращений веществ обусловлены их огромной численностью, повсеместным распространением, необычайной скоростью роста и разнообразием метаболических процессов.

ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБНОГО МЕТАБОЛИЗМА

В процессе своего метаболизма (обмена веществ) организмы воздействуют на почву, растения, состав атмосферы и на природные воды. Организмы живут, растут, размножаются, чем изменяют окружающую среду. Согласно теории Геи (название происходит от имени богини земли Геи), разработанной Л. Маргулис и Д. Лавлоком, эти изменения проводятся так, что организмы создают среду, наиболее благоприятную для своей жизни. Так, вместо первоначальной атмосферы Земли, которая была малоблагоприятной, они создали современную атмосферу, которая по составу газов, тепловому режиму и предохранению организмов от ультрафиолетового излучения является хорошей, если не идеальной, для проявления жизни во всем ее многообразии. Ранее бóльшее значение придавали приспособлению организмов к окружающим условиям.

Чтобы понять роль организмов в природе, нужно знать многообразие их метаболизма. Организмы могут проводить сотни и тысячи реакций, которые не могут происходить в природных условиях чисто химических путем. Это объясняется тем, что организмы влияют на химические превращения с помощью ферментов — биокатализаторов белковой природы — причем могут осуществлять энергоемкие процессы, подводя извне необходимую энергию, например в виде АТФ (ATP) (аденозинтрифосфата) (рис. 59). Существует несколько тысяч ферментов и обычно у них наблюдается строгая специфичность: один фермент — один субстрат. Синтез и активность ферментов строго регулируются, механизмы регуляции многообразны, хорошо изучены. Ферменты снижают уровень

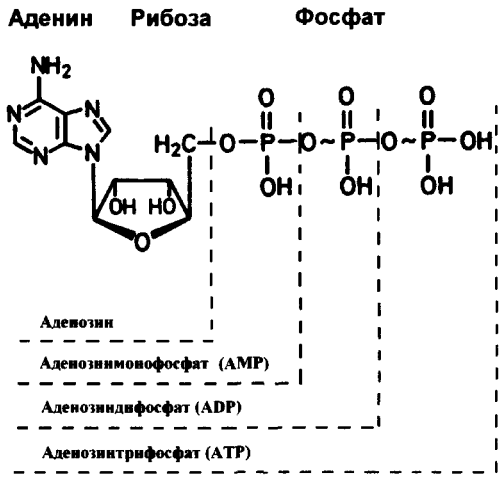


Рис. 59. Структура аденозинтрифосфата (АТФ)

активации, необходимый для протекания реакции и тем самым ускоряют реакцию в 10^{10} раз. Если с участием фермента реакция протекает за 1 мин, то без фермента она прошла бы за 20 тыс. лет.

Обмен веществ, или метаболизм, представляет собой совокупность процессов распада и синтеза, обеспечивающих поддержание, рост и размножение организма. Обмен веществ слагается из энергодающих процессов — катаболизма и из энергозависимых процессов синтеза — анаболизма (рис. 60, 61). Один из путей расщепления глюкозы представлен на рис. 62. Видно, что он включает много этапов, причем пока образуются только 2 молекулы АТФ. Цикл трикарбоновых кислот (рис. 63) служит для окисления ацетата до CO_2 с отщеплением водорода, который передается в дыхательную цепь. В этом цикле образуется одна молекула АТФ и отщепляется одна молекула CO_2. Он же дает строительные блоки для анаболизма.

Подробно изучены механизмы транспорта веществ в клетки. Клеточная стенка не служит преградой для небольших молекул. Органеллой, ответственной за транспорт питательных веществ внутрь клетки, является двуслойная фосфолипидная мембрана с включенными в нее белками переносчиками — пермеазами (рис. 64). Поглощаться, как правило, могут только те вещества,

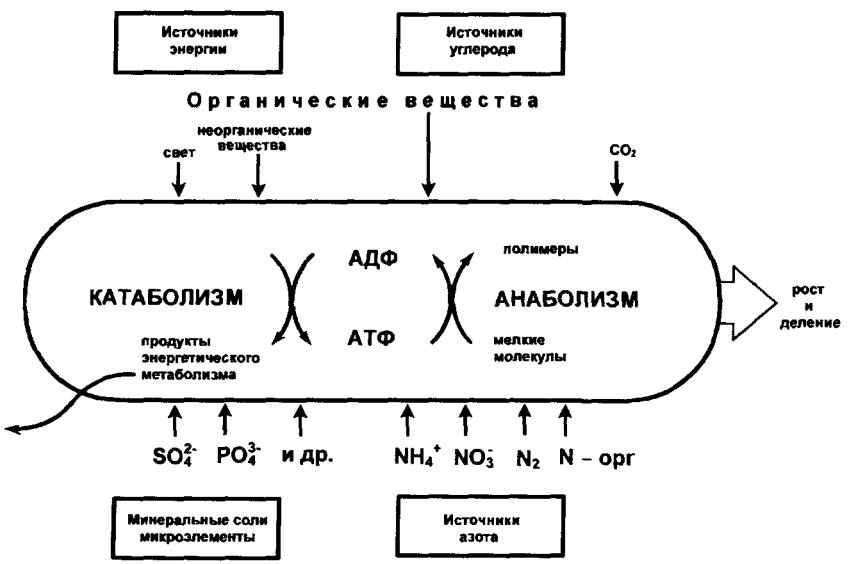


Рис. 60. Схема метаболизма бактерий

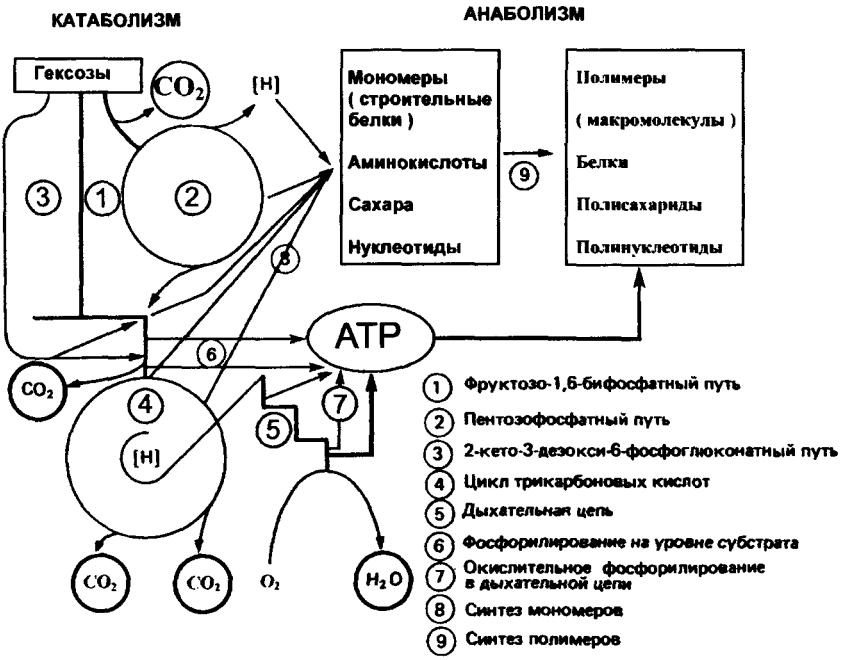
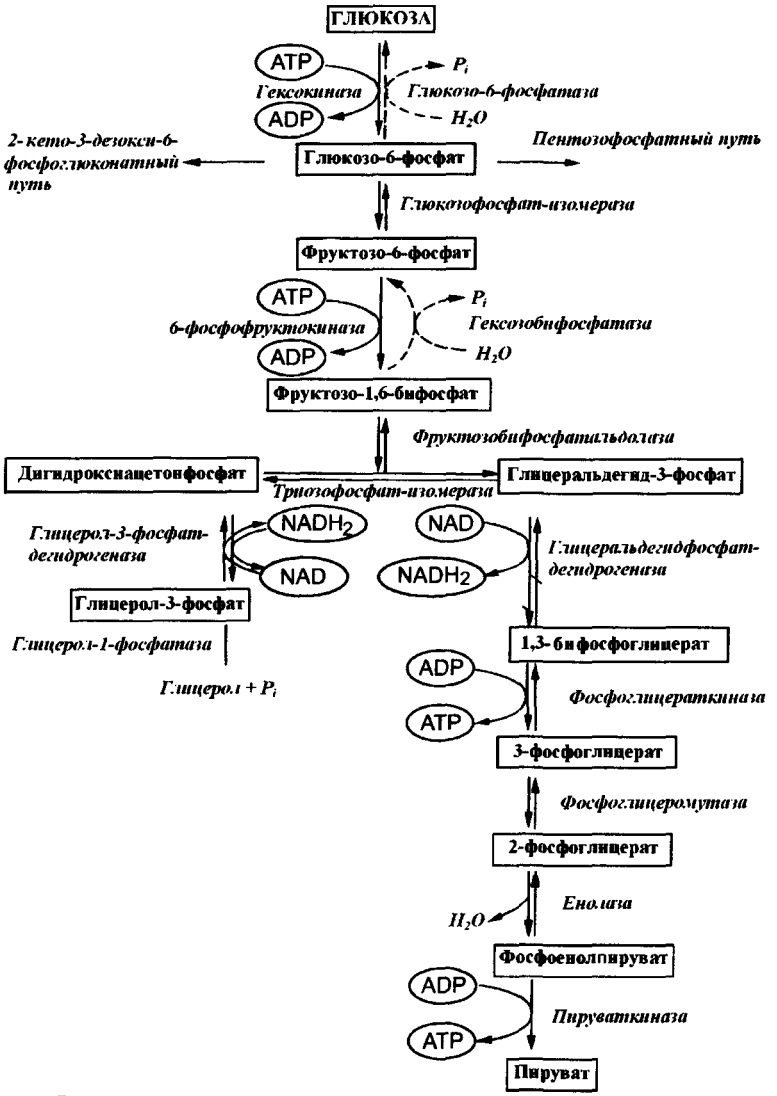


Рис. 61. Катаболизм и анаболизм клеток

для которых имеются соответствующие транспортные системы. Вещества могут проникать в клетку при пассивной диффузии. Таким путем в клетку в небольшом количестве проникают чужеродные вещества. Сахара, аминокислоты и другие метаболиты таким путем в клетку не проникают. При облегченной диффузии вещество транспортируется в клетку при условии, что его концентрация в клетке меньше, чем в окружающей среде. Этот процесс осуществляется субстрат-специфическими пермеазами и не требует затрат энергии. Активный транспорт требует затрат энергии в виде АТФ и вещество может накапливаться в клетке против градиента концентрации. При транслокации группы переносимая молекула в процессе транспорта видоизменяется, например фосфорилируется.

Существует принцип биохимического единства жизни на Земле, который заключается в универсальности ряда процессов и явлений. Так, универсален генетический код (ДНК, РНК), «строительные блоки». Например, белки состоят из аминокислот, нуклеиновые кислоты — из пуриновых и пиримидиновых оснований,



Баланс:
Глюкоза 2 Пируват + 2ATP + 2 $NADH_2$

Рис. 62. Фруктозо-*1,6*-бифосфатный путь расщепления глюкозы (гликолиз)

полисахариды — из моносахаров. Основной источник энергии (АТФ), пути расщепления сахаров и дыхательная цепь едины. На фоне этого единства у микроорганизмов прослеживается много-

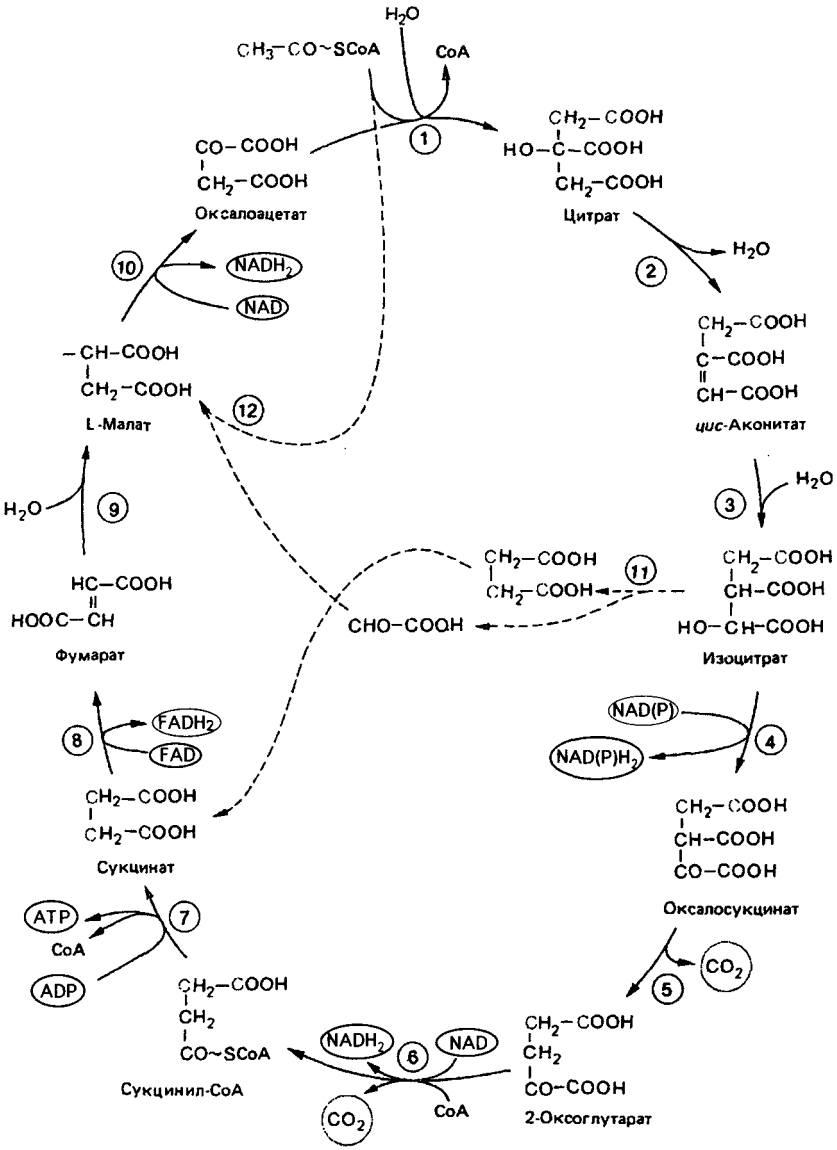


Рис. 63. Цикл трикарбоновых кислот

образие в процессах катаболизма и анаболизма, что выражается в различии источников энергии, источников углерода и восстановителя (водорода и электронов).

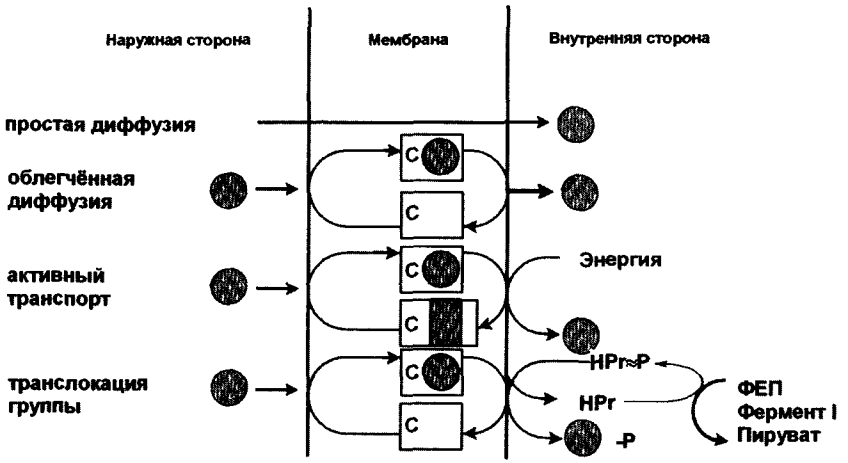


Рис. 64. Транспорт веществ в клетку

По типам питания организмы могут быть разными. Главное — это источник энергии, донор водорода (электронов) и источник углерода для построения органического вещества:

1) источник энергии: а) фототрофы — источник энергии свет, б) хемотрофы — источник энергии химические вещества (органические или неорганические);
2) донор водорода (электронов): а) органотрофы используют органические вещества; б) литотрофы используют неорганические вещества — H_2O, H_2, NH_3, H_2S, S, CO, Fe^{2+};
3) источник углерода: а) автотрофы используют CO_2, б) гетеротрофы используют органические вещества.

При обозначении организма иногда используют только две, но чаще все три характеристики.

Примеры:

- фотолитоавтотрофы — растения, цианобактерии, пурпурные и зеленые бактерии;
- хемолитоавтотрофы — нитрификаторы, водородные бактерии, метаногенные бактерии;
- хемоорганогетеротрофы — большинство бактерий, грибы, животные, человек.

Встречаются микроорганизмы, способные переходить от одного типа питания к другому, например, от фотоавтотрофии к хемогетеротрофии. Такие организмы называют миксотрофами. К ним можно отнести водоросли, например зеленую водоросль *Chlorella vulgaris*, которая может расти на свету за счет фотосинтеза, а при отсутствии света — за счет органических веществ.

Процессы катаболизма создают в клетке вещества с макроэргическими связями. Наиболее общее соединение такого типа — аденозинтрифосфат (АТФ), который образуется в результате реакций фосфорилирования. У микроорганизмов различают три типа фосфорилирования: 1) субстратное; 2) фотофосфорилирование; 3) окислительное фосфорилирование. Появление этих типов реакций связано с ходом эволюции жизни на Земле. Если у высших организмов — растений и животных — преобладает один из типов энергетического метаболизма, то у более древних организмов прокариот имеются все указанные типы.

Наиболее примитивным способом получения энергии являются процессы субстратного фосфорилирования (фосфорилирования субстрата) — брожения, за счет которых существует несколько групп прокариот, широко представленных в почве. Брожение — это окислительно-восстановительные процессы превращения органических соединений, сопровождающиеся выходом энергии. Брожение протекает без участия молекулярного кислорода в анаэробных условиях, т.е. это окисление анаэробного типа. Электрон в окисляемых органических веществах переносится с одной части на другую часть органической молекулы, выступающей в роли его акцептора. Высвобождаемая на окислительном этапе процесса энергия запасается в молекулах АТФ. В среде накапливаются низкомолекулярные окисленные и восстановленные продукты — результат расщепления исходных молекул сбраживаемого субстрата. Брожению подвергаются углеводы, спирты, органические кислоты, аминокислоты, пурины и пиримидины. Продуктами брожения являются органические кислоты, спирты, ацетон, а также CO_2 и H_2. Обычно накапливается несколько продуктов, но по главному из них различают брожения: спиртовое, молочнокислое, маслянокислое и др. (рис. 65).

Следующим типом получения энергии вначале был также анаэробный процесс возникновения жизни за счет света — фотофосфорилирование. В настоящий период существования жизни на нашей планете у микроорганизмов есть несколько типов фотосинтеза. Фотосинтезирующие прокариотные организмы представлены пурпурными и зелеными бактериями, а также большой группой широко распространенных в почвах цианобактерий, почвенные фотосинтезирующие эукариоты — водорослями. Особый тип фотофосфорилирования на мембране обнаружен у галобактерий — представителей архебактерий, обладающих красным пигментом родопсином, заменяющим хлорофилл. У эукариот и цианобактерий фотофосфорилирование сопровождается выделением

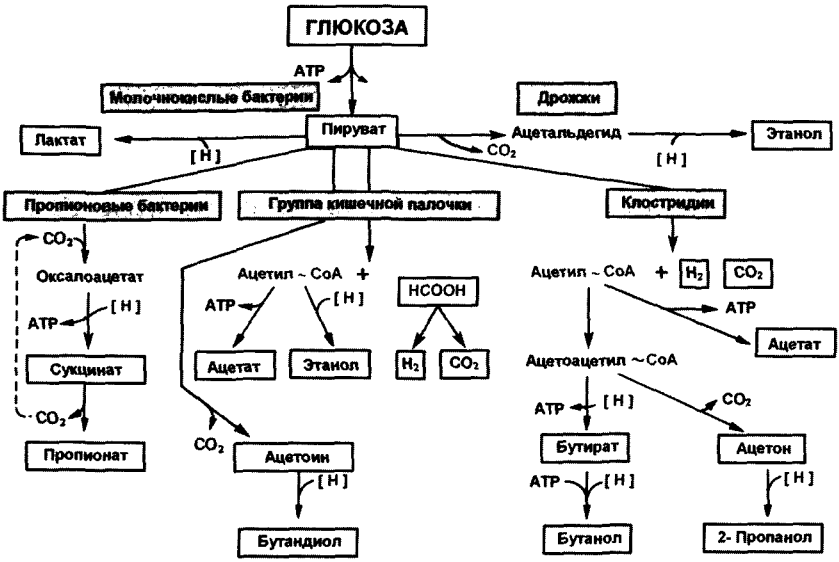


Рис. 65. Типы брожений и их возбудители

кислорода, у остальных прокариот фотосинтез бескислородный (без выделения свободного кислорода).

Появление в атмосфере Земли кислорода в результате фотосинтеза привело к возникновению нового типа энергетического метаболизма, основанного на акцептировании электрона кислородом. Это так называемое окислительное фосфорилирование, в котором различают дыхание (перенос электрона на молекулярный кислород) и анаэробное дыхание (перенос на неорганические акцепторы — сульфаты, нитраты, карбонаты) (рис. 66).

Анаболические процессы, или конструктивный (строительный) метаболизм, связаны количественно главным образом с источниками углерода и азота, которые могут быть в органической и неорганической форме. Соотношение C : N в биомассе бактерий составляет 5:1, а в среде оптимальное соотношение должно быть 25:1, так как 1/5 часть углерода включается в вещества клеток, а 4/5 расходуется на энергетические нужды (это усредненные весьма ориентировочные расчеты). Источниками углерода служат CO_2 и(или) органические соединения. В качестве источников азота выступают белки, пептиды, аминокислоты, нитраты, аммонийные соединения и молекулярный азот. Кислород поступает в органическое вещество главным образом из CO_2, а водород — из воды.

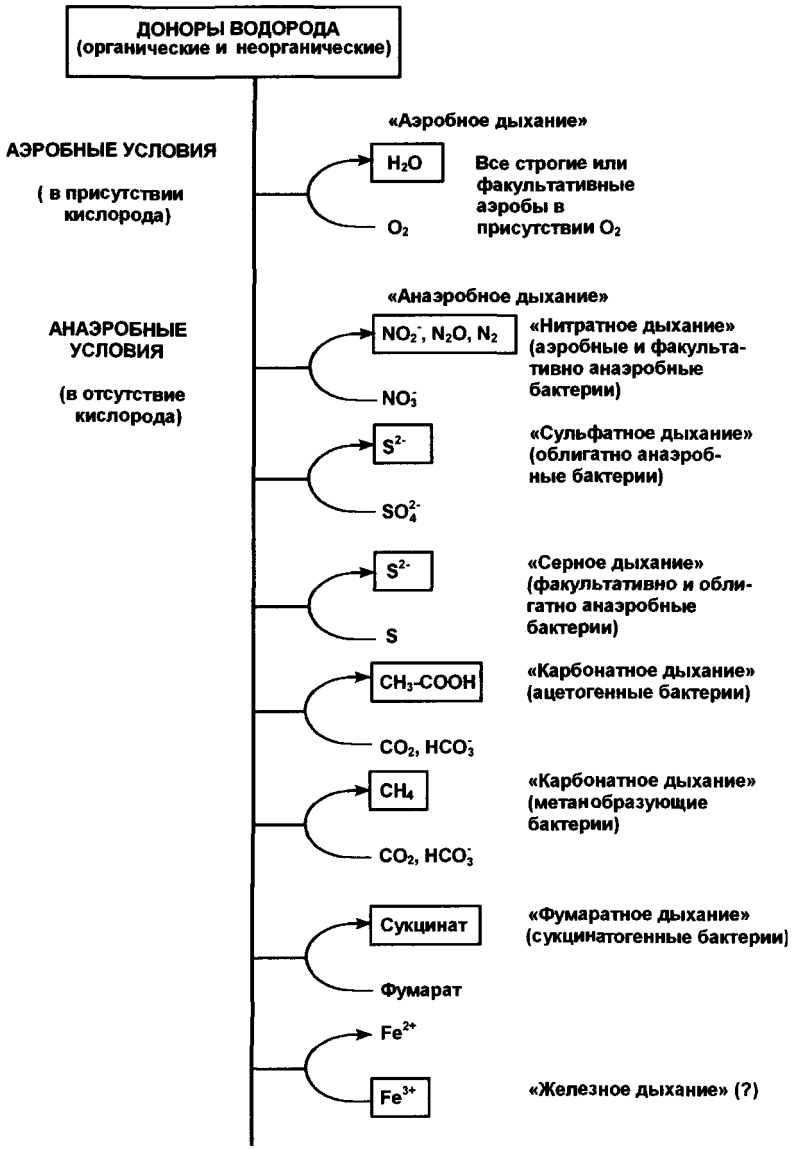


Рис. 66. Аэробное и анаэробное дыхание

Кроме источников основных элементов — органогенов, зольных элементов и микроэлементов многие микроорганизмы нуждаются в специфических веществах, которые лимитируют рост и

поэтому называются факторами роста. Такими факторами у микроорганизмов могут быть витамины, аминокислоты, пуриновые и пиримидиновые основания. Независимые от органических факторов роста микроорганизмы называют прототрофами, а нуждающиеся в каком-либо ростовом факторе — ауксотрофами.

Специфические потребности микроорганизмов в источниках питания, факторах роста или микроэлементах делают их объектами, удобными для использования в качестве биологических индикаторов, например при определении потребности почвы в удобрениях, количественном анализе содержания витаминов или микроэлементов в почве. Впервые на свойства микроорганизмов как химических реактивов обратил внимание академик В.Л. Омелянский. В 1906 г. он написал статью «О применении бактериологического метода при химическом исследовании», в которой отметил две особенности микроорганизмов как биологических индикаторов: их специфичность и исключительную чувствительность.

Некоторые продукты метаболизма и особенно вторичные метаболиты являются ценными веществами. Это аминокислоты, лимонная кислота и другие органические кислоты, различные сахара, ферменты, витамины, антибиотики, которые составили целую эпоху в развитии микробиологии, в том числе и почвенной микробиологии. Микроорганизмы способны к «сверхсинтезу» некоторых веществ, которые образуются ими в избытке, выделяются в среду или аккумулируются в клетке. На этом свойстве основано промышленное использование микробов для получения разных целевых продуктов. Почва в таком случае выступает как неистощимый источник микроорганизмов, образующих разнообразные ценные вещества и в первую очередь антибиотики, витамины, стимуляторы роста растений.

Все процессы катаболизма и анаболизма протекают не самопроизвольно, а катализируются особыми ферментами. Клетка обладает способностью управлять скоростями отдельных реакций и тормозить или ускорять весь метаболический путь за счет наличия регуляторных механизмов.

Процессы анаболизма регулируются в клетке механизмом, который называется репрессией конечного продукта. Сигнал к прекращению синтеза белковых молекул в большинстве случаев поступает от конечных продуктов процесса. Он проявляется в том, что в цепи одного из метаболических путей есть фермент, имеющий регуляторный центр, который может связываться с конечным продуктом данного пути биосинтеза и изменять активность фермента (аллостерический фермент) (рис. 67).

Процессы катаболизма регулируются при помощи механизма катаболитной репрессии. Если в среде для роста имеется два субстрата, то бактерии в первую очередь используют тот из них, который обеспечивает более быстрый рост, а второй потребляют только по исчерпании первого — явление диауксии. В этом случае синтез ферментов для использования второго субстрата репрессируется первым катаболитом.

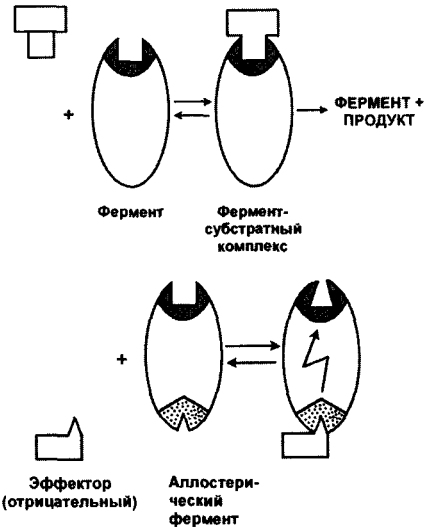


Рис. 67. Аллостерические ферменты

Ферменты делят на конститутивные, т.е. всегда синтезируемые организмом независимо от условий его роста, и индуцибельные, которые синтезируются клеткой только в присутствии соответствующего субстрата. В этом одна из особенностей ферментных систем микроорганизмов. Другая особенность — образование экзоцеллюлярных (внеклеточных) ферментов, которые расщепляют сложные молекулы субстрата во внешней среде (целлюлоза, белки, лигнин, хитин, липиды, пектин). При этом клетка может синтезировать много фермента и поддерживать высокую активность процесса превращения экзогенного субстрата. Результатом является переработка больших количеств разнообразных веществ микроорганизмами при малой их биомассе.

Ферменты характеризуются специфичностью действия и специфичностью субстрата. Последнее свойство используется при построении названий ферментов: к названию специфического для субстрата фермента прибавляется окончание «аза». Например, пектиназа, целлюлаза, липаза, фосфатаза, протеаза (от слова протеин — белок), амилаза (от слова амилоза — крахмал) и др.

Одним из важнейших факторов деятельности микроорганизмов в почве, который оказывает существенное влияние на ход и интенсивность всех процессов, является формирование природных группировок, в которых все члены работают согласованно и взаимозависимо. Это синтрофные ассоциации и метабиотические цепи. При синтрофном росте ассоциация быстрее и полнее

усваивает субстрат, чем в отдельности каждая популяция, входящая в ее состав. В метабиотических цепях каждый последующий организм усваивает тот субстрат, который является конечным продуктом деятельности предшественника. В результате микроорганизмы оказываются способными утилизировать бесконечное множество различных соединений — природных и создаваемых человеком (ксенобиотиков). Наиболее стойкие природные соединения — лигнин и гумус — тоже подвергаются микробной деградации, хотя и медленнее, чем другие органические вещества. Неприродные синтезированные химиками органические соединения не всегда разлагаются микроорганизмами (многие полимеры и пестициды). Они опасны тем, что могут накапливаться в почве в угрожающих количествах.

Совокупность микроорганизмов, способных осуществлять одну и ту же общую физиологическую функцию в цепи превращения веществ, в микробиологии принято называть физиологической группой. Примерами могут служить физиологические группы микроорганизмов, участвующих в превращениях азота (нитрификаторы, аммонификаторы, денитрификаторы, азотфиксаторы) или серы (серные, тионовые, сульфатредуцирующие). Такое разделение микроорганизмов на физиологические группы закрепилось в почвенной микробиологии благодаря широкому внедрению принципа элективности С.Н. Виноградского: в специфических избирательных условиях может работать только определенный микроорганизм или группа организмов с четко обособленной функцией. В последнее десятилетие было получено много доказательств смены функций у одного и того же вида микроорганизма в зависимости от условий. Например, типичный азотфиксирующий микроорганизм при наличии нитратов, органического вещества и в анаэробных условиях осуществляет денитрификацию и не фиксирует, а выделяет N_2. При использовании белка он становится аммонификатором. Следовательно, понятие физиологической группы нельзя считать строго ограниченным определенным набором видов. Это подвижная группировка микроорганизмов, проявляющих в данный момент определенную функциональную активность при заданных условиях среды. Правильнее говорить не о физиологических группах, а о физиологических функциях микроорганизмов, которые могут проявляться по-разному в зависимости от условий, хотя есть и узкоспециализированные группы микробов, например, метаногены, автотрофные нитрификаторы, сульфатредукторы.

ЦИКЛ УГЛЕРОДА

Цикл углерода в почве — важный геохимический цикл, обеспечивающий стабильность углерод-кислородной системы Земли.

С круговоротом углерода связаны важнейшие процессы — фотосинтез и судьба почвенного органического вещества. От динамики этих процессов зависит состояние наземного покрова и атмосферы.

В круговороте углерода и кислорода наиболее четкое выражение находит взаимозависимость и связь всех живых существ на Земле. Благодаря участию в этом цикле микроорганизмов почвы как деструктивного звена происходит замыкание круговорота и совершается циклическое превращение веществ и энергии в биосфере. В этом главнейшая функция почвенных микроорганизмов.

В цикле углерода можно выделить два звена, имеющих планетарные масштабы и связанных с выделением и поглощением кислорода: 1) связывание CO_2 в процессе фотосинтеза и генерация кислорода; 2) минерализация органических веществ с выделением CO_2 и затратой кислорода. Первый процесс совершается в основном растениями, второй — микроорганизмами (рис. 68).

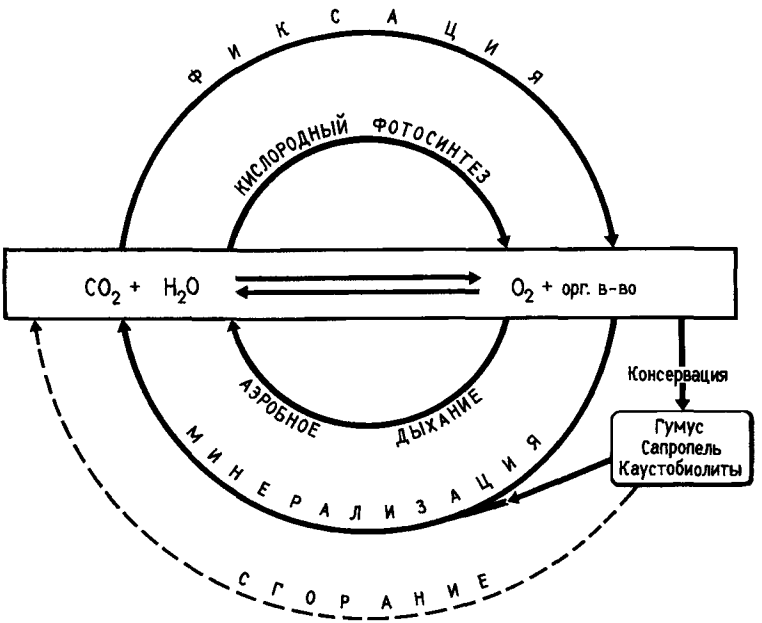


Рис. 68. Цикл углерода и кислорода

Углерод в составе биосферы представлен разнообразными формами — от простейших одноуглеродных соединений до сложнейших молекул лигнина. Рассмотрим разные механизмы синтеза углеродных соединений с участием микроорганизмов почвы и разложения органических веществ в ряду от наиболее простых к сложным и стабильным формам углеродных соединений.

Процессы связывания (фиксации) CO_2

Из углекислоты создается вся первичная органическая продукция. Содержание CO_2 в атмосфере около 0,03%, в почвенном воздухе — на порядок больше. Биологическое связывание CO_2 происходит в процессах фотосинтеза, хемосинтеза и гетеротрофной фиксации. Фотосинтез в основном происходит в наземном слое биосферы, два последних процесса — преимущественно в почве.

Фотосинтез. Фиксация CO_2 в фотосинтезе происходит за счет световой энергии:

$$CO_2 + H_2O + h\nu \rightarrow (CH_2O) + O_2,$$

где $h\nu$ — световая энергия (рис. 69, 70).

На этот процесс в биосфере расходуется 0,1% энергии Солнца, попадающей на Землю. Запасенная в продуктах фотосинтеза энергия служит важным энергетическим источником для ряда процессов, происходящих на Земле. В результате фотосинтеза ежегодно создается 180 млрд т органического вещества, из них 120 млрд т на суше и 60 млрд т в океане и выделяется приблизительно 100 млрд т свободного O_2. Фотосинтез осуществляется высшими растениями, водорослями и некоторыми бактериями. Первичную продукцию суши определил и точно рассчитал в 1864 г. немецкий химик Ю. Либих. В своих расчетах он основывался на продуктивности луга, находившегося около его лаборатории. В дальнейшем (1964–1974 гг.) проводились исследования по Международной биологической программе. Исследователи определяли продуктивность в самых различных уголках земли: поднимались в горы, с вертолетов высаживались в недоступные районы тропических лесов и болот. Получили много ценных сведений о продуктивности различных экосистем, но в то же время установили, что цифры, рассчитанные Ю. Либихом, являются совершенно точными.

В фотосинтезе участвуют пигменты, содержащиеся в хлоропластах (у растений и водорослей) или в мембранных структурах бактерий — хлоросомах, тилакоидах, фикобилисомах.

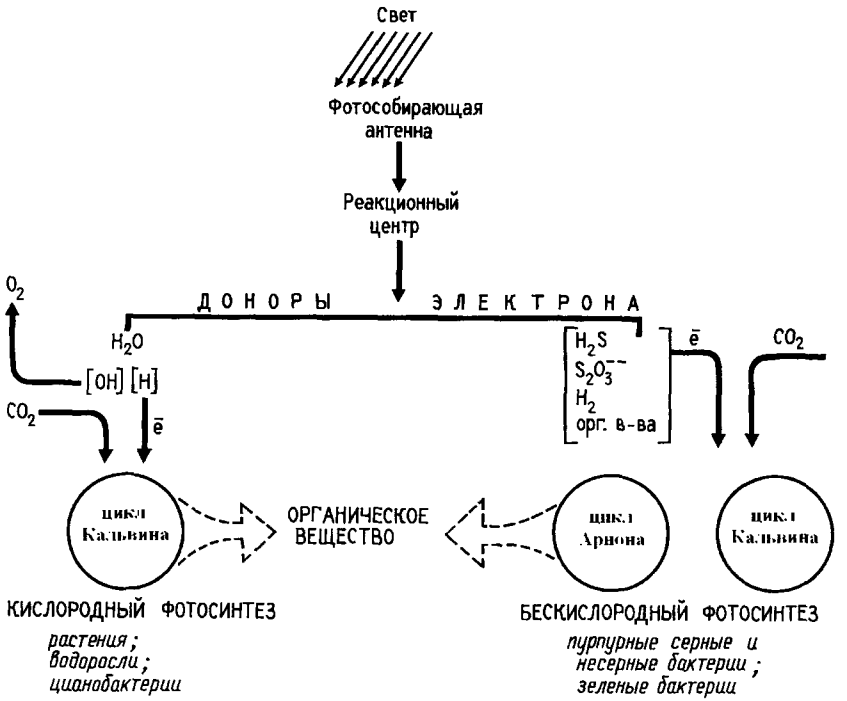


Рис. 69. Схема фотосинтеза у растений, водорослей и бактерий

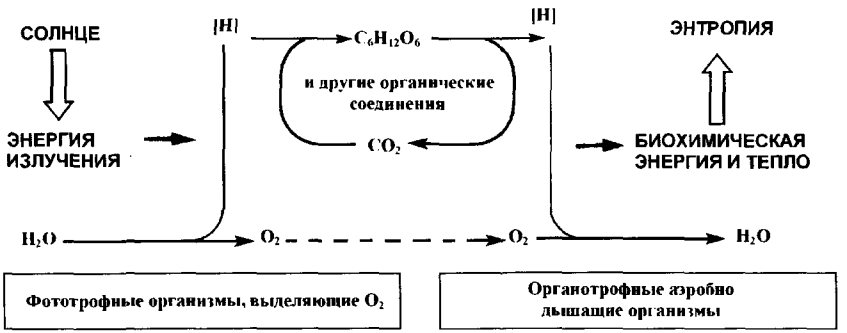


Рис. 70. Фотосинтез и деструкция органических веществ

В основе фотосинтеза лежат окислительно-восстановительные процессы, в которых электроны переносятся от донора-восстановителя к акцептору. Восстановителем в растительном фотосинтезе выступает молекула воды, акцептором — CO_2. При этом

образуется органическое вещество и выделяется кислород. У бактерий донорами электрона могут быть сероводород, сера, водород, органические соединения. Кислород в этом процессе не выделяется (бескислородный фотосинтез) (рис. 69).

Фиксация CO_2 у автотрофных организмов происходит за счет универсального механизма, известного как цикл Кальвина, или рибулозобифосфатный цикл. У зеленых бактерий имеется циклический механизм фиксации CO_2, отличный от цикла Кальвина. В его основе лежат реакции восстановительного карбоксилирования органических кислот, получившие название цикла Арнона.

Фототрофные прокариоты составляют группу микроорганизмов с разным отношением к кислороду — от строгих анаэробов до аэробов, у которых кислород образуется внутриклеточно. Есть факультативные анаэробы, аэротолерантные формы и микроаэрофилы.

Из фототрофных прокариот в почвах обитают цианобактерии, галобактерии (на солончаках) и пурпурные несерные бактерии в болотах и на рисовых полях. Некоторые фототрофные прокариоты развиваются на мхах, папоротниках, высших растениях, они также вступают в более тесные ассоциации с другими организмами, например цианобактерии с грибами образуют некоторые лишайники.

Хемосинтез. Фиксация CO_2 в хемосинтезе происходит за счет энергии окисления внешнего неорганического донора электрона. Этот процесс впервые был описан С.Н. Виноградским в конце прошлого века и назван аноргоксидацией. Хемоавтотрофы известны только среди бактерий (прокариот). К хемосинтезирующим организмам относятся нитрификаторы, серобактерии, железобактерии, водородные бактерии, карбоксидобактерии. Они называются так по субстратам окисления, которыми могут быть NH_3, NO^{2-}, H_2S, S, Fe^{2+}, H_2, CO. Некоторые виды — облигатные хемолитоавтотрофы, другие — факультативные. К последним относятся карбоксидобактерии и водородные бактерии. В отсутствие органических веществ они используют энергию окисления водорода или окиси углерода для фиксации CO_2, а при наличии органических соединений переходят на гетеротрофный тип питания, т.е. они являются миксотрофами.

Гетеротрофная фиксация CO_2**.** Помимо фото- и хемосинтеза, где углекислота служит единственным источником углерода, она может ассимилироваться гетеротрофно, путем присоединения к готовым углеродным цепям. К гетеротрофному связыванию углекислоты способны и такие фотоавтотрофы как высшие расте-

ния, а также животные. Акцепторами CO_2 могут быть различные органические кислоты, чаще всего, пировиноградная (реакция Вуда–Веркмана):

$$CH_3OCOOH + CO_2 \rightarrow COOHCH_2COCOOH,$$

хотя всего известно до 10–12 способов включения CO_2 при гетеротрофной фиксации.

До 3–10% углерода биомассы гетеротрофных организмов может быть построено из CO_2, как это было показано в опытах при использовании меченой $^{14}CO_2$.

Другие пути превращения одноуглеродных соединений

Образование метана биологическим путем из CO_2 и других одноуглеродных источников — метановое брожение — происходит в болотах, торфяниках, иловых отложениях озер, метантенках, рубце жвачных животных, кишечном тракте человека. В почве этот процесс протекает там, где возникают анаэробные условия, и образуется водород в первичных процессах анаэробного превращения органических веществ.

Метанобразующие бактерии (метаногены) — вторичные анаэробы, так как они перерабатывают продукты, поступающие от других анаэробов. Метан образуется за счет восстановления CO_2 водородом по следующей схеме:

$$CO_2 + 4H_2 = CH_4 + 2H_2O.$$

Восстановлению могут подвергаться также CO, муравьиная кислота и метанол.

В газовой атмосфере торфяников метан часто превышает 30%. Группа метанобразующих бактерий гетерогенна. Среди них есть кокковидные, палочковидные, сарциноподобные организмы и спириллы. Все метаногенные бактерии относятся к архебактериям, их родовые названия начинаются со слова *methan* (*Methanococcus*, *Methanosarcina*, *Methanobacterium*, *Methanospirillum*). Метанобразующие бактерии строгие анаэробы. Кислород убивает их, с чем сопряжены большие трудности при работе с ними в лаборатории. Необходимо применять специальные методы, которые были разработаны в последние 20 лет, и было проведено подробное их изучение. В ряде анаэробных экосистем основным субстратом для образования метана служит ацетат. Метанобразующие бактерии составляют последнее звено анаэробной пищевой цепи, в начале которой находятся полисахариды (целлюлоза, крахмал, хитин),

липиды, белки. В этой цепи участвуют: 1) бактерии, сбраживающие целлюлозу до сукцината, пропионата, бутирата, лактата, ацетата, спиртов, CO_2 и H_2; 2) ацетогенные бактерии, сбраживающие эти первичные продукты до ацетата, формиата, CO_2 и H_2 (рис. 71).

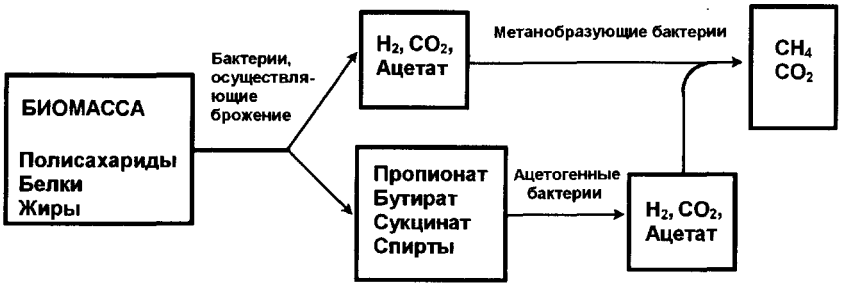


Рис. 71. Аэробное и анаэробное разложение растительной биомассы

Метанобразующие бактерии находятся в симбиотических (мутуалистических) взаимоотношениях с бактериями, образующими газообразный водород. Первые не могут развиваться без водорода, а вторые сами себя отравляют избытком образуемого ими водорода. При совместном развитии этих двух групп бактерий свободный водород практически не обнаруживается, так как он моментально используется метанотрофами.

Метанобразующие бактерии активируют водород и осуществляют его окисление, сопряженное с восстановлением CO_2. Клеточное вещество они также строят из CO_2, т.е. являются хемоавтотрофами. Они осуществляют карбонатное дыхание (в качестве источника CO_2 используют $CaCO_3$). Ферменты метанобразующих бактерий отличаются большой специфичностью. Образование метана может происходить из ацетата или CO_2.

Автотрофная фиксация CO_2 у метанобразующих бактерий происходит без участия рибулозобифосфатного цикла.

В последнее десятилетие выделение метана в атмосферу увеличивается на 1% в год, что связано с воздействием на природу антропогенного фактора (утечки при газодобыче, рисовые поля, скот). Однако в атмосфере он фотохимическим путем довольно быстро окисляется до CO_2. В ряде случаев почвы могут поглощать метан. Вопрос о том, что же почвы земного шара больше выделяют или поглощают метан, остается открытым.

Бытовые органические отбросы в южных странах используются для получения метана в специальных метантенках (биогаз),

который используется в домашнем хозяйстве. Метантенки бывают на один или несколько домов. В северных странах при проведении микробиологического процесса почти весь метан приходится использовать для подогрева метантенка.

Метан, помимо биологического пути, образуется и в результате геохимических процессов. Он составляет основную часть природных углеводородных газов.

Окисление метана (метанотрофы) — биологический процесс, активно протекающий в районах метаногенеза — в местах газовых и нефтяных месторождений, в переувлажненных почвах, в поверхностной пленке болот. Метанокисляющие бактерии перехватывают метан, который образуется в анаэробной зоне, и окисляют его до CO_2 через метанол, формальдегид и муравьиную кислоту:

$$CH_4 \rightarrow CH_3OH \rightarrow CHOH \rightarrow HCOOH \rightarrow CO_2.$$

Этот путь диссимиляции (катаболизма) осуществляется с участием ферментов цепи переноса электронов. Ассимиляция углерода метана происходит на уровне формальдегида несколькими путями, отличными от автотрофной фиксации CO_2 в цикле Кальвина. Микроорганизмы, окисляющие метан, получили название метанотрофов. Среди них есть облигатные формы, использующие в качестве углеродного источника питания метан или его производные (метанол и метиламины) и факультативные метилотрофы, ассимилирующие как одноуглеродные соединения (метанол, формальдегид, метиламин, но не метан), так и другие органические вещества. Облигатные метанотрофы — группа метанокисляющих бактерий семейства Methylomonadaceae, которые относят к родам *Methylomonas*, *Methylobacillus*, *Methylococcus*, *Methylosinus* и др. Хотя формально их следует считать гетеротрофами (метан — органическое вещество), но по многим морфологическим и физиологическим признакам они близки к таким литоавтотрофам, как нитрифицирующие бактерии семейства Nitrobacteriaceae. Процесс окисления метана сопровождается у них окислением аммиака до нитритов, они имеют хорошо развитую систему внутриклеточных цитоплазматических мембран, пути метаболизма метанокисляющих бактерий сходны с таковыми автотрофных нитратных бактерий.

Среди факультативных метилотрофов известны не только прокариоты, но и представители дрожжей.

Метанокисляющие бактерии, вовлекая в биологический круговорот одноуглеродные соединения группы метана, вносят значительный вклад в глобальный цикл углерода, замыкая трофические цепи в специфических нишах биосферы. Они представляют

интерес и в практическом отношении как продуценты белка из дешевого сырья, а также как средство борьбы с метаном в угольных шахтах для предотвращения взрывов.

Окисление окиси углерода микроорганизмами — процесс, поддерживающий природное равновесие этого газа в биосфере; CO образуется техногенным путем в результате неполного сгорания разных видов топлива. Существуют и природные источники угарного газа — извержения вулканов и биохимические реакции, приводящие к образованию CO при распаде порфиринов, флаваноидов, серина и некоторых других органических веществ. Оксид углерода связывают животные, растения и микроорганизмы. Это обусловлено его взаимодействием с гемоглобином, цитохромоксидазой и рядом других ферментов. В результате происходит нарушение функций организмов, для большинства из которых оксид углерода даже в небольшой концентрации очень токсичен. Повышение его содержания в помещении может привести к гибели человека и животных (отравление угарным газом). Чувствительность к CO проявляют и многие микроорганизмы, однако некоторые используют его в качестве источника энергии и углерода для построения своего тела. Большинство этих микроорганизмов помимо CO окисляют молекулярный водород.

Бактерии, использующие CO в аэробных условиях, называются карбоксидобактериями, или карбокситрофами.

Удаление окиси углерода из атмосферы происходит в результате ее окисления кислородом воздуха и окисления почвенными микроорганизмами. Ежегодно почва поглощает 4×10^{14} г CO, что лишь немногим меньше, чем образуется при сгорании топлива. Таким образом, именно почва поддерживает равновесное состояние окиси углерода в атмосфере.

В окислении окиси углерода участвуют микроорганизмы группы карбоксидобактерий, которые не обладают морфофизиологическим единством и относятся к разным родовым и видовым таксонам (*Alcaligenes*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Comamonas*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Streptomyces*, *Hydrogenophaga*, *Seliberia*). Карбоксидобактерии — автотрофы. Образующаяся в результате окисления CO углекислота фиксируется в процессах анаболизма автотрофно через цикл Кальвина, а не метилотрофно. Но автотрофия карбоксидобактерий не облигатная. Они способны и к органотрофному росту. Однако высокие концентрации органических веществ подавляют их развитие, на основании чего их относят к олиготрофной группировке почв. Помимо карбоксидобактерий CO окисляют неспецифические микроорганиз-

мы в процессах кометаболизма. Возможно, по масштабам этот процесс значительно превышает окисление СО карбоксидобактериями.

Разложение сложных органических безазотных веществ

Сложные безазотные соединения, попадающие в почву в составе растительных остатков, — это в основном полимеры. К ним относятся целлюлоза (клетчатка), ксиланы (гемицеллюлозы), пектины, крахмал, лигнин, фруктаны, маннаны. Меньшую долю составляют жиры, воски, углеводороды.

Первыми деструкторами полимеров могут выступать лишь те микроорганизмы, которые обладают гидролитическими ферментами, за что они и получили название гидролитиков (рис. 72). Гидролиз проводится внеклеточно, так как полимеры не могут проникнуть внутрь клетки. Образуются мономеры или короткие цепочки мономеров (часто димеры), которые для дальнейшего использования в энергетических или конструктивных целях обязательно должны попасть внутрь клетки, т.е. преодолеть цитоплазматическую мембрану, что обычно осуществляется с помощью специфичных для каждого субстрата переносчиков — пермеаз. Перенос питательных веществ через плазматическую мембрану, как правило, специфичен. Поглощаться могут только те вещества, для которых имеются соответствующие транспортные системы. Это мембранные белки похожие на ферменты (индуцируются субстратом, специфичны в отношении субстрата), но не всегда изменяют субстрат. Полимер, прежде чем попасть в клетку, должен гидролизоваться. В аэробной зоне такими очень активными микробами-гидролитиками являются грибы и многие бактерии, особенно актиномицеты. В анаэробной зоне гидролитики представлены бактериями, хотя в последнее время выделены и анаэробные грибы. Большое значение они имеют при гидролизе целлюлозы в рубце жвачных животных. Гидролитические ферменты, выделяемые этими микроорганизмами во внешнюю среду, накапливаются в почве, адсорбируются на почвенных частицах и образуют пул иммобилизованных ферментов — тот запас или резерв, который продолжает свою работу в течение долгого времени и отличается устойчивостью к неблагоприятным факторам (продолжительное хранение, высушивание, изменение температуры). Он может продолжать свою работу, когда микробная деятельность подавлена в силу каких-либо причин. Гидролиз полимеров происходит без затраты энергии.

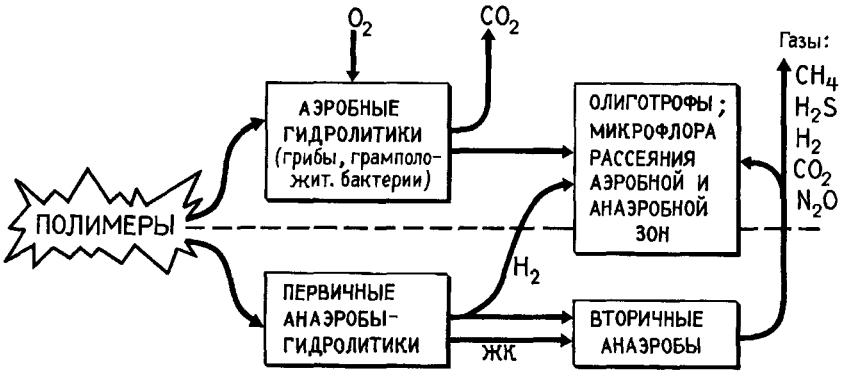


Рис. 72. Схема микробного разложения полимеров в аэробной и анаэробной зонах (ЖК — жирные кислоты)

Превращения полимеров при доступе кислорода происходят глубоко, до освобождения CO_2, и лишь небольшая часть продуктов распада попадает «в зону рассеяния», где олиготрофные микроорганизмы аэробной зоны заканчивают переработку этих продуктов, собирая их из среды, где они рассеяны в низкой концентрации. Такие олиготрофные микроорганизмы представлены грамотрицательными бактериями, среди которых значительную долю составляют простекобактерии и гифомикробы.

В анаэробных условиях в процессе первичного разложения органических веществ в качестве продуктов распада образуются жирные кислоты и молекулярный водород, который мигрирует в аэробную зону, где подвергается окислению водородными бактериями, а также включается в метаболические пути других бактерий. Часть водорода в анаэробной зоне используется вторичными анаэробами, например метаногенными бактериями, восстанавливающими CO_2 до метана, который тоже мигрирует в окислительную зону и там улавливается метанокисляющими бактериями. Жирные кислоты поступают к вторичным анаэробам, например сульфатредуцирующим и денитрифицирующим бактериям, которые используют их как источники углерода и энергии при восстановлении неорганических акцепторов электрона, таких как сульфаты или нитраты.

Часть продуктов разложения органических веществ анаэробной зоны попадает к микрофлоре рассеяния или олиготрофам — анаэробам.

Рассмотрим пути и способы переработки микроорганизмами отдельных групп полимерных веществ растительного происхождения в почве.

Крахмал — запасной полисахарид растений, который накапливается главным образом в семенах, корневищах, луковицах и клубнях, где его содержание может достигать 70–80%. Крахмал, как и целлюлоза, относится к группе гомополисахаридов, или гомогликанов, так как он состоит только из молекул глюкозы. Растительный крахмал представляет собой смесь двух полисахаридов — амилозы и амилопектина (рис. 73). Амилоза — полимер с неразветвленной

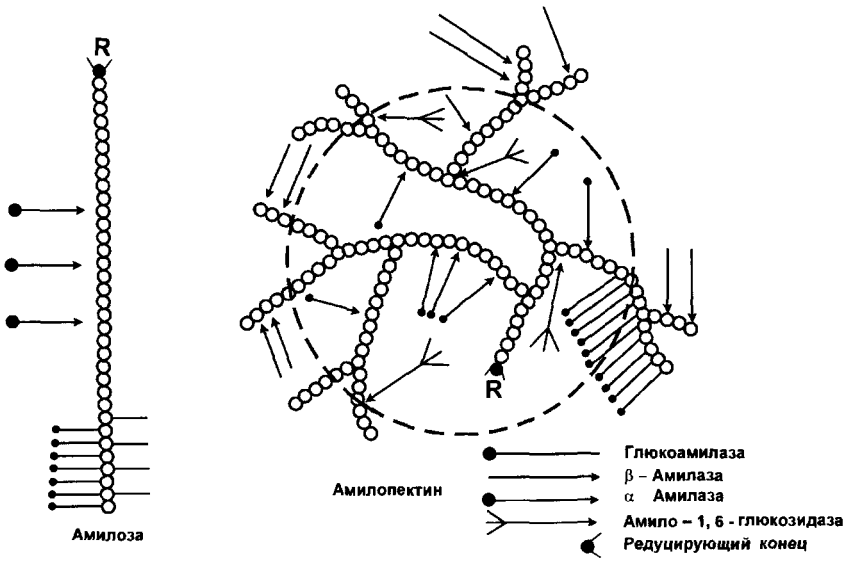


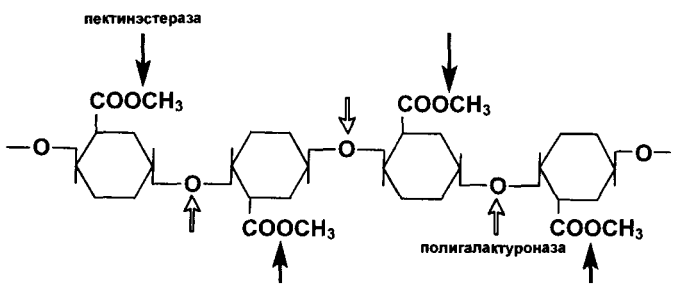
Рис. 73. Деструкция крахмала (амилозы и амилопектина) ферментами

цепью, скрученный витками, в нативном состоянии — по три молекулы глюкозы в каждом, в растворе — по шесть молекул. На долю амилозы в крахмале приходится 20–25%, а на долю амилопектина — 75–80%. Амилоза растворима только в горячей воде. При реакции с йодом она дает синее окрашивание. Эта реакция используется для определения у микроорганизмов амилолитической активности (по исчезновению окраски). Амилопектин окрашивается от йода в красно-фиолетовый цвет. Это разветвленный полимер с высокой молекулярной массой. Молекула амилопектина — одна из самых крупных органических молекул. Он растворяется в воде лишь при нагревании и дает очень вязкие растворы. Амилопектины разных растений различаются по степени разветвленности, по длине цепей и молекулярной массе. Крахмал разлагается внеклеточными микробными ферментами, которые носят общее название амилаз (от названия субстрата амилоза). Они рас-

щепляют крахмал с образованием декстринов, мальтозы, мальтотриозы и глюкозы. Существует несколько амилаз, которые различаются по месту воздействия на молекулу амилозы и амилопектина (место расположения химической связи). Например, α-амилаза разрывает внутренние связи в молекуле амилопектина, и поэтому ее называют еще эндоамилазой. В результате образуется много декстринов и немного мальтозы и глюкозы (рис. 73). Глюкоамилаза расщепляет крахмал до глюкозы. В природе продукты расщепления крахмала в аэробных условиях быстро используются самими гидролитиками и сопутствующими микроорганизмами и процесс заканчивается выделением CO_2. В анаэробных условиях мальтоза и глюкоза сбраживаются с образованием органических кислот, спиртов и газов (рис. 74).

Пектины в растениях образуют межклеточное вещество, из которого состоят так называемые срединные пластинки, соединяющие между собой отдельные клетки. Они придают растительным тканям прочность. Особенно много пектина в ягодах и плодах. В антоновских яблоках, например, содержание пектина достигает 30%. Свое название пектины (от *греч.* pektos — студень) получили благодаря способности образовывать гель.

В химическом отношении пектины — это кислые полисахариды, неразветвленные полимеры галактуроновой кислоты, карбоксильные группы которой полностью или частично этерифицированы метанолом. Часто они имеют также боковые цепи из моносахаров. Пектиновые вещества — это смесь нерастворимого в воде протопектина, растворимого пектина, слабо или полностью неэтерифицированных пектиновой и пектовой кислот и их солей. На разные формы пектиновых веществ действуют различные ферменты микроорганизмов. Протопектиназы переводят нерастворимый протопектин в растворимые формы; пектинэстеразы разрывают эфирные связи, в результате чего образуется метанол и свободные пектиновые кислоты; полигалактуроназы разлагают цепь пектина на молекулы D-галактуроновой кислоты.



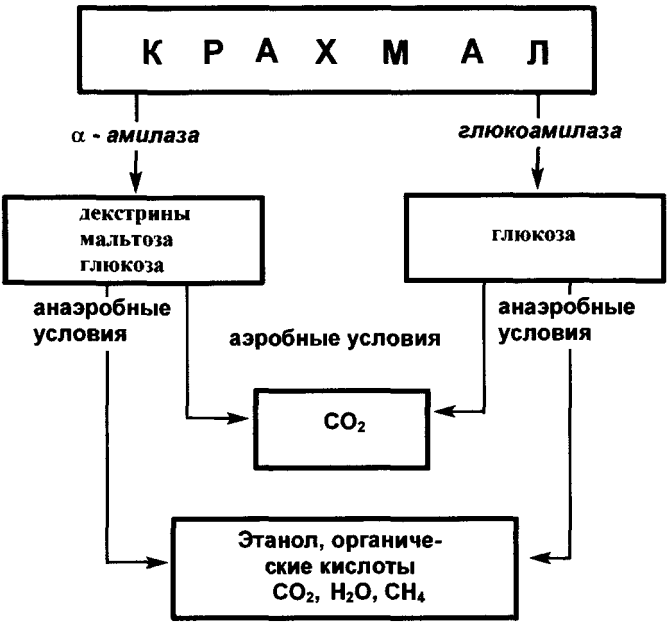


Рис. 74. Схема разложения крахмала в аэробных и анаэробных условиях

Пектины разлагаются очень многими почвенными микроорганизмами, а также некоторыми фитопатогенными грибами и бактериями, которые проникают в ткань растений и вызывают болезни. Микробиологические процессы разложения пектина лежат в основе обработки лубяных растений (льна, конопли) для получения прядильного волокна. В кустарных производствах широко известны росяная и водяная мочка. Росяную мочку проводят методом расстила; она проходит на поверхности почвы в аэробных условиях, и лубяные волокна (треста) высвобождаются из стебля благодаря деятельности грибов, которые растворяют пектины стеблевой коровой паренхимы. Насчитывают до 80 видов грибов, участвующих в процессе получения тресты. При росяной мочке льна наблюдается следующая сукцессия микроорганизмов: сначала развиваются бактерии, затем грибы — мукоровые (*Rhizopus*), темноокрашенные (*Aureobasidium*, *Alternaria*) и *Gonatobotrys*, указывающий на оптимальную степень мочки. Последующее появление грибов целлюлозоразрушителей (*Cladosporium*, *Trichoderma*) свидетельствует о деструкции волокна.

Водяная мочка заключается в погружении снопов растений на дно водоема. Здесь в анаэробных условиях процесс разложения пектина осуществляют анаэробные маслянокислые бактерии *Clostridium felsineum.*

Пектинолитические ферменты, получаемые из почвенных микроорганизмов, широко применяются в технологических процессах при производстве продуктов из плодов и овощей. Например, для осветления фруктовых соков используют фермент из *Penicilllium frequentans.* Ферментные препараты пектиназ внедряются в производство льняного волокна.

Целлюлоза — наиболее распространенное органическое соединение в природе, по масштабам ее синтез занимает первое место. Целлюлозу в основном создают высшие растения, которые на 40–70% состоят из целлюлозы. В хлопке и льне содержание целлюлозы достигает 80–95%. Очень немногие грибы (например, представители класса Oomycetes) и редкие виды бактерий (уксуснокислые *Gluconacetobacter xylinum*, *Acetobacter xylinum*, клубеньковые бактерии) тоже синтезируют целлюлозу. Синтез целлюлозы растениями сопряжен с ее разложением микроорганизмами. Разложение целлюлозы — едва ли не самый большой по масштабам естественный деструкционный процесс. Именно в этом звене круговорота углерода почвенные микроорганизмы выступают как геохимические агенты, обеспечивающие возврат углерода в атмосферу в виде CO_2. В этом заключается основное, но не единственное значение микробного разложения целлюлозы. С этим процессом связано образование в почве гумусовых веществ и формирование почвенной структуры. Особенно важно подчеркнуть участие в этом процессе микроорганизмов, поскольку ни животные, ни растения не способны разлагать целлюлозу. Даже жвачные животные, питающиеся растительным кормом с высоким содержанием целлюлозы, не могут ее усваивать без помощи тех микроорганизмов, которые живут в рубце (часть пищеварительного тракта жвачных животных). В рубце обитает огромное количество специфичных бактерий — руминококков (ruminos — рубец), а также весьма специфичные анаэробные грибы. Они гидролизуют целлюлозу, сбраживают глюкозу и жвачному животному достаются только органические кислоты, главным образом уксусная (50–70%), пропионовая (17–21%) и масляная (14–20%). Азотфиксирующие бактерии обеспечивают белковое питание. Сами микроорганизмы при переходе содержимого рубца в кишечник перевариваются, так что вещество их клеток так-

же подвергается разложению и усваивается животным. Интересные соображения приводит Г. Шлегель (1987): «Бактерии рубца подвергают растительные жиры гидрированию. Образующиеся насыщенные жирные кислоты всасываются в кишечнике, а затем включаются в собственные жиры крупного рогатого скота, входящие в состав мяса, молока и масла. У животных, не имеющих рубца, подобного повышения тугоплавкости жира не происходит. Жиры, накапливаемые в организме свиньи или грызунов, имеют поэтому более мягкую консистенцию (более низкую температуру плавления), чем жиры жвачных; они содержат ненасыщенные жирные кислоты и кислоты с более короткой цепью, т.е. те, которые поступают с растительным кормом. Если учесть, что не только жиры изменяются под влиянием бактерий рубца, но и 60–90% белков коров имеет бактериальное происхождение, то можно, поедая говяжий бифштекс, поистине чувствовать себя в гостях у бактерий, а наслаждаясь свиным шницелем — в гостях у кормовых растений».

Очень редко способность разлагать целлюлозу обнаруживается у беспозвоночных животных: термитов, некоторых моллюсков (например, виноградной улитки), корабельного червя, личинок жуков и т.д., но вероятнее всего целлюлозу разлагают микроорганизмы-симбионты, находящиеся в кишечном тракте.

Целлюлоза представляет собой линейный гомополисахарид, состоящий из глюкозных единиц. Молекулярная масса до 500 тыс. В одной молекуле целлюлозы до 14 тыс. молекул β-*D*-глюкозы. Целлюлозные волокна включают микрофибриллы и мицеллы (кристаллиты) — плотно упакованные цепи макромолекул, чередующиеся с аморфными участками. Наличием этих участков в структуре целлюлозы объясняется ее набухаемость и некоторые другие свойства, отличающие целлюлозу от истинно кристаллических структур. Эти участки в первую очередь подвергаются ферментативному гидролизу. Разложение целлюлозы до глюкозы микробными ферментными препаратами протекает в несколько стадий и требует участия сложного комплекса ферментов (рис. 75). В качестве продуцентов полиферментных целлюлозных комплексов используют грибы *Geotrichum candidum*, *Aspergillus niger*, *Trichoderma harzianum*, *T. viride* и др. Это направление имеет большие перспективы в биотехнологии, однако промышленный процесс получения глюкозы из целлюлозы ферментативным путем пока не реализован ни в одной стране из-за его дороговизны.

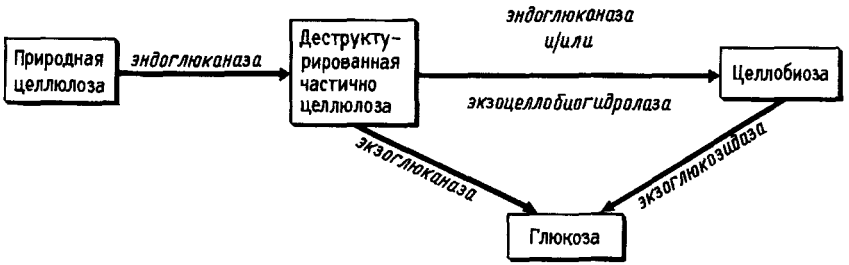


Рис. 75. Ферментативный гидролиз целлюлозы

В природе разложение целлюлозы — сложный и комплексный процесс. Он совершается, по-видимому, при участии сообществ микроорганизмов, в которых есть основной компонент, разлагающий молекулы целлюлозы, и микроорганизмы-спутники, использующие продукты распада. Некоторые базидиальные грибы имеют полный комплекс целлюлолитических и лигнинолитических ферментов.

Изучение процессов разложения клетчатки в природе было начато еще в XIX в. под влиянием идей Луи Пастера об анаэробных брожениях. Поэтому в первую очередь изучали анаэробное разложение целлюлозы. Академик В.Л. Омелянский подробно изучил анаэробный распад клетчатки и выделил возбудителей этого процесса, один из которых впоследствии был назван в его честь *Clostridium omelianskii.* Это тонкие, длиной до 12 мкм, слегка изогнутые палочки с округлыми или овальными терминальными спорами («барабанные палочки»).

При анаэробном разложении целлюлозы образуется много органических кислот (уксусная, янтарная, молочная, масляная, муравьиная), этиловый спирт, углекислый газ и водород. Поэтому анаэробное разложение целлюлозы сопровождается активным развитием сопутствующих микроорганизмов, часто азотфиксаторов, хотя и сами клостридии способны фиксировать азот. Сбраживание клетчатки происходит в природе и при повышенных температурах, например при разогревании торфа, соломы, компостов. В этом случае возбудители процесса — термофильные бактерии *Clostridium thermocellum.* Выделенный из горячих источников анаэроб *Thermoanaerobacter ethanolicus* при сбраживании клетчатки образует большое количество этанола. Культивирование термофилов дает возможность из целлюлозного сырья получать этиловый спирт путем экономичной ферментации при высоких температурах. Другая термофильная бактерия *Thermoanaerobium brockii*

не использует целлюлозу, но хорошо растет на целлобиозе, также продуцируя этанол. Этот микроорганизм выделяется из горячих источников вулканического происхождения и имеет температурный диапазон роста между 35 и 85 °С с оптимумом 65–70 °С.

В отличие от процесса анаэробного разложения целлюлозы, который осуществляется бактериями и специфическими грибами рубца, а вероятно, и некоторыми почвенными грибами, в аэробных условиях клетчатку разлагают многие микроорганизмы разных систематических групп: грибы, актиномицеты, миксобактерии и др.

В кислых лесных почвах, где клетчатка в значительных количествах входит в состав мертвой древесины, она более доступна для грибного разложения, особенно в связи с тем, что тесно связана с лигнином, а главными лигниноразлагателями являются грибы. Среди них наиболее активны такие типичные подстилочные сапротрофы, как *Trichoderma viride*, *Chaetomium globosum*, *Myrothecium verrucaria*, а также некоторые виды родов *Dicoccum*, *Stachybotrys*, *Penicillium* и *Aspergillus*. Характерная особенность грибного разложения целлюлозы — выделение целлюлазных ферментов в окружающую среду. Они выбрасывают ферменты и только часть образовавшихся мономеров поступает в гифы гриба. Часть мономеров используется микробами, которые не образуют собственных гидролаз. Полагают, что многие из них являются бактериями азотфиксаторами и часть фиксированного азота отдают грибам, таким образом между этими организмами устанавливается протокооперация.

Целлюлазы бактерий связаны с клеточной поверхностью. Они находятся в целлюлосомах и прикрепление клеток к волокнам целлюлозы через ферменты является обязательным условием ее использования. Бактерии продукты гидролиза используют более полно по сравнению с грибами.

В почвах под травянистой растительностью в степных и луговых ландшафтах в разложении целлюлозы помимо грибов в большей степени участвуют миксобактерии, цитофаги, актиномицеты и другие бактерии, хотя грибы во всех зонах играют главенствующую роль.

Вибрионы рода *Cellvibrio* исключительно широко распространены в разных почвах, но больше их в почвах под лугом, чем под лесом. Они быстро воздействуют на клетчатку, вызывая ее частичное разложение, а не полный лизис, как в случае с миксобактериями.

Актиномицеты родов *Nocardia*, *Streptomyces*, *Streptosporangium* разлагают целлюлозу медленнее, чем грибы. Они выступают агентами этого процесса в южных почвах — каштановых и сероземах.

Ксиланы (гемицеллюлозы) — это опорные вещества в растениях. Они входят в состав древесины. Ксилан (полимер ксилозы) по количеству занимает второе место после целлюлозы. В соломе злаковых его содержится 20%, в древесине хвойных — 12, лиственных — до 25%. Помимо растений ксиланы имеются у грибов и дрожжей в составе их внеклеточных полисахаридов. Это полимеры сахаров и уроновых кислот. Из сахаров в состав микробных ксиланов входят гексозы и пентозы. Например, полисахариды, из которых состоит капсула почвенных дрожжей рода *Lipomyces*, имеют в основной цепи повторяющиеся звенья из глюкуроновой кислоты и маннозы, а в боковых цепях— галактозу; внеклеточные полисахариды других дрожжей — рода *Cryptococcus* содержат глюкуроновую кислоту, маннозу и ксилозу. Разложение ксиланов может осуществляться разными почвенными микроорганизмами: грибами, бактериями и актиномицетами. Ксиланаза — внеклеточный фермент, он есть у многих грибов и некоторых дрожжей, как, например, у обитателей лесной подстилки — дрожжей рода *Trichosporon*. На ксилане активно растут шампиньоны. Ксиланазу образуют и многие целлюлозоразрушающие бактерии.

Липиды (жиры) входят в состав растительных и животных тканей. Некоторые органы растений, например семена, бывают очень богаты жирами. В почве, обогащенной гумусом и растительными остатками, фракция жиров, экстрагируемая органическими растворителями, может составлять 3–5%. В почве жиры разлагаются микроорганизмами, обладающими ферментами липазами. При разложении жиров образуются глицерин и жирные кислоты. В аэробных условиях глицерин быстро используется в метаболизме многих бактерий и грибов, а жирные кислоты более стойкие, иногда они накапливаются в почве и обусловливают ее токсичность. В анаэробных условиях жирные кислоты восстанавливаются до углеводородов. Липазы имеются у всех почвенных организмов (аэробов и анаэробов): грибов, бактерий и актиномицетов.

Углеводороды в почве представлены газообразными (метан, этан, пропан, этилен и др.), жидкими и твердыми веществами; они могут быть алифатическими и циклическими соединениями. Метан образуется в почве в результате метанового брожения. Однако газообразные углеводороды, такие как метан, пропан, могут поступать в почву из нижележащих слоев. Их повышенная концентрация в почве и особенно в подпочвенных горизонтах соответствует газовым месторождениям. В таких почвах наблюдается высокая численность углеводородокисляющих микроор-

ганизмов — биологических агентов, окисляющих углеводороды. На определении этих бактерий в почве и подпочвенных слоях основаны методы биологической разведки газовых и нефтяных месторождений (Могилевский, Оборин).

Алифатические углеводороды с цепью длиной [C_{12}–C_{18}] окисляются многими бактериями, грибами и дрожжами. Наиболее активны в процессах использования углеводородов представители группы коринеподобных бактерий, псевдомонады и нокардии, из дрожжей — виды родов *Candida*, *Debaryomyces*, *Schwanniomyces*. Большое значение имеет длина углеродной цепи: быстрее используются углеводороды начиная с гексадекана (C_{16}). Утилизация углеводородов происходит в окислительных условиях, так как первый этап воздействия на углеводородную цепь — окисление концевого углерода ферментами оксигеназами. Дальнейшее окисление протекает по пути, который известен как β-окисление жирных кислот. При низком парциальном давлении кислорода происходит накопление промежуточных продуктов окисления углеводородов — жирных кислот начиная с C_3 — пропионовой кислоты.

Разложение микроорганизмами ароматических углеводородов в почве имеет очень большое значение в круговороте углерода. Способность разлагать ароматические углеводороды присуща многим грибам и аэробным бактериям. Из бактерий наиболее активны представители родов *Pseudomonas* и *Arthrobacter*. Разложение циклических углеводородов начинается с гидроксилирования — включения в них оксигрупп и перевода их в орто- или пара-диоксифенилпроизводные. Далее следует разрыв кольца под действием оксигеназ, катализирующих окисление субстрата кислородом. Боковые цепи и заместители отщепляются, как правило, до разрыва кольца. Разрыв ароматического кольца происходит разными путями у разных микроорганизмов. Из почв были выделены бактерии, разлагающие полициклические соединения углеводородной природы — нафталин, антрацен, фенантрен и др. Промежуточным продуктом их распада является салициловая кислота.

Итак, большинство углеводородов окисляется микроорганизмами. Этот процесс важен в аспекте самоочищения почвы от загрязнений нефтью и продуктами ее переработки. В настоящее время предлагается много коммерческих препаратов на микробной основе для уничтожения нефтяных загрязнений почв. Однако эффективность их не так высока: необходимо вносить очень большое количество микробной биомассы и создавать благоприятные

условия для роста микроорганизмов (обычно бактерий). Особенно медленно идет очистка почвы от нефти в холодном климате. В настоящее время огромные площади почв загрязнены нефтью из скважин и разрывов нефтепроводов. Очиститься от нефти они могут только через сотни лет. Для ускорения очистки необходимо применять следующие мероприятия: 1) повышение аэрации, например простая вспашка почв, для окисления углеводородов необходим кислород, 2) добавление минеральных удобрений в том числе и микроэлементов, 3) внесение поверхностно-активных веществ (ПАВ), увеличивающих площадь соприкосновения микроорганизмов с нефтепродуктами, 4) внесение легкоразлагаемых веществ (косубстратов), например органических удобрений, способствующих разложению труднодоступных веществ, 5) фитомелиорация с подбором специфических видов растений, 6) внесение нефтеразлагающих микроорганизмов. Внесение микроорганизмов стоит на последнем месте, так как в любой почве все эти микроорганизмы имеются, однако массированное внесение (тонны на 1 га) может существенно ускорить процесс. В дальнейшем, вероятно, с успехом будут применяться генно-инженерные штаммы. Быстрая мелиорация нефтезагрязненных почв даже в условиях теплого и влажного климата является очень дорогим мероприятием (100 тыс. руб. на 1 га).

Метан — это особый углеводород. Его потребляют специфические группы бактерий, не способные использовать другие углеводороды. Их относят к бактериям, утилизирующим одноуглеродные соединения. Они характеризуются рядом особенностей строения, спецификой биохимии и физиологии. В настоящее время описано 12 родов облигатных метанотрофных бактерий, способных непосредственно окислять метан, а также другие одноуглеродные соединения (метанол, метилированные амины, диметиловый эфир, формальдегид и формиат). Ранее их называли метилотрофными микроорганизмами, что повлияло на их названия: *Methylomonas*, *Methylobacter*, *Methylococcus*, *Methylosinus*, *Methylocystis*, *Methylovorus*, *Methylovibrio*, *Methylomicrobium* и другие, т.е. они делятся на роды по морфологии клеток. Окисление метана в метанол сопровождается включением в молекулу одного атома кислорода, эту реакцию катализирует метаноксигеназа:

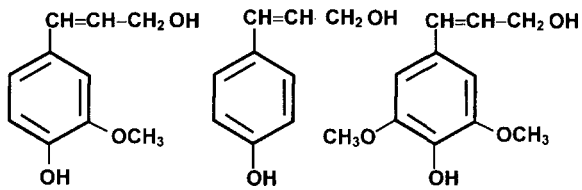
$$CH_4 + O_2 \rightarrow CH_3OH \rightarrow HCHO \rightarrow HCOOH \rightarrow CO_2 + 4H.$$

Вещество клеток синтезируется из формальдегида.

Образование метана осуществляется метаногенами в анаэробных условиях. В оструктуренных почвах метан образуется внутри

агрегатов, но окисляется на их поверхности и таким образом не происходит бесполезной потери энергонесущего вещества из экосистемы. Делаются попытки использовать метанотрофы для борьбы с метаном в шахтах. Много шахтеров гибнет из-за взрывов метана. В принципе метан можно использовать для получения микробной массы и ряда микробных физиологически активных веществ.

Лигнин (от *лат.* lignum — дерево, древесина) синтезируется высшими растениями и в количественном отношении уступает только целлюлозе и ксиланам. В древесине лиственных пород деревьев лигнина содержится 18–25%, хвойных — до 30%. В растительном организме это вещество выполняет только механические функции: оно относится к инкрустирующим веществам клеточной стенки. Лигнин вызывает одревеснение клеток и придает им большую прочность. Если целлюлозные микрофибриллы сравнить с арматурой железобетонных конструкций, то лигнину следует отвести роль бетона. Химическое строение лигнина окончательно не установлено. Известно, что в разных растениях он неоднороден. Сложность структуры определяется большим числом полимеризованных мономерных блоков, которые представляют собой производные фенилпропана. Основной мономер лигнина — конифериловый спирт; он составляет главную часть лигнина хвойных. В лигнине лиственных пород есть еще синаповый спирт, а в лигнине из соломы злаков — кумаровый спирт:



Конифериловый спирт Кумаровый спирт Синаповый спирт

Лигнин не растворяется ни в воде, ни в органических растворителях, но растворяется в щелочи, извлекается из древесины диоксаном, дает цветные реакции, характерные для фенолов. Микробные ферменты лигниназы — сложный комплекс различных ферментов. К ним относятся специфические пероксидазы, удаляющие электрон от арильных колец. Процесс разложения лигнина в природе протекает очень медленно, поэтому промежуточные продукты накапливаются в почве, а также и сам лигнин.

Основные деструкторы лигнина — базидиальные грибы. Некоторые из них разрушают лигнин даже в живых растениях,

например осенний опенок *Armillaria mellea*. Древоразрушающие базидиомицеты, вызывающие белую гниль древесины, — наиболее активные разрушители лигнина вместе с некоторыми подстилочными сапротрофами. Можно проследить сукцессию видов при разложении лигнина. Процесс начинается еще в растущем дереве, на котором поселяются базидиомицеты — паразиты родов *Fomes*, *Polyporus*, *Armillaria* и др. На мертвой древесине появляется другая группировка грибов — это *Ceratostomella*, *Cladosporium*. Далее частично разрушенную древесину заселяют подстилочные сапротрофы родов *Collybia*, *Marasmius*, *Mycena*, и, наконец, в поздней стадии происходит колонизация остатков почвенными грибами из группы несовершенных: *Fusarium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizoctonia*. На более поздних стадиях в разложении лигнина участвуют и бактерии, причем только грамотрицательные. Древесина и опад лиственных деревьев разрушаются быстрее, чем хвойных.

Разрушающаяся под действием грибов древесина активно заселяется азотфиксирующими бактериями. Разложение лигнина идет обычно параллельно с распадом целлюлозы, причем оба эти процесса могут вызывать одни и те же организмы. Например, у *Polyporus abietinus* найдено до 20 внеклеточных ферментов, среди которых есть и целлюлазы, и ферменты, разлагающие лигнин, и кроме того, ферментативный комплекс, воздействующий на пектины, крахмал, ксиланы. Несомненно, что в природе разложение лигнина совершается сложным комплексом микроорганизмов и высших грибов, и этот процесс идет значительно интенсивнее, чем при лабораторных анализах с чистыми культурами. Способность грибов расти на лигнинсодержащем субстрате используется на практике при культивировании ценного съедобного гриба вешенки обыкновенной *Pleurotus ostreatus* на кусках осиновой древесины.

Захороненный углерод и его мобилизация

Часть углерода на Земле закреплена в форме, не участвующей в круговороте. Это, например, углерод органической части горючих сланцев, образовавшихся на дне водоемов из остатков водорослей или углерод известковых структур некоторых беспозвоночных, который входит в состав органогенного известняка, подстилающего многие почвы. Этот углерод медленно вовлекается в биологический цикл благодаря процессам выветривания и

почвообразования. Роль микроорганизмов в извлечении этого углерода сводится к образованию кислот, которые способствуют растворению известняка.

В органической форме углерод закреплен в виде залежей торфа, запасов гумуса, нефти и газа. За геологические периоды часть торфа превратилась в каменный уголь. Без вовлечения этого углерода в хозяйственную сферу деятельности человека он полностью оказался бы изъятым из биологического круговорота. Добыча горючих ископаемых — каустобиолитов — привела к быстрой минерализации этих запасов в процессе сжигания. Нефть, газ и торф в аэробных условиях при извлечении их из недр земли становятся доступными для микробного разложения. Гумус медленно вовлекается в круговорот путем минерализации почвенными микроорганизмами.

ПРЕВРАЩЕНИЯ КИСЛОРОДА

Кислород — самый распространенный химический элемент на Земле. Он составляет по массе большую часть гидросферы в составе воды (89%), почти половину минералов литосферы (47%) и в свободном состоянии находится в атмосфере (21%). Его наличие в воздухе определяет все основные окислительно-восстановительные реакции на поверхности нашей планеты. В биомассе живых организмов 50–60% кислорода в составе всех важнейших макромолекул клетки — белков, жиров, углеводов, нуклеиновых и аденозин-фосфорных кислот.

Круговорот кислорода неразрывно связан с циклом углерода и превращениями водорода.

Молекулярный кислород образуется при разложении молекулы воды в процессе фотосинтеза и вновь включается в H_2O при биологическом окислении во время дыхания. Кислород, связанный с углеродом, участвует в процессах массообмена, переходя из газообразного состояния в молекуле диоксида углерода в органические соединения и обратно (см. рис. 70). Эти два звена связаны между собой через водород, который меняет свой энергетический уровень за счет энергии солнечного излучения, поглощаемого фотосинтезирующими организмами. Водород вновь связывается с кислородом в процессах биологического окисления. В результате этого перехода водорода запасается биохимическая энергия, обеспечивающая все проявления жизни. Часть молекулярного кислорода прямо включается в состав органических веществ, например, при окислении углеводородов.

Если процесс генерации молекулярного кислорода осуществляется в надземном растительном ярусе за счет фотосинтеза, то связывание кислорода протекает в основном в почве в результате окислительных превращений органических веществ почвенными микроорганизмами. Кислород потребляется также при нитрификации, окислении метана и сероводорода.

Интенсивность процессов образования и потребления O_2 и CO_2 зависит от сезона, так как она является следствием активности живых систем. Известно, например, что концентрация CO_2 в атмосфере максимальна зимой, когда снижается или прекращается фотосинтез, а процессы деструкции органических веществ продолжаются. Летом содержание CO_2 в воздухе минимально. Доля CO_2, образуемого животными, не превышает 10%, остальная часть выделяется при разложении органических веществ почвенными микроорганизмами, в первую очередь грибами (до 80%).

С фотосинтезом связано происхождение молекулярного кислорода в атмосфере Земли. Первым источником кислорода были, по-видимому, предки цианобактерий — фотосинтезирующие прокариоты, выделяющие O_2. Кислородный фотосинтез закрепился в процессе эволюции у водорослей и высших растений. Таким образом, весь свободный кислород в атмосфере Земли биогенного происхождения.

Молекулярный кислород, как конечный акцептор электронов при окислении субстратов дыхания, абсолютно необходим для аэробной жизни. Для строго анаэробных организмов кислород токсичен.

Известны токсические эффекты молекулярного кислорода и его производных и для аэробов: происходит окисление клеточных метаболитов, которые активно функционируют в восстановленной форме. Особенно чувствительна к молекулярному кислороду нитрогеназная система азотфиксации. При фотосинтезе описано явление фотодинамического эффекта, в результате которого возникает синглетный кислород, токсическое действие которого проявляется в повреждении важных клеточных компонентов. Функцию «тушения» синглетного кислорода выполняют пигменты каротиноиды, содержащиеся у большинства организмов, живущих в условиях прямого освещения. Для прокариот очень токсичны продукты неполного восстановления O_2 — супероксидный и гидроксидный радикалы, защита от которых связана с образованием ферментов — супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы, разлагающих перекись водорода (H_2O_2).

ОБРАЗОВАНИЕ И ОКИСЛЕНИЕ МОЛЕКУЛЯРНОГО ВОДОРОДА

По распространению в биосфере водород занимает третье место после углерода и кислорода (от *лат.* hydrogene — рождающий воду). Он входит в состав самого распространенного в биосфере вещества — воды. Водород содержится во всех органических соединениях, в природных газах, залежах нефти, торфа и угля. В почве водород входит в состав гумуса. В атмосфере его очень мало, хотя из микрогазов атмосферы по значению и масштабам круговорота водород занимает первое место.

В обычных условиях водород вступает в реакции лишь с немногими элементами, но при нагревании дает радикал H^+ и взаимодействует со многими элементами. Соединяясь с кислородом, он образует воду и при этом выделяется очень много энергии, в связи с чем реакция получила название «гремучего газа», так как она протекает со взрывом:

$$H_2 + 1/2\ O_2 = H_2O + 68{,}3 \text{ ккал/моль}.$$

Реакция с азотом проходит с большими затратами энергии. Она возможна при высокой температуре, давлении и в присутствии катализаторов:

$$3H_2 + N_2 = 2NH_3.$$

Этот процесс лежит в основе получения азотных удобрений по методу Габера–Боша.

Образование метана идет без катализаторов при высокой температуре:

$$2H_2 + C = CH_4.$$

В биохимических процессах трансгидрирования водород участвует в реакции переноса электронов и протонов.

Круговорот молекулярного водорода в биосфере включает его образование и окисление в результате биогенных и абиогенных — геохимических и промышленных процессов.

Главный источник биогенного водорода — деятельность микроорганизмов в почве. Водород образуется также в рубце жвачных и пищеварительном тракте других животных, включая человека. Учесть количество водорода, выделяемого почвенными микроорганизмами, довольно сложно из-за того, что его образование в природных ассоциациях сопряжено с параллельно идущими процессами потребления (рис. 76).

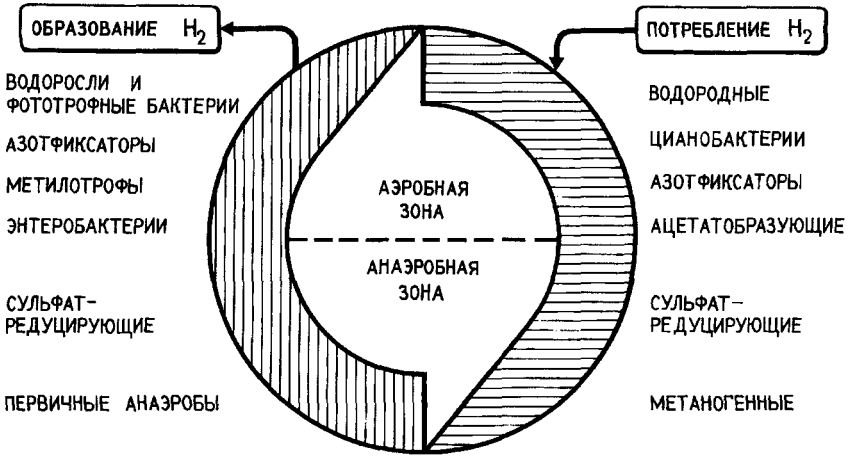


Рис. 76. Образование и потребление водорода

Микробиологические процессы образования водорода. Один из первых описанных природных процессов микробного образования водорода — сбраживание целлюлозы в анаэробных условиях смешанными культурами бактерий. Первичные анаэробы, осуществляющие брожение, выступают в роли главных генераторов водорода в анаэробной зоне. К облигатным вторичным анаэробам, образующим водород, относятся сульфатредуцирующие бактерии, к факультативным — энтеробактерии. В анаэробных условиях водород образуют некоторые простейшие — симбионты животных, обитающие в их кишечном тракте. В аэробной зоне водород продуцируют азотфиксаторы, метанотрофы и фототрофные организмы — водоросли, цианобактерии, фотосинтезирующие пурпурные и зеленые бактерии.

Механизмы образования водорода у многочисленных групп микроорганизмов, участвующих в этом процессе, различны. У большинства хемотрофных бактерий образование водорода сопряжено с процессами получения энергии. Конечным акцептором электронов выступают протоны H^+, что определяется наличием специфического фермента — гидрогеназы, катализирующего реакцию $2H^+ + 2e \rightarrow H_2$; переносчик электронов, с которым взаимодействует гидрогеназа — железосодержащий фермент ферредоксин. У азотфиксаторов в образовании водорода принимает участие Fe–Mo-содержащий фермент нитрогеназа, который катализирует восстановление не только азота, но и протонов H^+. Этот процесс идет с затратой АТФ. Нитрогеназа катализирует

образование водорода и у фототрофных азотфиксаторов. У водорослей и цианобактерий выделение водорода связано с фотолизом воды.

Таким образом, условия, способствующие активному образованию водорода в почве, сводятся к наличию в анаэробной зоне сбраживаемых органических субстратов, а в аэробной зоне — к активации фотосинтеза.

Потребление водорода. Считают, что потребление молекулярного водорода в почвах на Земле составляет 10^8 т в год. Образующийся в почве водород активно поглощается «бактериальным фильтром», поэтому в природной обстановке его трудно обнаружить, хотя в чистых культурах выделение водорода легко регистрируется. Потребление водорода микроорганизмами происходит наиболее активно в аэробной зоне, хотя частично он потребляется и вторичными анаэробами. Водород используют разными путями и с участием разных акцепторов электрона микроорганизмы многих таксономических, трофических и физиологических групп.

Водородными называют большую и разнородную в таксономическом отношении группу бактерий, которые в аэробных условиях окисляют водород и способны к автотрофному росту. Почти все они факультативные автотрофы. Многие ассимилируют N_2, а в анаэробных условиях способны к окислению водорода кислородом нитратов или нитритов, восстанавливая их до N_2.

К водородным бактериям, которые могут использовать водород и строить свое тело из CO_2, относят десятки обычных родов бактерий, которые могут развиваться и за счет органических веществ. Это грамотрицательные *Hydrogenobacter*, *Hydrogenophaga*, *Azospirillum*, *Alcaligenes*, *Aquaspirillum*, *Rhizobium*, почкующиеся *Blastobacter*, *Hyphomicrobium*, а также грамположительные коринеподобные бактерии родов *Arthrobacter*, *Nocardia*, *Mycobacterium*, *Streptomyces* и некоторые виды споровых рода *Bacillus*. Таким образом, хемолитоавтотрофия на основе окисления водорода — более распространенное среди бактерий явление, чем при окислении других неорганических субстратов. Они осуществляют реакцию $H_2 + 0{,}5\ O_2 = H_2O$. У них имеется цикл Кальвина или они ведут превращения как метаногены.

В клубеньках бобовых растений при активности бактероидов наблюдается процесс рециклизации водорода. Образуемый нитрогеназой H_2 частично окисляется кислородом и синтезирует АТФ. В то же время водород выступает как донор электронов для нитрогеназы и обеспечивает ассимиляцию CO_2 (рис. 77). При этом потери водорода составляют всего 4 вместо 25% по расчету. Это

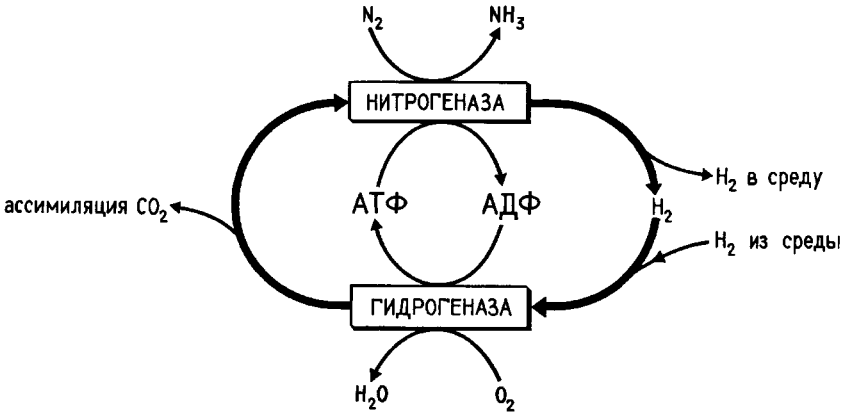


Рис. 77. Рециклизация водорода у клубеньковых бактерий

способствует высокой эффективности использования клубеньковыми бактериями продуктов фотосинтеза растений (использования энергии).

Водородные бактерии перспективны как продуценты белка. Их используют также для биорегенерации воздуха (удаления избытка CO_2) в замкнутых системах, где водород можно получать электролизом воды. Водородные бактерии служат источником для получения ферментов, особенно гидрогеназ. Гидрогеназы ведут процесс в двух направлениях: $H_2 \leftrightarrow 2H^+ + 2e$ (фермент содержит никель).

В почве водородные бактерии, по-видимому, создают микроконсорции, в которых они выступают автотрофным центром. Их спутниками-консументами могут быть простейшие, паразитические бактерии-бделловибрионы, микоплазмы, миксобактерии со способностью лизировать клетки других бактерий.

На основе межвидового переноса водорода за счет его образования и потребления в природных экосистемах создаются прочные микробные ассоциации, члены которых иногда трудно получить в виде чистых культур. Таковы многие ассоциации с участием метаногенных бактерий, целлюлозосбраживающих анаэробов, азотфиксаторов. Деятельность такого рода ассоциаций обеспечивает активное протекание сложных многоступенчатых процессов превращения полимерных субстратов в почве, таких как разложение целлюлозы, пектина, ароматических соединений. Водород в этих процессах выступает как ключевой метаболит, связывающий в одну систему работу многих микроорганизмов аэробной и анаэробной зон.

КРУГОВОРОТ АЗОТА

Азот — один из главных биофильных элементов. Он входит в состав основных полимеров любой живой клетки — белков-ферментов и структурных белков, нуклеиновых и аденозинфосфорных кислот. Его превращения в биосфере во многом определяют работу главного звена биологического цикла — образование первичной растительной продукции.

Большие запасы азота на Земле представлены его восстановленной формой — газообразным азотом воздуха N_2 (79%). Кроме того азот встречается в различных восстановленных и окисленных формах (N_2, NH_3, N_2O, NO, NO_2^-, NO_3^-), которые входят в состав атмосферы Земли и содержатся в почве.

В почве иммобилизовано азота в гумусе и биомассе микроорганизмов в три раза больше, чем в растениях и животных вместе взятых. При этом азот в пахотной почве часто бывает в первом минимуме с точки зрения обеспечения питания растений, так как основная масса почвенного азота заключена в недоступных растениям сложных органических соединениях, которые минерализуются очень медленно. Это приводит к необходимости в условиях ведения сельского хозяйства с отчуждением урожая подкармливать растения вносимыми в почву азотными удобрениями.

Из почвы на Земле с урожаем происходит постоянный вынос азота, превышающий 100–200 млн т/год. Производство минеральных азотных удобрений, исчисляемое 70–80 млн т/год (по азоту), требует больших энергозатрат, которые в развитых странах составляют 40% и более от общего объема энергопотребления в сельском хозяйстве. В то же время коэффициент их использования растениями не превышает 30–50%. Следовательно, при широком применении минеральных азотных удобрений очень много азота не включается в урожай и его избытки вызывают загрязнение отдельных экосистем и биосферы в целом, что приводит к негативным последствиям (загрязнение избытком азота природных вод, загрязнение атмосферы окислами азота). Избыток связанного минерального азота очень вреден для биосферы. Таким образом, проблема азота превратилась в глобальную экологическую и социальную проблему. В связи с проблемой азота должны решаться важнейшие задачи жизнеобеспечения человечества: снижение энергозатрат на минеральные удобрения, охрана природной среды, разработка оптимизированных режимов для почвы с целью получения высоких урожаев без нарушения потенциального плодородия из-за потерь гумуса, создание новых

способов контроля и управления биологическим азотом (азотфиксацией). Имеются предложения по решению проблемы азотфиксации: 1) передать гены азотфиксации растениям и прежде всего важным для сельского хозяйства злакам, 2) вызвать образование азотфиксирующих клубеньков у небобовых растений, прежде всего у пшеницы, кукурузы и др., 3) активизировать азотфиксацию у свободноживущих или ассоциативных бактерий, 4) получать азотные удобрения в заводских условиях с помощью нитрогеназы и т.д. Несмотря на огромные усилия международного сообщества ученых на протяжении последних 40 лет ни одна из поставленных задач, к сожалению, не была выполнена. Необходимы дальнейшие исследования и новые идеи.

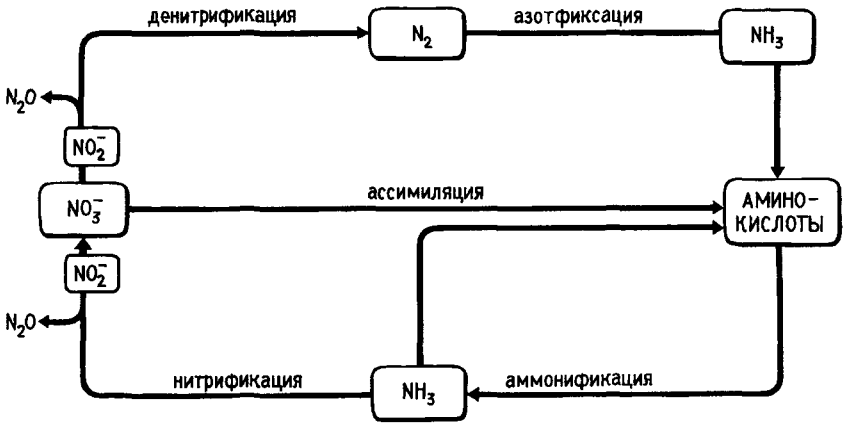


Рис. 78. Цикл азота

Круговорот азота в природе разбивается на несколько основных звеньев, в которых главными агентами выступают микроорганизмы (рис. 78). В этом цикле азот участвует в газообразной форме, в виде минеральных и органических соединений. При фиксации азота микроорганизмами происходит его восстановление до аммиака с последующим включением в аминокислоты; разложение органических азотсодержащих соединений (аммонификация) приводит к освобождению азота в форме аммиака, который далее окисляется последовательно до нитритов и нитратов (нитрификация). Окисленный азот вновь восстанавливается до N_2 в процессе денитрификации. Аммонийные и нитратные формы соединений азота ассимилируются растениями и микроорга-

низмами, что приводит к временному закреплению азота в органических веществах, его иммобилизации в микробной биомассе. В процессах нитрификации и денитрификации возможны газообразные потери азота в форме его закиси — N_2O.

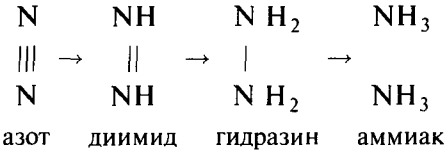
Биологическая фиксация азота

Проблема азотного баланса почв и азотного питания растений — одна из центральных в почвоведении и агрохимии. От ее правильного решения зависит продуктивность и сохранение почвенного плодородия при многолетней эксплуатации земель и сохранение биосферы. В современный период эта проблема связывается с выяснением роли и значения «биологического азота». Под этим термином понимают азот, включенный в растения благодаря азотфиксации.

В естественных экосистемах растения используют азот из разных источников: из минеральных форм, из органических веществ в том числе и гумуса после его разложения микроорганизмами и от бактерий азотфиксаторов, связывающих молекулярный азот, который в форме аммония и аминокислот поступает в клетки корня. В агроценозах растения дополнительно получают азот из вносимых в почву минеральных и органических удобрений. Азот, включенный в биомассу растений в результате фиксации его бактериями, называют биологическим, а сами бактерии, связывающие молекулярный азот, — азотфиксаторами, или диазотрофами. Доля биологического азота в урожае по разным оценкам колеблется от 20 до 90%. Очень много биологического азота могут получать бобовые растения за счет симбиоза с клубеньковыми бактериями азотфиксаторами. Микробное связывание молекулярного азота — единственный путь снабжения растений азотом, не ведущий к нарушению экологической среды. Обратный эффект дает применение минеральных азотных удобрений.

Суммарная годовая продукция азотфиксации в экосистемах на Земле не известна, но, вероятно, она очень велика. В сельскохозяйственные угодья вносится 30% связанного азота в виде минеральных азотных удобрений. В основе производства удобрений лежит способ, разработанный в Германии и получивший название метода Габера–Боша. Он заключается в синтезе аммиака из молекулярного азота и водорода на катализаторах при высокой температуре и давлении. Это производство очень энергоемкое и сильно загрязняет окружающую среду.

В молекуле азота существует очень прочная тройная связь, которая обеспечивает инертность газообразного азота. Для перевода одной молекулы N_2 в две молекулы аммиака требуется 225 ккал:



Биологический процесс восстановления азота представляет собой цепь ферментативных реакций, в которых главную роль играет фермент нитрогеназа. Активный центр этого фермента состоит из комплекса двух белков, содержащих железо, серу и молибден в соотношении Fe : S : Mo = 6 : 8 : 1. Выделена также ванадийсодержащая нитрогеназа, уровень активности которой на 30% ниже, чем у Mo-нитрогеназы.

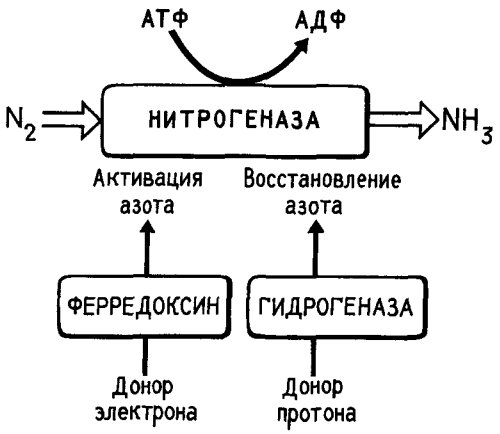


Рис. 79. Ферменты азотфиксации — схема взаимодействия

Азот, растворенный в воде, поступает в азотфиксирующий центр, где в его активации участвуют два атома молибдена. После взаимодействия с азотом молибден восстанавливается за счет электронов, поступающих в активный центр через Fe-белок и Mo–Fe-белок. Этот перенос сопряжен с реакцией разложения АТФ, т.е. он идет с затратой энергии. В передаче электронов нитрогеназе участвует железосодержащий водорастворимый белок — фермент ферредоксин, а в активации водорода воды и переносе протонов — фермент гидрогеназа (рис. 79). Реакции, происходящие при работе нитрогеназы, представлены на рис. 80.

Образование нитрогеназы у бактерий связано с наличием особых nif-генов, содержащихся или в ядерной ДНК или в плазмиде, ответственной за синтез этих специфических ферментных

белков. Гены диазотрофности высоко консервативны и широко распространены у бактерий благодаря существованию эффективных систем обмена генетической информацией. В то же время диазотрофы не встречаются среди эукариот. Долгое время не обнаруживали азотфиксаторов и среди архебактерий. Однако в последнее время стало известно, что метаногены имеют особую термостабильную ферментную систему азотфиксации, отличную от термолабильной системы эубактерий. Таким образом, хотя свойство фиксировать азот присуще многим организмам, оно ограничено только царством прокариот.

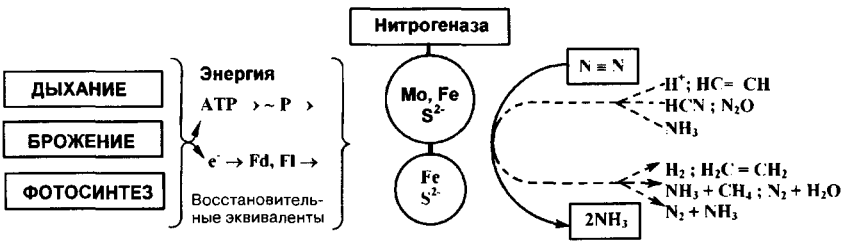


Рис. 80. Строение нитрогеназы и ее участие в трансформации различных соединений

У бактерий-азотфиксаторов встречаются все известные типы метаболизма. Среди них есть аэробы с дыхательным энергетическим обменом, анаэробы, осуществляющие брожение, хемоорганотрофы, автотрофы-фотосинтетики и хемолитоавтотрофы. Фиксация молекулярного азота для них не обязательный процесс, так как в присутствии азота в другой форме — минеральной или органической — они обеспечивают свои потребности связанным азотом.

Большое значение для активной азотфиксации имеет концентрация кислорода, так как фермент нитрогеназа подавляется молекулярным кислородом. У разных микроорганизмов выработались различные механизмы защиты нитрогеназного комплекса от кислорода.

У аэробных бактерий-диазотрофов (например, азотобактера) происходит активное связывание кислорода за счет повышения уровня дыхания при азотфиксации. Для быстрого расхода кислорода часть органических молекул сжигается клеткой «непроизводительно», т.е. путем окисления без запасания энергии. Другой механизм защиты нитрогеназы в аэробных условиях — конформационное изменение тех компонентов ферментных белков, которые

чувствительны к кислороду, а также связывание последних в стабильные комплексы с помощью специальных FeS-белков.

У цианобактерий, выделяющих кислород внутриклеточно при фотосинтезе, процесс азотфиксации перемещен в нефотосинтезирующие гетероцисты, где он пространственно изолирован от кислорода. Симбиотические клубеньковые бактерии защищены тканью клубенька и, кроме того, у них имеется леггемоглобин, который транспортирует необходимый для дыхания кислород непосредственно к бактероидам в менее активном связанном виде.

Азотфиксирующие бактерии по их связи с растениями делят на свободноживущие и симбиотические. В первой группе различают свободноживущие бактерии, которые не связаны непосредственно с корневыми системами растений, и ассоциативные, обитающие в сфере прямого влияния растения, в прилегающей к корням почве (ризосфере) или на поверхности корней (в ризоплане) и листьев (в филлоплане). К симбиотическим бактериям относятся те, которые живут в тканях растения, стимулируя образование особых разрастаний на корнях или листьях в форме клубеньков.

Симбиоз контролируется комплексом соответствующих комплементарных генов растения и бактерии.

Исследования показали, что некоторые бактерии не фиксируют азот. Вероятно не удалось подобрать условия для осуществления этого процесса. На протяжении 70 лет не удавалось установить азотфиксацию у чистых культур клубеньковых бактерий, так как не были подобраны подходящие условия. Достаточно было понизить парциальное давление кислорода и они начали фиксировать азот.

Так называемые свободноживущие азотфиксаторы распространены повсеместно и встречаются среди бактерий самых разных таксономических групп, относящихся как к хемотрофам, так и фототрофам, к аэробам и анаэробам. Первый диазотрофный микроорганизм был обнаружен в конце XIX в. (1898 г.) С.Н. Виноградским среди анаэробных маслянокислых бактерий рода *Clostridium*. Он назвал его в честь Пастера *Clostridium pasteurianum*. Вскоре (1901 г.) М. Бейеринком в Голландии был выделен аэробный азотфиксатор, получивший за свою морфологию и цвет (кокковидные бактерии, колонии которых с возрастом темнеют до шоколадного цвета) название *Azotobacter chroococcum*. Впоследствии способность к связыванию молекулярного азота была установлена у огромного числа почвенных бактерий, в том числе и у цианобактерий (прежнее название — синезеленые водоросли).

В благоприятных условиях, например на затопляемых почвах рисовников, прибавка азота за счет деятельности цианобактерий может достигать 25–50 кг/га в год. В зональных автоморфных почвах и в агроценозах их вклад в общее азотонакопление не превышает нескольких килограммов азота в год на 1 га.

Суммарная годовая потенциальная продукция азота свободноживущими азотфиксаторами (в условиях лабораторных экспериментов с внесением источников углерода) для разных почв разная и колеблется от десятков до сотен килограммов на гектар (кг/га в год): дерново-подзолистые 30–200; серые лесные 50–200; черноземы и черноземно-луговые 90–300; каштановые 100–300; сероземы 100–400.

Ассоциативной азотфиксацией называют накопление азота микроорганизмами, живущими в ассоциации с первичными продуцентами органического вещества — растениями, водорослями или цианобактериями. Эффект высокой нитрогеназной активности в этих ассоциациях связан с поступлением к бактериям от фототрофов легкодоступных источников углерода и энергии в виде экссудатов листьев и корней, внеклеточных слизей цианобактерий, корневого отпада и опада.

Влияние растений на азотонакопление в прикорневой зоне небобовых растений было отмечено еще в 1926 г. академиком С.П. Костычевым на примере табака и азотобактера. Процесс ассоциативной азотфиксации тесно сопряжен с фотосинтезом. Он протекает не только в корневой зоне, но и филлосфере, причем на долю последней приходится 10% фиксированного азота. Связующим звеном между фотосинтезом и азотфиксацией служат прижизненные выделения корнями органических веществ. Это могут быть сахара и органические кислоты, полисахаридные слизи (муцигель) и другие экссудаты.

Общее количество органических соединений, выделяемых корнями, может составлять до 30–40% от суммарной продукции фотосинтеза за вегетационный период, что было установлено, когда растению давали меченую CO_2. Исходя из этого расчета следуст оценивать ассоциативную азотфиксацию примерно в 10–25 кг N_2 на 1 га в год для почв средней полосы и до 50–100 кг — в субтропической и тропической зонах, однако пока такие расчеты остаются очень неточными. В длительных опытах, проведенных в нашей стране и за рубежом, было показано, что потери азота из почвы, в которую азотные удобрения не вносили, минимальны даже в случае монокультур небобовых растений по сравнению с почвами бессменного пара.

Поступающие в почву через корни органические вещества активизируют деятельность не только диазотрофов, но и микроорганизмов, разлагающих гумус. Таким образом, мобилизация азота в системе «почва–микроорганизмы–растение» происходит по двум каналам — связывание его из атмосферы и извлечение из органических веществ почвы. Включение того или иного процесса и их эффективность определяются наличием в почве легкодоступного азота. При внесении азотных удобрений микроорганизмы переходят от азотфиксации к связыванию (иммобилизации) растворимых форм азота с частичными потерями N_2 в атмосферу за счет денитрификации. По мере увеличения соотношения углерода и азота в среде активизируется процесс азотфиксации, а усиление фотосинтетической деятельности растений приводит к возрастанию степени минерализации гумуса.

Вскрытие механизмов работы живой системы почвы приводит к пониманию путей управления этой системой. Применение сбалансированных доз азотных удобрений, повышая фотосинтетическую активность растения, косвенно способствует усилению азотфиксации и увеличивает долю биологического азота в урожае.

Ассоциативные микробы-диазотрофы есть и у животных. Доказана способность к азотфиксации у бактерий кишечной группы рода *Escherichia*, обитающих в качестве комменсалов в пищеварительном тракте человека. Азотфиксаторы обитают в пищеварительном тракте всех позвоночных и беспозвоночных животных. Сколько они фиксируют азота в реальных условиях, остается неизвестным. Эта область исследований еще мало разработана, и микробные ассоциации во многих случаях плохо идентифицированы. Особый интерес вызывают животные, питающиеся кормом, содержащим мало азота (жвачные, грызуны, термиты).

Симбиотическая азотфиксация — важнейший резерв биологического азота в почве. Микробные азотфиксирующие симбионты описаны у многих видов разных растений. Проникая в ткани растения, они вызывают опухолевидные разрастания в форме клубеньков на корнях или стеблях.

Наиболее активные и хорошо изученные диазотрофные симбионты — клубеньковые бактерии бобовых растений. Семейство бобовых содержит 674 рода и 19 тыс. видов, из которых 200 используются в сельском хозяйстве. Бобовые распространены по всему миру и по значению занимают второе место после злаков. Уникальным свойством бобовых является формирование корневых клубеньков как у культурных, так и у дикорастущих растений. Однако не все бобовые образуют клубеньки, большинство видов даже не исследовано в этом отношении.

Образование клубеньков и последующее развитие азотфиксирующего симбиоза у бобовых происходит в ответ на инфицирование бактериями нескольких родов, относящихся к семейству Rhizobiaceae. В природе и в сельском хозяйстве эти симбиозы играют важную роль как поставщики связанного азота. Не все представители семейства Rhizobiaceae являются полезными. Некоторые виды рода *Agrobacterium* вызывают болезни растений. Представители рода *Phyllobacterium* образуют клубеньки на листьях некоторых растений, значение которых пока не ясно.

Первым в чистую культуру бактерии из клубеньков выделил М. Бейеринк. Систематика клубеньковых бактерий первоначально строилась на названии растения хозяина, была очень проста, понятна и удобна для практического использования клубеньковых бактерий при инокуляции бобовых растений. Это были клубеньковые бактерии клевера, гороха, сои, люпина, люцерны и др. Все они относились к одному роду *Rhizobium*. Однако в последнее время особенно в связи с глубокими и разносторонними исследованиями нуклеиновых кислот оказалось, что это очень разнородная группа бактерий и часто резко отличающиеся бактерии образуют клубеньки на одном и том же растении и даже один вид бактерий может иметь много растений-хозяев.

В настоящее время выделяют по меньшей мере четыре рода клубеньковых бактерий:

1) *Rhizobium*, например *Rhizobium leguminosarum bv trifolii* (клевер), *bv viceae* (горох), *bv meliloti* (люцерна). Это быстрорастущие бактерии;
2) *Sinorhizobium* (вика, люцерна, соевые, у сесбании клубеньки образуются на стебле);
3) *Mezorhizobium*;
4) *Bradyrhizobium*, например *Bradyrhizobium japonicum* (соя). Это медленнорастущие бактерии.

Обозначение *bv* — биовариант.

Гены азотфиксации у некоторых родов располагаются на плазмиде, у других — на хромосоме.

Благодаря азотфиксирующим симбионтам бобовые обогащают почву азотом. В зависимости от условий роста растений они накапливают азот от 60 до 300 кг/га в год.

Вскоре после открытия роли клубеньковых бактерий в накоплении азота попытались использовать эти бактерии для обработки семян бобовых перед посевом. Приготовленные на основе клубеньковых бактерий препараты получили в разных странах разные названия. Изготовленный впервые в Германии в 1896 г.

препарат был назван нитрагином; в 1906 г. он был получен в Англии, в 1907 г. — в США. В Чехословакии препарат клубеньковых называли нитразоном, в Австралии — нитрофиксом. В России первые партии нитрагина были изготовлены в 1930–1935 гг.

Первый очень важный этап при изготовлении нитрагина состоит в выделении и подборе производственного штамма клубеньковых бактерий. К каждой культуре бобового растения нужно подбирать соответствующие ему штаммы: для клевера клубеньковые бактерии клевера, для гороха клубеньковые бактерии гороха, для люпина бактерии люпина. Выделяют бактерии обычно непосредственно из клубенька. Берут крупный клубенек розового цвета, окрашенный леггемоглобином, стерилизуют его поверхность сулемой или каким-либо другим антисептиком, разрезают стерильным скальпелем, извлекают небольшое количество растительной ткани и шпателем растирают ее по поверхности бобового агара в чашке Петри. Отобранный штамм должен отличаться следующими свойствами: 1) специфичностью по отношению к определенному растению, 2) генетической устойчивостью, 3) свойством доминирования, т.е. способностью быстро размножаться в почве и численно доминировать над местными малоэффективными штаммами, которые могут находиться в почве, 4) инвазивностью — способностью проникать в корни растений, 5) активностью, т.е. высокой способностью к азотфиксации, 6) эффективностью — способностью повышать урожай. Он должен образовывать большие немногочисленные розовые от леггемоглобина клубеньки. Образование большого количества мелких белых клубеньков свидетельствует о том, что этот штамм плохой. Хорошо развитые клубеньки образуют вещества, препятствующие дальнейшему клубенькообразованию. Лучшим способом, по которому можно судить о ценности штамма, является определение прибавки урожая, которую он дает. Этот метод имеет только тот недостаток, что он очень трудоемок. Если, например, испытывается сто штаммов, нужно иметь множество опытных делянок и проводить эксперименты минимум три года. Кроме того, урожай зависит от множества факторов и вычленить среди них влияние азотфиксации не так-то просто.

В России микробиологическая промышленность на основе клубеньковых бактерий выпускает препарат ризоторфин (торфяной нитрагин).

Технология производства ризоторфина заключается в следующем:

1) выращивание жидкой культуры клубеньковых бактерии в колбе (посевной материал), 2) выращивание бактерий в большом

ферментере, в который вносится посевной материал, 3) подготовка торфа для заражения культурой (нейтрализация реакции среды, внесение питательных добавок, NPK, микроэлементов, органических веществ), раскладывание влажного торфа в полиэтиленовые пакеты, герметизация пакетов, стерилизация γ-лучами, 4) внесение в пакет с помощью шприца клубеньковых бактерий, 5) двухнедельное подращивание бактерий в торфе при комнатной температуре с увеличением численности бактерий в 100 раз и более, 6) хранение ризоторфина в холодильнике до 6–8 месяцев. При этом титр клубеньковых бактерий не должен сильно падать.

Ризоторфин предназначен для предпосевной обработки семян зернобобовых культур и бобовых трав: гороха, люпина, сои, вики, фасоли, люцерны, клевера и др. Для каждого вида бобовых растений ризоторфин готовится отдельно из разных видов клубеньковых бактерий. Препарат представляет собой сыпучую массу с влажностью 50–100%. В 1 г препарата содержится не менее 200 млн клеток клубеньковых бактерий.

Гектарная порция ризоторфина 200 г. Предпосевная обработка семян производится путем разбавления препарата в воде и замачивания семян в день посева. При использовании ризоторфина нельзя применять ядохимикаты (фунгициды, инсектициды).

Клубеньковые бактерии почти полностью обеспечивают потребности растений в азоте. Многолетняя практика применения ризоторфина показывает, что он сильно повышает урожай сои, гороха, люцерны и клевера. При этом содержание белка в урожае существенно повышается. Наиболее высокий хозяйственный эффект ризоторфин дает лишь при соблюдении прогрессивной технологии возделывания бобовых культур. Высев обработанных ризоторфином семян необходимо производить во влажную почву, удобренную фосфором, калием и микроэлементами, особенно молибденом. На почвах слабоокультуренных, бедных азотом, применение ризоторфина следует сочетать с внесением небольших доз минеральных азотных удобрений — не более 45 кг/га. На хорошо окультуренных почвах использование ризоторфина исключает необходимость внесения минерального азота под все виды бобовых.

Инокуляция бобовых клубеньковыми бактериями особенно эффективна на площадях, где ранее не возделывалась данная бобовая культура и соответствующие специфичные бактерии в почве отсутствуют. В почве после посева бобовых клубеньковые бактерии сохраняют высокий титр до 5 лет.

Аммонификация

Валовое содержание азота в почве может быть высоким и в черноземах достигает 10 т/га. Однако почти 99% его связано в органических соединениях, в том числе в гумусе, поэтому он недоступен для растений и обычно выступает в качестве основного лимитирующего фактора роста растений в сельском хозяйстве. Процесс минерализации азотсодержащих органических соединений с выделением аммиака называется аммонификацией. Этому процессу подвержены белки и их производные — пептиды и аминокислоты, нуклеиновые кислоты и их дериваты — пуриновые и пиримидиновые основания, мочевина и мочевая кислота, азотсодержащий полисахарид хитин и гумусовые кислоты. Уже в конце XIX в. француз Э. Маршель показал, что процесс аммонификации носит универсальный характер и осуществляется многими микроорганизмами в широком диапазоне условий.

Аммонификация белков. Это наиболее динамичное звено в цикле азота. При внеклеточных превращениях белков конечным продуктом являются аминокислоты. В процессе участвуют разнообразные протеазы очень многих микроорганизмов (бактерий и грибов). Далее аминокислоты либо поступают в клетки микроорганизмов, либо вовлекаются в химические реакции в почве. Внутриклеточные превращения аминокислот возможны по четырем направлениям: синтез белка, переаминирование, декарбоксилирование и дезаминирование (рис. 81). Последнее приводит к выделению свободного аммиака. В аэробных условиях кроме аммиака при аммонификации образуются CO_2 и окислы серы, а в анаэробных — жирные и ароматические кислоты (бензойная, ферулиновая и др.), спирты, неприятно пахнущие продукты (индол, скатол, метилмеркаптан) и ядовитые амины — кадаверин, путресцин.

Образующиеся в переувлажненных почвах при анаэробиозе продукты аммонификации обладают фитотоксическими свойствами и могут вызывать угнетение роста растений.

В процессе аммонификации помимо бактерий участвуют актиномицеты и грибы. Активные возбудители аммонификации известны среди разнообразных аэробных и анаэробных бактерий из многих родов. Это малоспецифическая функция. Для процесса аммонификации большое значение имеет соотношение C : N в разлагаемом субстрате. Чем меньше это отношение, тем выше эффективность аммонификации, определяемой по количеству NH_3 от общего количества превращенного азота. На каждые 50 г разложенного органического вещества бактерии используют на



Рис. 81. Аммонификация белков

синтез белка биомассы 2 г азота (C : N = 25). При содержании азота в органическом веществе разлагающейся растительной массы менее 2% он будет полностью иммобилизован в клетках микроорганизмов, а при более высоком его содержании (C : N < 25) будет выделяться аммиак. Это проявляется при использовании разных органических удобрений. Отношение C : N в навозе низкое, и его разложение поэтому сопровождается накоплением аммиака, а для соломы C : N высокое и внесение в почву соломы без минеральных азотных удобрений приводит к иммобилизации, т.е. к закреплению всего азота в микробных клетках и азотному голоданию растений.

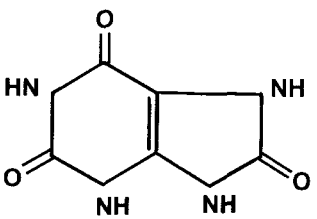
Аммонификация нуклеиновых кислот. Помимо внутриклеточных превращений нуклеиновых кислот они подвергаются внеклеточному распаду под действием нуклеаз, выделяемых микроорганизмами во внешнюю среду. Внеклеточные ДНК-азы и РНК-азы найдены у многих микроорганизмов. Аммиак выделяется при распаде пуриновых и пиримидиновых оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот.

Аммонификация мочевины и мочевой кислоты. Мочевина попадает в почву с мочой млекопитающих, а также образуется почвенными грибами. Например, ее содержание в шампиньонах достигает 13% от сухой биомассы. В год на Земле образуется около 30 млн т мочевины. Это огромные ресурсы азота, так как мочевина по химическому строению представляет собой диамид угольной кислоты и содержит 47% азота. Разложение ее протекает следующим путем:

$$(NH_2)_2CO + 2H_2O \rightarrow (NH_4)_2CO_2 \rightarrow 2NH_3 + CO_2 + H_2O.$$

Мочевину разлагают микроорганизмы, обладающие ферментом уреазой и широко распространенные в почве. Эти бактерии в большом числе содержатся в рубце жвачных животных, поэтому мочевину добавляют и в корма. Микроорганизмы рубца вызывают ее разложение (аммонификацию) и далее переводят в белок. Более половины почвенных микроорганизмов обладают ферментом уреазой и могут превращать мочевину в аммиак.

Мочевая кислота — гетероциклическое соединение, производное пурина:



Молекула мочевой кислоты

Она образуется как конечный продукт белкового обмена птиц, пресмыкающихся и насекомых. Экскременты змей содержат до 30% мочевой кислоты, а в гуано (преобразованном помете птиц) — 25%. Выводится из организма мочевая кислота с минимальным количеством воды или даже в твердом виде.

В моче млекопитающих концентрация мочевой кислоты ничтожна.

Аммонификация мочевой кислоты в местах скопления гуано в аридных областях приводит к накоплению нитратов, так как образующийся аммиак окисляется нитрифицирующими бактериями, а при низкой влажности нитраты не вымываются. Таковы источники богатых залежей нитратов в Чили, Перу и Южной Африке. Гуано используется как ценное азотное и фосфорное удобрение, оно содержит около 9% азота, 13% фосфорной кислоты, калий и кальций.

Аммонификация хитина. Хитин — азотсодержащий полисахарид, полимер ацетилглюкозамина. Он содержится в клеточных стенках грибов, в панцирных покровах беспозвоночных. При его разложении образуется глюкоза (и продукты ее превращения), а также аммиак. Ферменты хитиназы особенно распространены у актиномицетов: до 98% изученных актиномицетов проявляли активность в разложении хитина. Из грибов активную роль в разложении хитина играют мукоровые, аспергиллы и др. Есть и хитинолитические миксобактерии и некоторые другие бактерии.

Аммиак, образующийся при микробном разложении вышеуказанных соединений растительного и животного происхождения, претерпевает в почве различные превращения: 1) потребляется растениями как источник азота, 2) иммобилизуется (ассимилируется) в процессе метаболизма почвенных микроорганизмов, 3) окисляется в нитриты и нитраты. Этот последний процесс носит название нитрификации и является единственным в цикле азота, который ведет к образованию окисленных форм азотистых соединений из аммиака.

Нитрификация

Биологическая природа образования в почве нитратов была установлена во второй половине XIX в. Т. Шлезингом и А. Мюнцем. Первое предположение об участии микроорганизмов в этом процессе было высказано Л. Пастером. Однако выделить микроорганизмы, ответственные за процесс образования нитратов, долгое время никому не удавалось. С.Н. Виноградский применил для их выделения элективную среду, представляющую собой раствор чистых минеральных солей, в том числе и сернокислого аммония, которым он пропитал пластинки кремнекислого геля. Отсутствие органических соединений в такой среде исключало возможность развития банальных гетеротрофов. В 1891 г. ему удалось выделить микроорганизмы, названные нитрификаторами. Они были представлены двумя группами, каждая из которых проводила один из двух этапов окисления азота: сначала образовывались нитриты, а затем — нитраты.

Первую группу нитрозных (нитритных) бактерий представляют роды *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrosospira*, *Nitrosolobus*, *Nitrosovibrio*, вторую — нитратных бактерий — *Nitrobacter*, *Nitrospina*, *Nitrococcus*. Названия родов свидетельствуют о том, что бактерии той и другой группы морфологически разнообразны — это кокки, палочки, спирально изогнутые клетки. Все они — грамотрицательные

бактерии, в большинстве своем очень мелкие, часто подвижные, с полярными или перитрихиальными жгутиками. Многие имеют развитые системы внутрицитоплазматических мембран. В метаболическом отношении эти нитрифицирующие бактерии — хемолитоавтотрофы, использующие энергию окисления аммиака или азотистой кислоты для синтеза органических веществ из CO_2, т.е. осуществляющие хемосинтез.

По современным представлениям, процесс окисления аммиака и нитритов локализуется на цитоплазматической мембране. Окисление аммиака до нитрата происходит ступенчато с потерей электронов. Сначала образуется гидрокисиламин, который далее окисляется до нитрита. Промежуточным продуктом может быть нитроксил:

$$NH_3 + O_2 + НАДН_2 \rightarrow \underset{\text{гидроксиламин}}{NH_2OH} + H_2OOH + НАД^+,$$

$$NH_2OH \xrightarrow{N_2O} \underset{\text{нитроксил}}{[HNO]} + 2e + 2H^+,$$

$$NH_2OH + O_2 \rightarrow NO_2^- + H_2O + H^+.$$

Вторая фаза нитрификации сопровождается потерей двух электронов. Донором кислорода при окислении нитритов до нитрата служит вода:

$$NO_2^- + H_2O \rightarrow NO_3^- + 2H^+ + 2e.$$

Электроны, освобождающиеся в первой и второй фазе нитрификации, поступают в дыхательную цепь на цитохромы. Все нитрифицирующие бактерии — облигатные аэробы. Оптимальные условия для их роста лежат в диапазоне температур 25–30 °С и pH 7,5–8,0. В кислых почвах автотрофная нитрификация не происходит, этот процесс замещается окислением аммиака или других восстановленных азотсодержащих веществ до нитритов и нитратов гетеротрофными микроорганизмами — грибами и бактериями. Это явление названо гетеротрофной нитрификацией, так как образование нитратов сопровождается параллельно идущим окислением органических веществ.

Широко распространенные в почвах бактерии родов *Arthrobacter*, *Pseudomonas* и другие окисляют оксимы и гидроксаматы, где гидроксиламин связан с органическими молекулами. Окисление может быть связано с ростом или образованием метаболи-

тов в стационарной фазе. Возможно, окисление происходит с участием активного кислорода, образующегося при разложении перекиси водорода пероксидазой. Таким образом, гетеротрофная нитрификация не служит источником энергии для микроорганизмов.

В природе гетеротрофная нитрификация осуществляется везде, где аммиак образуется в условиях обилия органических веществ, например в компостных кучах, в скоплениях гуано (происхождение чилийской селитры тоже обязано, по-видимому, этому процессу), в аэротенках, в евтрофных водоемах. По масштабам гетеротрофная нитрификация, по-видимому, превышает автотрофную. Величину гетеротрофной нитрификации устанавливают, добавляя в почву ингибиторы нитрификации, которые подавляют только автотрофную нитрификацию и становится возможным определение величины гетеротрофной нитрификации, основным агентом которой являются грибы.

После того как академик Д.Н. Прянишников доказал, что растения используют соединения аммония, произошла переоценка значения нитратов для питания растений. Ранее нитраты считались наилучшей формой азотных удобрений для растений. Особенно остро встал вопрос об азотном питании, когда стали применять сверхвысокие дозы нитратных удобрений. Было показано, что растения используют не более 30–50% вносимого азота нитратов, а остальная часть в превращенном виде закрепляется в составе органического и минерального вещества почвы, иммобилизуется в клетках микроорганизмов, подвергается восстановлению до газообразных продуктов — закиси азота и N_2, вымывается в грунтовые воды, откуда они выносятся в реки, моря и океаны (рис. 82). Объем поступлений азота с нитратами в воды составляет миллионы тонн в год. Возникла необходимость подавления процесса нитрификации. Предложены многочисленные промышленные препараты ингибиторов нитрификации (нитропирин, АТС, N-серв и др.), синтезируемые на пиридиновой основе. Применение нитропирина, например, повышает использование азотных удобрений до 50–70%. Указанные препараты подавляют первую фазу автотрофной нитрификации, но не действуют на гетеротрофную нитрификацию.

Так же как и в случае с аммиаком, судьба образующихся при нитрификации продуктов неоднозначна. Нитраты претерпевают следующие превращения: 1) используются высшими растениями в процессах ассимиляции, 2) вымываются в водоемы и вызывают их евтрофизацию, 3) используются (иммобилизуются) микроор-

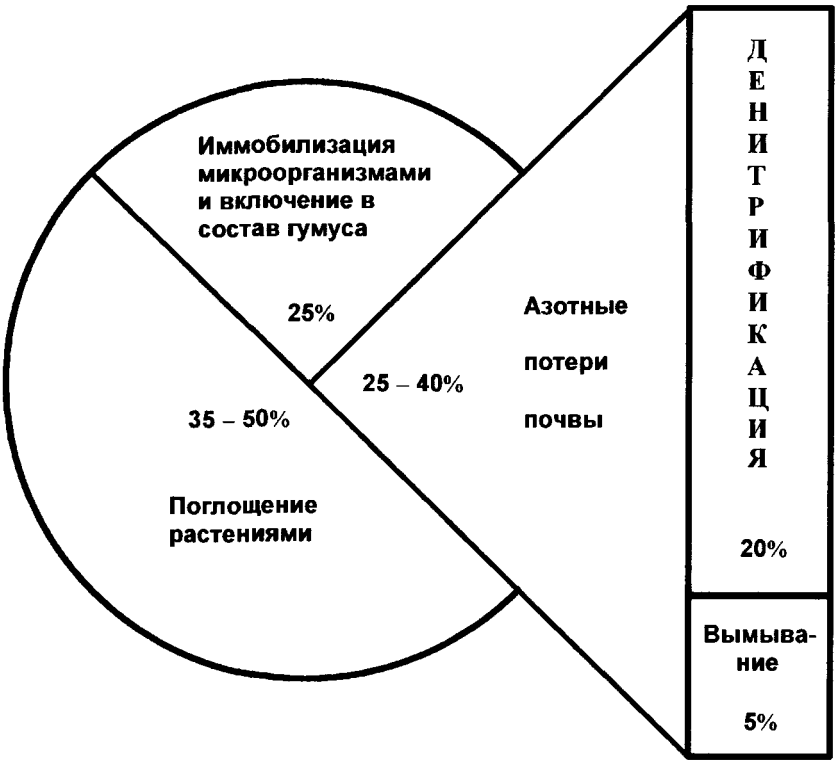


Рис. 82. Судьба азотных удобрений в почве

ганизмами в процессе ассимиляционной нитратредукции, 4) восстанавливаются до молекулярного азота в результате диссимиляционной нитратредукции или денитрификации.

Иммобилизация азота. Азот аммонийных и нитратных соединений, поглощенных микробными клетками, включается в органические полимеры и временно выводится из круговорота, так как он становится недоступным для растений. Процесс иммобилизации сказывается на применении удобрений: происходит снижение коэффициента использования азотных удобрений растениями в условиях микробной конкуренции за субстрат. Доля иммобилизованного азота зависит от применяемого удобрения и почвенных условий. В случае одновременного внесения в подзолистые почвы минеральных удобрений и соломы количество не превышает 20%. В орошаемом земледелии иммобилизация азота — это средство сокращения потерь азотных удобрений от вы-

мывания. Один из приемов увеличения доли биологически закрепленного азота — внесение молибденсодержащих удобрений. Так как молибден входит в активный центр ферментов азотного обмена — нитрогеназы и нитратредуктазы, то происходит повышение уровня органического азота в почве за счет усиления азотфиксации и ассимиляции нитратов микроорганизмами.

Процессы микробиологического закрепления азота следует учитывать при выборе способов обработки почвы, противоэрозионных мероприятий и при внесении удобрений. Например, запашка соломы под зерновые перед посевом закрепляет азот и вызывает азотное голодание растений; внесение соломы осенью удерживает азот от вымывания; солома, внесенная под бобовые, всегда дает положительный эффект.

Иммобилизованный азот — наиболее лабильная часть органического азота почвы. Этот азот минерализуется в почве в первую очередь и является ближайшим резервом в питании растений. Часть иммобилизованного азота удобрений включается во фракции почвенного гумуса, устойчивые к разложению. Микробные клетки выедаются простейшими и происходит реутилизация азота. Через микробные клетки в почве проходит поток азота, в 2–3 раза превышающий ежегодный вынос азота с урожаем; 10–30% азота микробной биомассы поступает в растения. В почвах Нечерноземной зоны России максимально возможные величины потока азота через микробную биомассу определяются в 250 кг/га за сезон.

Денитрификация

Термином «денитрификация» обозначают сумму процессов, которые ведут к частичному или полному восстановлению нитратов до нитритов и затем газообразных форм азота NO, N_2O, N_2. Различают ассимиляционную и диссимиляционную денитрификацию. В узком смысле термина под денитрификацией понимают только диссимиляционное восстановление окисленных форм азота.

Ассимиляционные процессы восстановления нитратов до NH_4, которые приводят к синтезу азотсодержащих клеточных компонентов, свойственны всем растениям и многим микроорганизмам, которые могут расти на средах с нитратами. Они проходят в аэробных и анаэробных условиях. Этот путь преобразования нитратов называется ассимиляционной нитратредукцией в отличие от диссимиляционной нитратредукции, или денитрификации, которая представляет собой процесс, в анаэробных условиях обеспечивающий микроорганизмы энергией, но с потерей восстановленных соединений азота или молекулярного азота.

Денитрификация протекает в анаэробных условиях и подавляется кислородом. Нитраты в анаэробных условиях выполняют функцию акцепторов электронов, поступающих с окисляемого субстрата, которым может быть как органическое, так и неорганическое вещество. В первом случае процесс проводят хемоорганотрофы, во втором — хемолитотрофы. Ферменты диссимиляционной нитратредукции — это нитратредуктазы, содержащие MoFeS-белки. Они локализованы на клеточных мембранах. Конечные продукты денитрификации выделяются из клетки в газообразной форме в виде NO, N_2O или N_2 в зависимости от вида микроорганизма и от условий среды. Нитраты восстанавливаются в следующей последовательности:

$$NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2.$$

Энергетический выход при переносе электронов к NO_2^- и N_2O приблизительно одинаков и в сумме составляет около 70% энергетического выхода при дыхании с участием свободного кислорода. Поэтому процесс денитрификации иначе называют анаэробным нитратным дыханием.

Число родов бактерий, представители которых способны к нитратному дыханию, весьма велико. При этом первый этап — переход нитратов в нитриты — способны осуществлять разнообразные микроорганизмы, в том числе и эукариоты — водоросли, грибы и дрожжи. Полную денитрификацию до молекулярного азота проводят только прокариоты. Большинство из них — факультативно анаэробные хемоорганотрофы многих родов, использующие нитраты как окислители органических субстратов. При этом последние окисляются до CO_2 и H_2O, как и в акте кислородного дыхания, а азот теряется в газообразных формах:

Органическое вещество + $KNO_3 \rightarrow CO_2 + H_2O + N_2$.

Представители хемолитототрофных бактерий-денитрификаторов — *Thiobacillus denitrificans*, *Thiomicrospira denitrificans*, *Paracoccus denitrificans*. Нитраты для них выступают в качестве окислителей неорганических веществ, например серы, H_2 или тиосульфата, восстанавливаясь при этом либо полностью до N_2, либо только до нитритов (у *Thiobacillus thioparus*).

Все денитрифицирующие бактерии — факультативные анаэробы, осуществляющие восстановление нитратов только в отсутствие свободного кислорода. В аэробной обстановке они могут переключаться на дыхание для получения энергии, а нитраты использовать в процессах ассимиляционной нитратредукции как

источники азота. Помимо этого, многие или даже все денитрификаторы, как показали исследования последних лет, обладают способностью к азотфиксации. Все ферменты азотного цикла (нитрогеназа азотфиксаторов, нитритоксидоредуктаза нитрификаторов, ассимиляторная и диссимиляторная нитратредуктазы) имеют низкомолекулярный молибденсодержащий кофактор, который может быть передан от одного фермента к другому.

Ферменты ассимиляционной и диссимиляционной нитратредукции имеют большое сходство, но при диссимиляционном процессе в анаэробных условиях фермент погружается в мембрану, и его работа по восстановлению нитратов обеспечивает энергетический процесс получения клеткой АТФ. Изучение известного азотфиксатора *Azospirillum lipoferum* показало, что при наличии нитратов в анаэробных условиях этот микроорганизм проводит денитрификацию, а в аэробных — ассимилирует нитрат. В определенных условиях процессы азотфиксации и нитратредукции могут идти в клетке параллельно.

Таким образом, процессы ассимиляционной и диссимиляционной нитратредукции, азотфиксации и денитрификации взаимно связаны и могут осуществляться одними и теми же бактериями (рис. 83). Направление процессов будет зависеть от конкретных условий.

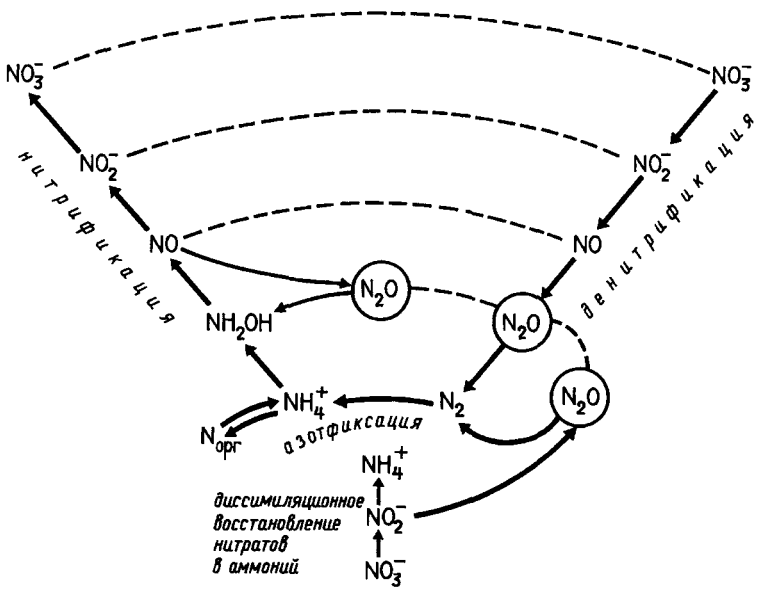


Рис. 83. Сопряжение процессов превращения азота

В процессе диссимиляционной нитратредукции помимо молекулярного азота могут образовываться другие газообразные продукты — NO, N_2O и NH_3.

Особенно остро стоит проблема образования и стока закиси азота, так как с ней связывают некоторые природные и климатические явления — разрушение озонового слоя в стратосфере, некоторые фотохимические реакции. Один из самых мощных источников N_2O — микробная денитрификация.

Закись азота, как, по-видимому, и окись, относится к обязательным продуктам денитрификации, что было доказано с использованием ацетилена как ингибитора восстановления N_2O в N_2. Добавление ацетилена к почвенной системе приводит к накоплению закиси азота в среде. N_2O образуется также в первой фазе нитрификации в условиях лимита кислорода и диссимиляционного восстановления нитрата в аммоний. Сопряжение многих микробиологических процессов через N_2O при противоположном влиянии ряда внешних факторов на ее образование и удаление может обеспечить фильтр для выхода закиси азота из почвы в атмосферу (см. рис. 83). Один из путей удаления закиси азота в аэробных условиях — неспецифический процесс, проводимый комплексом микроорганизмов, образующих перекись водорода и каталазу. Разложение перекиси водорода каталазой в окислительных условиях приводит к образованию из N_2O окиси азота и NO_2^-. К реакциям такого типа, по-видимому, способны многие почвенные микроорганизмы, и процесс зависит не от агента реакции, а от экологических условий. В анаэробных условиях N_2O может служить субстратом нитрогеназы — фермента азотфиксации, который восстанавливает ее до N_2 или аммиака. Итак, денитрификация в современном понимании — это один из путей биологического восстановления нитратов. Процесс характеризуется тем, что он имеет энергетическое значение для микроорганизмов, протекает в анаэробных условиях и приводит к образованию газообразных форм азота в виде NO, N_2O и N_2. До молекулярного азота осуществляют его только прокариоты — представители многих таксономических, физиологических и экологических групп.

В природе денитрификация имеет широкие масштабы. В результате в атмосферу ежегодно поступает 270–330 млн т N_2, т.е. этот процесс сравним с азотфиксацией. Большая часть этого азота — потери из почвы. Особенно велики они в переувлажненных почвах, при внесении нитратов вместе с навозом и другими органическими удобрениями. Активно протекает денитрификация в

ризосфере растений за счет постоянного поступления органических веществ в форме корневых выделений.

Зависимость денитрификации в прикорневой зоне от концентрации углеродсодержащих соединений четко проявляется в наличии сезонной динамики, совпадающей с динамикой развития растений.

На интенсивность денитрификации сильно влияет аэрация почвы и pH. Усиление аэрации и кислая среда снижают скорость денитрификации и повышают соотношение N_2O/N_2 в конечных продуктах. Разнонаправленные процессы денитрификации и нитрификации в сухих бесструктурных почвах обычно протекают последовательно: при увлажнении — денитрификация, при иссушении — нитрификация. Чередование этих процессов ведет к быстрой потере азота почвой.

В структурных почвах оба процесса идут одновременно, но в пространственно разделенных микрозонах с разным окислительно-восстановительным потенциалом. Так же совершаются процессы в зоне корневых систем, где имеется градиент концентрации кислорода и органические вещества, что стимулирует денитрификацию.

Денитрификация — одна из основных причин неполного использования растениями вносимых в почву азотных удобрений (см. рис. 82). Уменьшения потерь азота можно добиться путем применения гранулированных удобрений, слаборастворимых азотных туков и дробным внесением удобрений. Регулировать этот процесс также можно путем создания определенного водного режима почв, меняя таким образом аэрацию. Предложены и химические ингибиторы денитрификации, но это фактически ведет к уничтожению большинства почвенных бактерий и не поддерживается почвенными микробиологами.

Иногда ставится вопрос, является ли денитрификация положительным или отрицательным процессом. Для сельского хозяйства — это азотные потери, а для природы в целом — это оздоровительный процесс, так как именно в результате денитрификации происходит предохранение грунтовых вод и водоемов от чрезмерного накопления в них нитратов, вымываемых из почв. С позиции конечных продуктов ассимиляционное восстановление нитратов в аммоний — более желательный процесс, чем образование N_2 и N_2O, однако, в природе не всегда происходит то, что нужно человеку. Задача науки — вскрыть механизмы природных процессов и научиться их регулировать, чтобы направлять в нужную сторону. Денитрификация имеет положительное значение при очистке сточных вод, содержащих большие количества связанного азота, которые не должны поступать в реки и озера.

КРУГОВОРОТ СЕРЫ

Сера — биогенный элемент, необходимый для жизни. В белках сера содержится в форме некоторых аминокислот (цистин, цистеин), входит в молекулы витаминов, коферментов, присутствует в растительных эфирных маслах. В растениях содержание серы колеблется от 0,2 до 1,8%, в организме человека — около 0,4%. Соединения серы в живой клетке участвуют в важных метаболических процессах (например, она входит в состав ферментов нитрогеназы и нитратредуктазы, ответственных за превращения азота — его фиксацию и восстановление).

С урожаем из почв ежегодно выносится от 10 до 80 кг/га серы в зависимости от биологических особенностей сельскохозяйственных растений и величины урожая. Так называемые безбалластные минеральные удобрения не содержат серы, и дефицит ее в почве с ростом урожаев постоянно увеличивается. Поэтому необходимы изучение серного режима почв, разработка методов диагностики дефицита серы и эффективного применения серосодержащих удобрений. В почвах сера претерпевает разнообразные превращения, переходя из неорганических соединений в органические и обратно. В почве в виде неорганических соединений сера бывает окисленной (сульфаты, политионаты), восстановленной (сульфиды) и редко молекулярной. При разложении остатков животных, растений и микроорганизмов освобождаются серосодержащие аминокислоты, тиоспирты, тиофенолы, тиоэфиры, гетероциклические соединения (например, тиофен), в которых сера находится в восстановленном состоянии. В органических веществах сера обычно содержится в восстановленном состоянии в виде SH-групп. Есть органические соединения, содержащие серу в окисленной форме. Это сульфиновые и сульфокислоты и их соли, применяемые в моющих средствах как поверхностно-активные вещества (ПАВ), но это неприродные соединения. Они могут попадать в почву со сточными водами.

Цикл превращений серы сходен с циклом азота: он включает окислительные и восстановительные звенья, а также превращение серы без изменения ее валентности (рис. 84). В этих превращениях участвует много разнообразных групп микроорганизмов: аэробных и анаэробных, хемо- и фототрофов, истинных бактерий и архебактерий. В последние десятилетия было сделано много открытий в микробиологии цикла серы в связи с изучением архебактерий. Некоторые из них оказались активными участниками превращения соединений серы, способными осуществлять неизвестные ранее процессы.

Рассмотрим цикл серы, объединив в отдельные звенья процессы окислительного характера, восстановительные и процессы освобождения серы при разложении органических веществ.

Окисление серы и ее восстановленных неорганических и органических соединений происходит в аэробных и анаэробных условиях

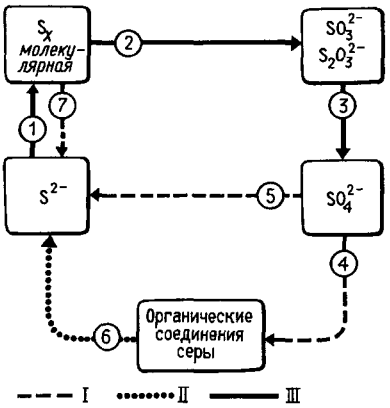


Рис. 84. Цикл серы:

I — восстановительные процессы; *II* — без перемены валентности серы; *III* — окислительные процессы.

Возбудители процессов: *1* — бесцветные серобактерии, тионовые (в аэробных условиях) и фотосинтезирующие серные бактерии (в анаэробных условиях); *2, 3* — тионовые, архебактерии; *4* — все микроорганизмы и растения (ассимиляция); *5* — сульфатредуцирующие бактерии; *6* — термоацидофильные анаэробные бактерии; *7* — облигатно анаэробные термофильные клостридии

с участием разных групп микроорганизмов. В аэробных условиях окислительные процессы осуществляют хемоавтотрофные прокариоты — серные бесцветные (неокрашенные) бактерии и тионовые бактерии, термоацидофильные архебактерии, а также некоторые типичные гетеротрофные бактерии. В анаэробных процессах участвуют фототрофные серные пурпурные и зеленые бактерии, осуществляющие бескислородный фотосинтез.

Бесцветные серобактерии по строению сходны с цианобактериями. Основное их отличие от последних — отсутствие пигмента. По морфологии среди них различают (рис. 85) одноклеточные: крупные подвижные (*Thiovulum*) и неподвижные (*Achromatium*) бактерии; виды с мелкими спиралевидными или другой формы клетками (*Thiospira*, *Thiobacterium*); нитчатые многоклеточные неподвижные (*Thiothrix*) и скользящие бактерии (*Beggiatoa*, *Thioploca*). Общим признаком всех организмов этой группы служит способность откладывать внутриклеточно образующуюся при окислении H_2S молекулярную серу. Механизм этого процесса и его физиологический смысл, возможно, различен у разных представителей и до конца еще не ясен.

С.Н. Виноградский впервые предположил возможность использования микроорганизмами энергии окисления неорганических соединений для синтеза органических веществ из CO_2 — хемосинтеза. Четкие доказательства наличия хемосинтеза в чистых

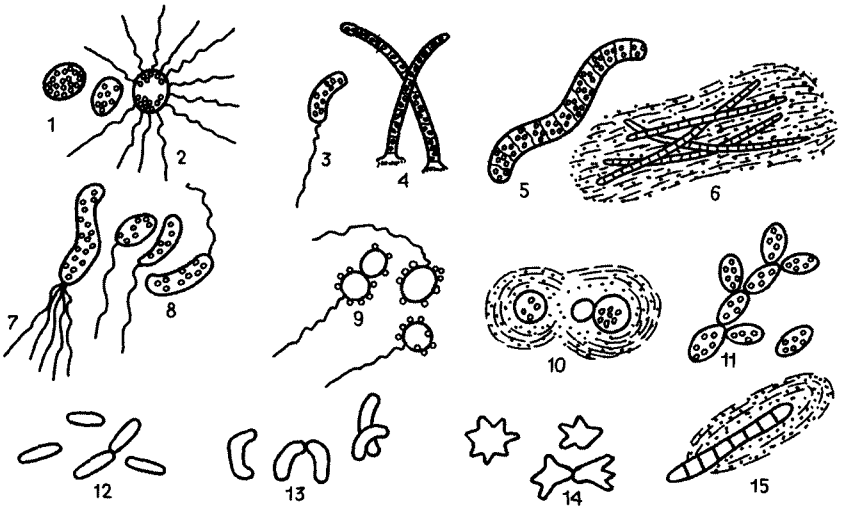


Рис. 85. Бактерии, окисляющие серу.

Бесцветные серобактерии: *1 — Achromatium*; *2 — Thiovulum*; *3 — Thiospira*; *4 — Thiothrix*; *5 — Beggiatoa*; *6 — Thioploca*.

Пурпурные серобактерии: *7 — Thiospirillum*; *8 — Chromatium*; *9 — Thiocystis*; *10 — Thiocapsa*; *11 — Thiodictyon*.

Зеленые серобактерии: *12, 13 — Chlorobium* spp.; *14 — Prosthecochloris*; *15 — Chloronema*

культурах бесцветных серобактерий были получены только в последнее время, например у *Beggiatoa*. В то же время известны случаи окисления сероводорода в результате гетеротрофной жизни некоторых бактерий из группы бесцветных серных за счет образования ими перекиси водорода при дыхании. Физиологический смысл этого процесса заключается в детоксикации среды путем разложения образующегося токсичного продукта метаболизма H_2O_2 с участием сульфидов, которые окисляются до молекулярной серы.

Фотосинтезирующие серные бактерии в отличие от бесцветных анаэробы. Наличие в их клетках пигментов бактериохлорофиллов придает им красную или зеленую окраску, поэтому их делят соответственно на пурпурные (пор. Rhodospirillales) и зеленые (пор. Chlorobiales). Все они осуществляют на свету бескислородный фотосинтез, используя восстановленные соединения серы в качестве доноров электрона в анаэробных условиях.

Пурпурные серобактерии — грамотрицательные одноклеточные прокариоты разной формы и размеров, подвижные и неподвижные (см. рис. 85). В клетках существует хорошо развитая си-

стема мембран — тилакоидов (внутрицитоплазматические разрастания мембраны), у некоторых есть газовые вакуоли. Окисляя H_2S внутриклеточно, они временно откладывают в клетках молекулярную серу в виде капель, ограниченных белковой мембраной, а при дефиците сероводорода окисляют серу далее до серной кислоты. Представители: *Thiospirillum* и *Chromatium* — крупные подвижные бактерии; *Thiodictyon*, *Thiocapsa* — неподвижные, без жгутиков.

Зеленые серобактерии тоже одноклеточные, разной морфологии — от простых палочек до звездчатых клеток с простеками (нитевидные выросты клеток). Некоторые образуют цепочки или сетчатые структуры. Пигменты локализованы в хлоросомах. Зеленые серобактерии — более строгие анаэробы, чем пурпурные. Серу в клетках не накапливают, а выделяют ее наружу. Для большинства зеленых серобактерий установлена способность к азотфиксации. Помимо одноклеточных зеленых серобактерий — *Chlorobium*, *Prosthecochloris* и других — известны представители зеленых скользящих бактерий с нитчатым строением (*Chloronema*), которые тоже способны к окислению H_2S (см. рис. 85). Встречаются в почвах рисовых полей и в болотах. Для их развития нужен свет и анаэробные условия.

Тионовые бактерии — хорошо изученная группа бактерий, так как они используются в гидрометаллургии для получения ценных металлов из бедных руд — хемолитоавтотрофы, использующие энергию окисления серы кислородом для процессов хемосинтеза. Эту группу составляют представители нескольких родов грамотрицательных эубактерий (*Thiobacillus*, *Thiosphaera*, *Thiomicrospira*) и один род термоацидофильных архебактерий (*Sulfolobus*). Полное ферментативное окисление молекулярной серы тионовыми бактериями приводит к образованию серной кислоты: $S^0 \rightarrow SO_3^{2-} \rightarrow SO_4^{2-}$. Электроны поступают в дыхательную цепь. Кроме молекулярной серы и сульфида, тионовые бактерии могут окислять сероводород, тиосульфат, политионаты ($S_2O_6^{2-}$, $S_4O_6^{2-}$), тиоцианат (CNS^-) и другие восстановленные или не до конца окисленные соединения серы. Образующаяся как промежуточный продукт окисления молекулярная сера всегда откладывается вне клеток. Некоторые тионовые бактерии в анаэробных условиях способны использовать вместо O_2 нитраты, восстанавливая их до нитритов (*Thiobacillus thioparus*) или до N_2 (*Th. denitrificans*). Для *Sulfolobus* и *Thiobacillus ferrooxidans* показана способность окислять и серу, и двухвалентное железо (Fe^{2+}).

В природе бактерии, окисляющие серу, занимают специфические экологические ниши и встречаются в массовых количествах как в сильнокислых, так и в щелочных средах, где имеется сероводород или другие восстановленные соединения серы. Некоторые живут при высоких температурах в горячих серных источниках. Фототрофные серобактерии распространены главным образом в водоемах, хемотрофные тионовые — в почвах. Образуемая ими серная кислота подкисляет почву, что способствует переводу некоторых важных для растений элементов (фосфора, железа) в доступную форму. В то же время серная кислота может быть опасным агентом коррозии металлических труб и других сооружений в почве. Этот процесс подробно изучается, устанавливаются почвы, где он более возможен, составляются специальные картосхемы, разрабатываются меры по его предотвращению.

Тионовые бактерии используются в гидрометаллургии. Бактериальное выщелачивание металлов за счет окисления содержащихся в руде сульфидов позволяет вести добычу металла из бедного минерального сырья при минимальных энергозатратах. Разработано целое направление микробной гидрометаллургии (получение цветных металлов).

Восстановление сульфатов происходит в разных метаболических процессах. Сульфаты служат источником серы как для растений, так и для микроорганизмов. Их ассимиляция сопровождается восстановлением серы в процессах конструктивного метаболизма. Это ассимиляционная сульфатредукция сходная с соответствующим процессом поглощения и восстановления нитратов. Процесс этот универсален для всех организмов. Биологическое закрепление серы в микробных клетках называется также ее иммобилизацией.

В анаэробных условиях сульфаты восстанавливаются до сероводорода специфическими бактериями из группы облигатных анаэробов. Это узкоспециализированные сульфатредуцирующие бактерии, использующие сульфаты в качестве окислителя органических соединений в процессе анаэробного дыхания — диссимиляционной сульфатредукции (сравни с денитрификацией). Они были открыты М. Бейеринком. Некоторые виды могут окислять свободный водород, выступая как хемолитоавтотрофы или как хемолитогетеротрофы. Для последних донором электрона служит H_2, а источником углерода — органические вещества, например лактат. У сульфатредуцирующих бактерий перенос электрона происходит через цитохромную цепь, как и у аэробных бакте-

рий, с образованием АТФ. Возбудители процесса сульфатредукции относятся к 10 разным родам строго анаэробных бактерий (около 50 видов): *Desulfovibrio* — подвижные изогнутые палочки, не образующие спор, *Desulfotomaculum* — споровые палочки. Среди представителей первого рода есть галофилы, среди вторых — термофилы. В последние годы выделено много новых сульфатредуцирующих бактерий: *Desulfonema*, *Desulfosarcina*, *Desulfobacter*, *Desulfococcus*. Два последних рода — кокковые бактерии, *Desulfonema* — крупные трихомные микроорганизмы со скользящим движением. Распространены сульфатредуцирующие бактерии во всех почвах, но особенно много их в почвах с режимом, приводящим к длительному анаэробиозу, например в затопляемых почвах рисовых полей, а также в болотах, илах, лиманных грязях, пластовых водах, сопровождающих нефтяные месторождения. В подзолах мало сульфатов, и биогенным путем сульфиды в них не накапливаются. В щелочных и нейтральных почвах образуются нерастворимые сульфиды. Накопление сульфида железа приводит к образованию черного ила.

С жизнедеятельностью сульфатвосстанавливающих бактерий связывают процесс биогенного содонакопления. Провинции, где формируются содовые солончаки, тяготеют к низменным местам, например, к поймам рек, понижениям вокруг озер. Если коренные породы в этих местах обогащены сульфатами, то в анаэробных условиях при затоплении и разложении органического вещества образуется H_2S, который затем путем химических реакций преобразуется в Na_2S и далее в соду при наличии карбонатов ($CaCO_3$, $MgCO_3$).

Биогенное появление соды не всегда сопровождается ее накоплением. На гипсоносных отложениях не происходит содонакопления, так как гипс реагирует с содой и образуется вторичный сульфат натрия по схеме: $Na_2CO_3 + CaSO_4 \rightarrow Na_2SO_4 + CaCO_3$.

В присутствии тионовых бактерий, окисляющих Na_2S, сода тоже не будет накапливаться. Таким образом, количественная сторона процесса содонакопления зависит от степени и длительности увлажнения почвы застойными водами, от количества органического вещества, характера отложений и наличия серокисляющих бактерий.

Восстановительные процессы в цикле серы не ограничиваются ассимиляционной и диссимиляционной сульфатредукцией. Восстанавливаться могут тиосульфаты и молекулярная сера. Восстановление SO_3^{2-} и $S_2O_3^{2-}$ до S^0 проводят облигатно-анаэробные

термофильные бактерии *Thermoanaerobacterium thermosulfurigenes Clostridium thermosulfurogenes*. Эти хемоорганотрофные бактерии, выделенные из термального источника в Йеллоустонском парке (США), вызывают брожение с образованием этанола, молочной и уксусной кислот и H_2; способны к гидролизу пектина и крахмала. Образующаяся при восстановлении тиосульфата молекулярная сера откладывается на клеточных стенках и выделяется в среду.

В восстановлении молекулярной серы до H_2S участвуют многие термоацидофильные строго анаэробные архебактерии, например *Thermoproteus tenax*, *Pyrococcus furiosus*, *Desulfurococcus mucosus* и др. Эти бактерии — обитатели очень кислых сред с высокой температурой. Для *Pyrococcus furiosus* оптимальны: pH 1,0, температурный оптимум 100 °С. В анаэробных условиях серу восстанавливают архебактерии *Sulfolobus*, которые в аэробных условиях входят в группу окислителей серы. И, наконец, бесцветные серные хемоорганогетеротрофные бактерии *Beggiatoa alba* в анаэробных условиях используют серу и тиосульфат в диссимиляционной редукции как акцепторы электронов по типу анаэробного дыхания, сопряженного с окислением органических субстратов.

Сероводород образуется в больших количествах при разложении белковых веществ. Этот процесс, сопровождающийся выделением других летучих дурно пахнущих продуктов, обычно называют гниением. Гнилостные микроорганизмы могут быть аэробными и строго анаэробными. В основном это обычные сапротрофы родов *Bacillus*, *Clostridium* и др. Биогенная сера, поступающая в атмосферу в виде органических летучих соединений, в основном продукт деятельности гнилостных бактерий.

Процессы восстановительных звеньев цикла серы тесно сопряжены с окислительными, и часто сульфатредуцирующие бактерии развиваются в общих местообитаниях с серными, которые используют для окисления сероводород, поступающий из анаэробной зоны. Накопление в среде сероводорода может вызывать негативные последствия, так как он бывает причиной токсикоза почв, а в водоемах повышение концентрации H_2S приводит к массовой гибели рыбы и других животных. В местах высокой активности сульфатвосстанавливающих бактерий происходит коррозия металлических конструкций в почве (H_2S окисляет железо).

Помимо биологического цикла серы в атмосфере Земли происходят превращения серосодержащих газов без участия живых

организмов. Сера в виде сернистого газа образуется в результате сжигания угля и нефти, а также при извержении вулканов в форме H_2S. Эти соединения окисляются в атмосфере, а образующаяся серная кислота возвращается на поверхность земли и в почву (кислотные дожди). Вокруг промышленных районов таким путем на сотни и тысячи километров происходит повреждение растительности, особенно лесов, подкисление почв, иногда полная гибель растительности и образование так называемых «техногенных пустынь» вблизи химических предприятий.

ПРЕВРАЩЕНИЯ ФОСФОРА

Фосфор — исключительно важный биогенный элемент. Он входит в состав аденозинфосфорных кислот (АТФ, АДФ, АМФ), нуклеиновых кислот, фосфолипидов клеточных мембран. Первым этапом метаболизма многих веществ является их фосфорилирование. Фосфор имеет очень большое значение в энергетике клетки.

Валовое содержание фосфора в 1 га пахотного слоя составляет 10 т, т.е. гораздо больше, чем выносится с урожаем. Однако фосфор в почве находится в недоступной для растений форме. Это органические или слаборастворимые минеральные соединения. Основным источником фосфора в почвах служат нерастворимые и труднорастворимые фосфорсодержащие минералы группы апатита.

Коэффициент использования растениями фосфора из минеральных удобрений в первый год чрезвычайно низкий — всего 15–20% (азота до 50%, калия до 60–70%). Это обусловлено высокой способностью железа, алюминия, кальция и других элементов, а также ряда минералов не только связывать ионы PO_4^{2-}, но и прочно их удерживать.

У растений реакция на обеспеченность почвы доступными соединениями фосфора разная. Большое влияние на фосфорное питание растений оказывают микоризные грибы — симбионты корневых систем. Однако значение микроорганизмов в питании растений фосфором не сводится только к микосимбиотрофии. Свободноживущие и ризосферные микроорганизмы участвуют в процессах минерализации фосфорорганических соединений и способствуют переводу нерастворимых минеральных форм фосфора в растворимые. Эти процессы составляют основу превращений фосфора в природе (рис. 86).

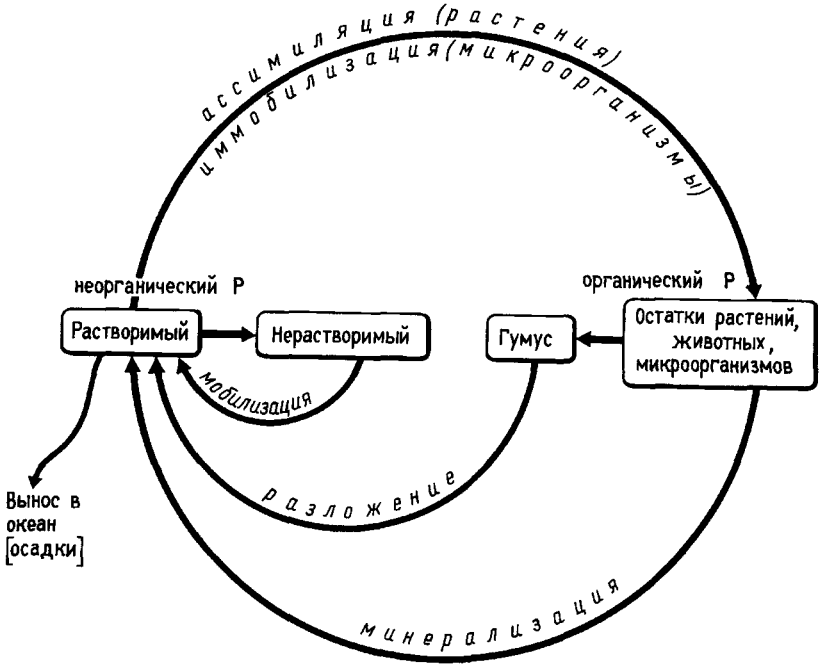


Рис. 86. Осадочный цикл фосфора в биосфере

Минерализация фосфорорганических соединений

Органические фосфорсодержащие соединения в почве входят в состав гумуса, навоза, растительных и животных остатков. Фосфор содержится в них, в противоположность азоту и сере, в окисленной форме, в виде остатка фосфорной кислоты. Наибольший процент фосфорорганических соединений от общего запаса фосфора в почве содержится в черноземе (до 80%), а наименьший — в сероземе (не более 10%). Большая их часть находится в форме фитина, нуклеиновых кислот, фосфолипидов. Живые клетки не способны поглощать большинство фосфорорганических соединений. Последние должны быть разложены до свободных фосфатных ионов, из которых затем вновь синтезируются внутриклеточно новые фосфорорганические вещества. Рассмотрим для примера разложение некоторых органических соединений, содержащих фосфор.

Фитин (соль инозитфосфорной кислоты) в кислых почвах закрепляется в виде солей Fe и Al, а в щелочных и нейтральных —

солей Ca и Mg. Под действием микробных ферментов — фитаз — от фитина отщепляется 6 молекул H_3PO_4.

Лецитин и другие фосфолипиды — сложные эфиры глицерина и фосфорной кислоты — входят в состав цитоплазматических мембран. Расщепляются с участием внеклеточных микробных ферментов — фосфолипаз.

Фосфорные эфиры сахаров гидролизуются фосфатазами. Фосфатазной активностью в той или иной степени обладают все почвенные микроорганизмы, однако только некоторые из них образуют большое количество внеклеточных фосфатаз.

Нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК) также содержат остатки фосфорной кислоты, которые освобождаются под действием микробных ферментов, выделяемых клетками многих почвенных микроорганизмов.

Мобилизация неорганических соединений фосфора

Фосфор в составе неорганических соединений входит в структуру первичных минералов или содержится в почве в виде нерастворимых солей фосфорной кислоты с Ca, Mn, Fe и Al. В качестве фосфорных удобрений применяют фосфориты $Ca_3(PO_4)_2$ и апатиты $Ca_5(PO_4)_3 \cdot (F, Cl, OH)$.

Мобилизация из них фосфора происходит под действием кислот — органических и неорганических. Сильные неорганические кислоты образуют нитрификаторы (азотную) и тионовые бактерии (серную). Органические кислоты накапливаются в процессе анаэробных брожений и аэробных неполных окислений органических веществ грибами. Много органических кислот продуцируют лишайники. Роль микоризных грибов в снабжении растений фосфором также определяется их способностью растворять фосфорсодержащие минералы путем выделения органических кислот, а также разрушать фосфорорганические соединения. Активная мобилизация фосфора из нерастворимых его соединений протекает в ризосфере, где огромная масса гетеротрофных бактерий, живущих за счет корневых выделений, образует в процессе дыхания CO_2, как и сами корни, что способствует растворению солей фосфора.

Устойчивость фосфорных соединений к микробному разложению зависит от природы катионов, с которыми связан фосфатный ион. Наиболее легко мобилизуется фосфат кальция; фосфат алюминия менее подвержен растворению, а фосфат железа очень устойчив к действию бактериальных метаболитов.

Судьба образующихся под действием микроорганизмов растворимых фосфатов может быть различной. Часть фосфатных ионов поглощается растениями в процессе питания, часть иммобилизуется микроорганизмами и часть фиксируется в почве. Потери фосфора из почвы в атмосферу в виде летучего соединения PH_3 ничтожны. Вынос фосфора в моря и океаны — процесс однонаправленный, так как фосфор переходит в осадки и лишь в очень малой степени возвращается в круговорот по пищевым цепям морских животных и далее на сушу выносится птицами в виде гуано.

Таким образом, общий поток превращений фосфора представляет собой осадочный биогеохимический цикл с образованием в океане «недоступных хранилищ». Перевод нерастворимых фосфатов в доступную для растений форму — главное движущее звено в вовлечении фосфора в биологический цикл. Напомним, что открытый океан очень мало продуктивен из-за отсутствия фосфора и железа в воде.

ПРЕВРАЩЕНИЯ КАЛИЯ

Калий входит в число важнейших элементов, необходимых для растений. Он участвует в обменных процессах при синтезе аминокислот и белков, в реакциях фотосинтеза. В значительной степени калий регулирует использование растениями азота. Между тем он относится к элементам, содержание которых в доступной форме в почве ниже потребности в них сельскохозяйственных растений, и поэтому необходимо внесение калия в составе комплексных минеральных удобрений (NPK).

Усваиваемый калий составляет всего 1–2% от его валового содержания в почве. Основной запас калия находится в минералах. К первичным минералам, содержащим калий, относятся слюды (биотит и мусковит) и полевые шпаты (ортоклаз и микроклин). Калий входит и во вторичные минералы — каолинит, монтмориллонит, вермикулит. Освобождение калия из минералов происходит при воздействии на них организмов. Этот процесс наиболее значителен в тех районах, где идет первичное почвообразование: в горах на изверженных вулканических породах. Разложение минералов при взаимодействии с почвенными микроорганизмами и их метаболитами постоянно происходит и в сформированных почвах. В основе этих взаимодействий лежат разные механизмы: растворение сильными минеральными кислотами, образующимися при нитрификации, при окислении серы

тионовыми бактериями; воздействие органических кислот — продуктов брожений и неполных окислений углеводов грибами; иммобилизация в микробной биомассе. С минералами взаимодействуют и продукты разложения микроорганизмами растительных остатков — полифенолы, таннины, полиурониды, флавоноиды, а также продукты микробного биосинтеза, например кислые полисахариды. Некоторые из этих веществ действуют в растворе (кислоты), другие — *in situ*, т.е. на поверхности минералов (некоторые ферменты, кислые гетерополисахариды). Известна роль в этом процессе сложных органических кислот, образуемых грибами и лишайниками. В опытах Н.Н. Сушкиной с микроклином, биотитом и бентонитом в раствор вносили почвенные бактерии и через 100 дней обнаруживали освобождение из минералов более 50% валового калия. Рентгеноструктурный анализ подтвердил изменение мелких частиц алюмосиликатов под действием бактерий. В разрушении минералов особенно активны слизеобразующие бактерии, выделяющие большое количество полисахаридов. Среди них постоянно обнаруживаются бациллы и представители рода *Arthrobacter*. В общем же это процессы неспецифические, в них участвуют разнообразные почвенные микроорганизмы.

ПРЕВРАЩЕНИЯ ЖЕЛЕЗА

По содержанию в литосфере железо среди металлов занимает второе место после алюминия и энергично мигрирует в земной коре. Железо образует около 300 минералов. В биосфере оно накапливается в осадочных породах, входит в состав живых клеток всех организмов, в том числе в молекулы ферментов, участвует в кислородном обмене. Дефицит его в почве вызывает функциональные расстройства метаболизма.

Железо относится к элементам с переменной валентностью, и это обусловливает его разную подвижность в восстановительных и окислительных условиях. При наличии органических веществ и анаэробных условий Fe^{3+} восстанавливается до Fe^{2+} и легко мигрирует. При соприкосновении с кислородом воздуха Fe^{2+} окисляется, образуя скопления гидроокисей Fe $(OH)_3$ охристого цвета, что придает соответствующий оттенок почвам и породам (красные и бурые суглинки и глины, желтые пески, латеритные почвы). В щелочных почвах образуются недоступные для растений соединения железа, в кислых — доступные, иногда в избытке. И то и другое для растений плохо. В дерново-подзолистых почвах иллювиальные горизонты содержат много железа, а в красноземе

его запас еще больше. Однако в растворенном состоянии ионы железа присутствуют в аэробных условиях только при кислой реакции среды.

Участие микроорганизмов в превращении железа в почвах может быть прямым (окисление) и косвенным (за счет создания определенного окислительно-восстановительного потенциала и pH среды).

С.Н. Виноградский назвал железобактериями узкую и специфическую группу автотрофных бактерий, осуществляющих хемосинтез за счет энергии окисления железа. Относительно автотрофии железобактерий проходили длительные дебаты, так как в лаборатории не удавалось поддерживать в автотрофных условиях чистые культуры этих микроорганизмов. Противники автотрофии железобактерий считали, что окисленное железо лишь физически сорбируется чехлами этих бактерий, а энергетического значения процесс не имеет. В настоящее время для ряда видов, которые раньше относили к группе автотрофов, доказан иной механизм использования железа без энергетического выхода.

В современном понимании железобактерии — это сборная группа микроорганизмов разного систематического положения, которые объединяются на основании способности окислять восстановленные соединения железа с отложением окисного железа на поверхности клеток. К ним относятся нитчатые бактерии, флексибактерии, одноклеточные бактерии разных родов, микоплазмы и цианобактерии (рис. 87). Они обладают разными механизмами осаждения и концентрирования окисленного железа (связывание продуктами метаболизма, полисахаридами капсул и влагалищ, адсорбция на основе различия электрических зарядов клеточной поверхности и ионов металла).

Все железоокисляющие бактерии можно разделить на автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные облигатно-ацидофильные железобактерии окисляют железо в средах с низкими значениями pH и используют энергию этого процесса для хемосинтеза. Это, в понимании С.Н. Виноградского, истинные железобактерии. Представители разных таксономических единиц: тионовая бактерия *Thiobacillus ferrooxidans;* грамотрицательная *Leptospirillum ferrooxidans* со сложным циклом развития (кокки–вибрионы–спириллы), *Gallionella ferruginea* и архебактерия *Sulfolobus acidocaldarius.*

Все они растут в кислых средах (оптимум pH 2–3 и ниже). Их местообитания в природе — подземные воды сульфидных месторождений, пиритизированные торфяники, железистые водные источники.

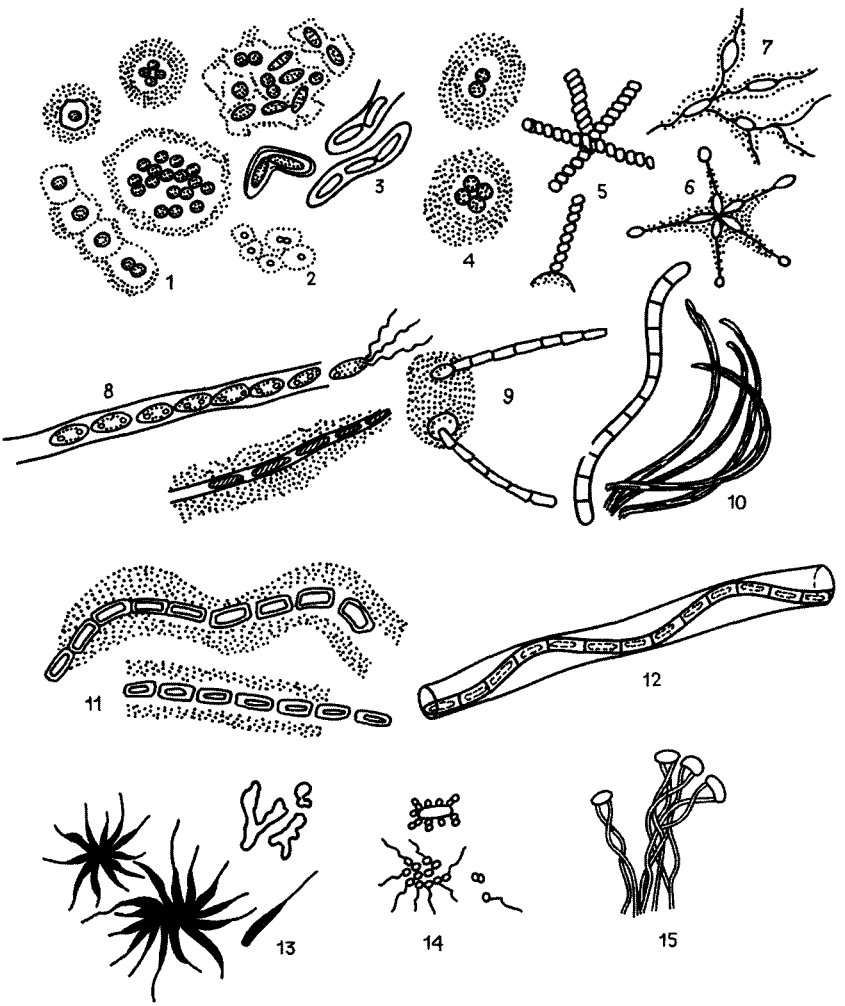


Рис. 87. Железобактерии:

1–3 — морфологические типы *Arthrobacter*; *4* — *Synechocystis ferruginea*; *5* — *Seliberia stellata*; *6* — *Hyphomicrobium*; *7* — *Pedomicrobium*; *8* — *Sphaerotilus*; *9* — *Leptothrix*; *10* — *Toxothrix*; *11* — *Spirothrix*; *12* — *Chloronema*; *13* — *Metallogenium*; *14* — *Siderococcus*; *15* — *Gallionella*

Гетеротрофные железоокисляющие бактерии развиваются в условиях среды с близким к нейтральному значению pH на границе окислительной и восстановительной зон. Эта группа чрезвычайно разнообразна и в таксономическом отношении, и по механизмам осаждения железа. По морфологическим признакам

среди гетеротрофных железобактерий можно выделить нитчатые, одноклеточные и микоплазмы. По типу питания они относятся к гетеротрофам, о чем свидетельствует отсутствие корреляции между количеством окисленного железа и фиксированной CO_2. Фиксация углекислоты может происходить у них по гетеротрофному пути, и составляет примерно 1% от общего содержания углерода в клетке.

Нитчатые железобактерии — группа грамотрицательных бактерий, имеющих слизистые чехлы, в которых концентрируется окисленное железо, за что эти бактерии и получили название охрообразователей. У одних нити неподвижны (виды родов *Leptothrix*, *Sphaerotilus*), другие — флексибактерии — способны к скольжению (*Toxothrix*). Это облигатные аэробы, хотя могут расти при низком парциальном давлении кислорода в среде.

Окисление Fe^{2+} у некоторых бактерий происходит в результате действия перекиси водорода, которая образуется в процессе окисления органических веществ и накапливается в чехлах, где поступающее туда же железо окисляется и откладывается в виде гидроокиси. Искусственно полученные мутанты этих микроорганизмов, лишенные чехлов, не накапливали железа; это свидетельствует о том, что именно чехлы выполняют роль среды, где происходит взаимодействие железа и H_2O_2. Аналогичная функция присуща некоторым слизистым цианобактериям.

Одноклеточные бактерии, накапливающие окисленное железо в гетеротрофных условиях, широко распространены в почвах гумидных зон. Функция накопления железа проявляется у них только в специфической экологической обстановке: в нейтральной среде при наличии железа и органических веществ. Представители этой группы — *Pseudomonas putida* (*Arthrobacter siderocapsulatus*) и *Seliberia stellata*. Первый относится к типичным обитателям почв из группы коринеподобных бактерий с изменчивой морфологией, из-за чего этот микроорганизм неоднократно описывали под разными названиями — *Siderocapsa*, *Siderobacter*, *Sideronema*. Второй — это стебельковая бактерия со спирально закрученными стебельками и со способностью образовывать специфические звездчатые комплексы клеток в виде розеток. *Seliberia stellata* относится к олиготрофной группировке почвенных бактерий. Эти бактерии способны разлагать гуматы железа и марганца с образованием ожелезненных колоний, которые могут выступать центрами формирования железистых конкреций (ортштейнов) и прослоек (ортзандов) в почве.

Микоплазмы, участвующие в аккумуляции железа в почвах, относятся к группе сапротрофных мелких бактерий без клеточной стенки. Они, как правило, ассоциированы с другими прокариотными или эукариотными микроорганизмами и способны к паразитизму. Это полиморфные организмы: их кокковидные клетки связаны тонкими нитями, на поверхности которых откладываются окислы железа. К этой группе принадлежат *Siderococcus*, *Metallogenium*. Они могут расти как в нейтральной, так и слабокислой среде за счет использования органической части железогумусовых комплексов. *Metallogenium* образует ассоциации с грибами, «чистые культуры грибов» часто содержат эту микоплазму. Если в среде есть железосодержащие вещества, то мицелий гриба покрывается окислами железа.

В ***восстановлении железа*** также участвуют почвенные микроорганизмы. Процесс протекает при сопряженном окислении органических веществ или молекулярного водорода в анаэробных условиях и проводится множеством бактерий. Ион Fe^{3+} выступает в качестве акцептора электрона и может быть заменен молекулярным кислородом в аэробных условиях или кислородом нитратов — в анаэробных. Восстановленное железо образует нерастворимый минерал вивианит — $Fe_3(PO_4)_2$.

Магнитные бактерии. В последние десятилетия были обнаружены и изучены бактерии, содержащие в клетках много чрезвычайно мелких магнитных частиц и движущиеся в магнитном поле. Магнетит может находиться в разном состоянии: 1) в клетках образуются особые тельца — магнитосомы, их может быть до 100 на клетку, частицы образуют организованную структуру и располагаются в определенном порядке, образуются цепочки магнитосом, 2) в клетке находятся некристаллические магнитные включения, осуществляется пассивное притяжение к магниту, 3) клетки образуют внеклеточный магнетит.

Кристаллы магнетита окружены трехслойной мембраной и погружены в глубь цитоплазмы.

Магнитные бактерии разнообразны по морфологии и физиологии, грамотрицательные имеют жгутики. В чистую культуру выделены и подробно изучены только представители рода *Magnetospirillum*. Размеры кристаллов колеблются от 30 до 120 нм — это наименьшее из того, что возможно для обладания магнитными свойствами. В частицы входит двух- и трехвалентное железо. Кристаллы формируются особыми генами, таких кристаллов в абиотической природе нет.

Магнитобактерии обнаружены в природных водах и почвах. Их роль выяснена не полностью. Магнитосомы обусловливают движение клеток к магнитному полюсу, но какую экологическую роль это может играть, остается неясным. Для природных вод с точки зрения экологии более понятно, что в силу естественного расположения магнитного поля бактерии должны двигаться на дно водоемов. Предполагают, что кроме магнитотаксиса, бактерии с помощью магнитосом запасают железо, необходимое для метаболизма, регулируют окислительно-восстановительный потенциал и даже запасают энергию.

В природных водах содержится несколько тысяч клеток магнитобактерий на 1 мл воды. Это важное звено биогенного цикла железа. Магнитосомы обнаружены в метеорите с Марса, что считается доказательством наличия прежней жизни на этой планете.

В биотехнологии магнитосомы используются для иммобилизации ферментов и антител. В почвенной микробиологии предстоят исследования в этой области.

Итак, в процессах окисления и восстановления железа в почвах прямо или косвенно участвуют многие группы микроорганизмов, которые по-разному используют эти превращения. Среди железобактерий известны истинные бактерии, флексибактерии, нитчатые, цианобактерии и микоплазмы. У одних функция окисления железа связана с получением энергии и процесс протекает только в условиях кислой среды; у других превращение железа — побочный процесс, имеющий, однако, важный физиологический смысл — удаление токсичной H_2O_2; у третьих эта функция сопряжена с разложением железогумусовых комплексов и отложением железа на клетках или же с извлечением железа из минералов и образованием хелатных форм соединений (сидерофоры). В зависимости от условий среды окисленное железо либо отлагается в виде охры, либо мигрирует в составе комплексных соединений и аккумулируется в определенных горизонтах почв. В большинстве случаев окисление железа — это проявление неспецифической функции микроорганизмов в специфических условиях среды.

В природе образующие охру бактерии иногда обильно развиваются весной после таяния снега на поверхности заболоченной почвы, куда железо поступает за счет подтока воды. Наиболее активно железобактерии растут вблизи донных отложений в болотах и ручьях. Биохимическая активность железобактерий приводит к накоплению гидроокиси железа и формированию ортштейнового горизонта кислых подзолистых почв (Т.В. Аристовская). Желе-

зобактерии встречаются и в щелочных солонцовых почвах и в почвах рисовников. Скорость биогенного окисления железа во много раз превышает скорость его химического окисления.

ПРЕВРАЩЕНИЯ МАРГАНЦА

Марганец относится к группе необходимых для жизни микроэлементов. Его содержание в литосфере 0,1%, но в почве относительное накопление марганца выражено сильнее, чем железа, что связано с его концентрированием растениями. В изверженных породах марганец находится в рассеянном состоянии в форме Mn^{2+}, на земной поверхности он легко окисляется. Марганец, как и железо, разновалентный элемент. Встречаются соединения с 2, 3, 4, 6 и 7, редко с 1 и 5 валентностями. Различные формы марганца обладают разными свойствами и подвижностью. В 3- и 4-валентном состоянии марганец входит в состав железомарганцевых конкреций в почве. В биосфере марганец энергично мигрирует в восстановительных и малоподвижен в окислительных условиях. Наиболее подвижен он в кислых почвах тундры и лесных ландшафтов, где содержание его местами превышает необходимые для растений дозы и вызывает токсический эффект. В сухих степях и пустынях в условиях нейтральной или слабощелочной среды соли марганца чрезвычайно устойчивы и недоступны растениям.

В состав растений и животных марганец входит в очень малых количествах. К аккумуляции марганца способны ржавчинные грибы, некоторые диатомовые водоросли и бактерии, из животных — рыжие лесные муравьи. В живых организмах марганец выполняет функцию активатора некоторых ферментов, участвующих в дыхательном цикле, фотосинтезе и биосинтезе нуклеиновых кислот. При его недостатке у растений наблюдается угнетение роста, появление признаков некроза и хлороза.

Марганец накапливается в почве в окисленной форме. Гипотеза биогенного происхождения отложений окисных соединений марганца принадлежит В.И. Вернадскому. Биологическое окисление оптимально протекает в пределах pH 6,5–7,3. Энергии окисления марганца недостаточно для образования АТФ, поэтому бактерий, аналогичных железоокисляющим хемолитоавтотрофам, в природе нет, хотя известны микроорганизмы, способные к аккумуляции и отложению марганца.

Как и в случае превращений железа, в основе окисления и накопления марганца микроорганизмами можно проследить

разные механизмы. Мобилизация марганца из устойчивых природных соединений — минералов почвообразующих пород (например, пиролюзита MnO_2) — происходит за счет разрушения последних с включением механизмов, описанных для процессов превращения калия. При микробиологическом окислении двухвалентный растворимый марганец переходит в нерастворимую четырехвалентную форму. Марганец окисляют многие неспецифические микроорганизмы из разных таксономических групп бактерий и грибов, при этом процесс осуществляется часто одновременно двумя организмами. Наиболее известна ассоциация грибов с микоплазмой *Metallogenium*. Грибными компонентами выступают представители многих родов — *Coniothyrium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Cephalosporium*.

Характер взаимоотношений симбионтов в этой ассоциации не до конца выяснен, но в основе, вероятно, лежит способность *Metallogenium* разлагать H_2O_2, защищая тем самым грибы, не образующие каталазы, от токсического действия перекиси. Осаждение марганца в этом случае — побочный процесс, сопряженный с удалением H_2O_2. *Metallogenium* получает от грибного компонента необходимые для гетеротрофного метаболизма органические вещества. На агаризованных питательных средах, содержащих марганец, колонии ассоциированных микроорганизмов развиваются в виде хорошо заметных по отложениям окиси марганца черных зерен. В природе такие ассоциации широко представлены в почвах подзолистого ряда, для которых они служат индикаторами на подзолообразование. Бинарные культуры *Metallogenium* образует не только с мицелиальными грибами, но и с дрожжами, а также с прокариотами.

Среди гетеротрофных марганецокисляющих микроорганизмов известны те же виды, которые участвуют в окислении железа. Это почвенные коринеподобные бактерии *Arthrobacter* и *Rhodococcus*, олиготрофные *Hyphomicrobium* и *Pedomicrobium*, стебельковые бактерии рода *Seliberia*.

Многие почвенные грибы, бактерии и актиномицеты способны не только окислять неорганические соли марганца, но также могут освобождать и окислять марганец из металлоорганических соединений. Бактерии проводят окисление марганца, как правило, в условиях нейтральной среды, грибы окисляют марганец в зоне кислых значений pH.

Окисление железа и марганца активно протекает в ризосфере риса. В результате активности ризосферных микроорганизмов на корнях риса образуются ризоконкреции, содержащие Fe и Mn.

Итак, марганецокисляющие микроорганизмы распространены в почвах в широком диапазоне условий, проявляя активную деятельность в качестве специфических катализаторов окисления марганца и его концентраторов.

В восстановительных условиях (например, в почвах рисовых полей) облигатные и факультативно анаэробные бактерии родов *Bacillus*, *Clostridium*, *Desulfotomaculum* участвуют в мобилизации марганца путем его восстановления и в иммобилизации в результате поглощения из растворимых форм. Восстановление марганца — неспецифическая реакция, которую могут проводить многие бактерии-полиредуктанты.

ПРЕВРАЩЕНИЯ АЛЮМИНИЯ

Алюминий — один из наиболее распространенных элементов. По содержанию в земной коре он занимает третье место после кислорода и кремния, а из металлов — первое. В почве алюминий находится в составе первичных и вторичных минералов, гидроокиси и солей, в форме различных алюмоорганических соединений. В зависимости от физико-химических условий среды и формы соединений алюминий по-разному мигрирует и аккумулируется в почвах.

Соединения алюминия малоподвижны в слабощелочной и нейтральной средах и приобретают подвижность в кислых. Например, в почвах гумидных областей с низкими значениями pH алюминий образует растворимые органоминеральные комплексы с фульвокислотами и активно мигрирует по почвенному профилю. Интервал pH, в котором фульваты алюминия подвижны, меньше, чем у фульватов Fe. Повышение pH и разложение алюмоорганических комплексов приводят к осаждению алюминия. Биогенные процессы преобразования его исследованы слабо. Участие микроорганизмов прямое или косвенное в цикле превращения алюминия в почвах можно рассмотреть на следующих примерах (рис. 88): 1) мобилизации алюминия из первичных и вторичных минералов, 2) разложения (минерализации) алюмоорганических соединений, 3) аккумуляции гидроокиси алюминия.

Минералы почвообразующей породы — это первоисточник всех содержащихся в почве форм алюминия. Освобождение алюминия из первичных и вторичных минералов может происходить в результате выноса остальных, более подвижных в соответствующих условиях химических элементов.

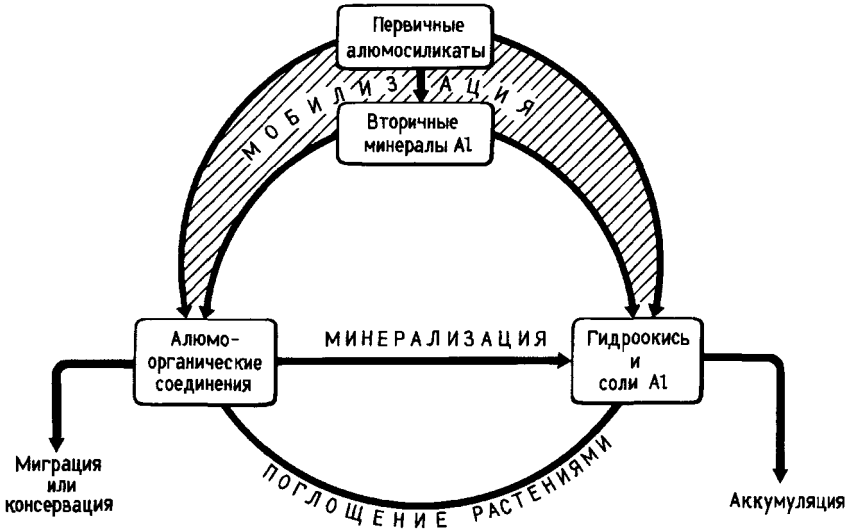


Рис. 88. Превращения алюминия

При выветривании алюмосиликатов полуторные окислы алюминия (глинозем) и железа в зависимости от физико-химического режима почв или выносятся из определенных почвенных горизонтов, или, наоборот, закрепляются в них. В первом случае это приводит к подзолообразованию, которое сопровождается накоплением остаточного кремнезема, а во втором — к латеритообразованию. Возможность биогенного образования минералов окиси алюминия и в связи с этим — залежей алюминиевых руд (бокситов) не исключена, хотя этот вопрос решается неоднозначно. Т.В. Аристовская выдвинула гипотезу, что возникновение залежей бокситов во многих случаях может быть не непосредственным результатом разрушения алюмосиликатов, а следствием минерализации соответствующих металлоорганических комплексов.

Один из важных механизмов мобилизации алюминия из кристаллических решеток алюмосиликатов — хелатизация. В этом процессе участвуют, с одной стороны, продукты микробного синтеза и микробного разложения растительных остатков, с другой — специфические органические вещества почвы — гумусовые кислоты. Образующиеся алюмоорганические соединения широко распространены в почвах. Например, комплексы алюминия с фульвокислотами в значительных количествах закрепляются и накапливаются в иллювиальных горизонтах подзолистых почв.

Алюмоорганические соединения не только образуются в самой почве, но и поступают в нее с растительными остатками в виде комплексов алюминия с органическими кислотами, аминокислотами и белками. Далее в зависимости от экологических условий алюмоорганические соединения в почве претерпевают различные превращения: выносятся за пределы почвенного профиля, минерализуются, закрепляются в составе гумусовых веществ. Первые два процесса характерны для почв влажных субтропиков, третий — для почв подзолистой зоны.

Процессы минерализации алюмоорганических комплексных соединений связаны с жизнедеятельностью почвенных микроорганизмов. Экспериментальных работ в этой области пока очень мало. В разложении этих веществ участвуют грибы в комплексе с организмами группы микоплазм — *Metallogenium*. В присутствии органоминеральных соединений алюминия гифы грибов *Penicillium* sp. в симбиозе с *Metallogenium* покрываются отложениями гидроокисей алюминия. Микроорганизмы типа *Metallogenium* могут участвовать в накоплении алюминия, а также железа и марганца (см. выше) в почвенном профиле.

ДРУГИЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Почвенные микроорганизмы участвуют в превращениях всех без исключения элементов, которые имеются в земной коре. Практически нет ни одного элемента, который тем или иным путем не подвергался бы воздействию микроорганизмов или их метаболитов. Одни элементы вовлекаются в биологический круговорот, входя в состав органических веществ в процессе ассимиляции, другие окисляются, восстанавливаются или аккумулируются, третьи осаждаются или растворяются, извлекаются из минералов, подвергаются миграции, включаются в комплексы и т.д.

Очень важны превращения, связанные с микроэлементами, которые необходимы всем организмам в очень малых дозах, но при этом роль их необычайно велика, так как они входят в состав ферментов и определяют их активность. Такова, например, роль молибдена, входящего в активный центр ферментов азотного цикла — нитрогеназы и нитратредуктазы, кобальта, ответственного за функции витамина B_{12}, меди, входящей в простетическую группу ферментов — оксидаз.

Известен ряд микроэлементов, которые не входят непосредственно в молекулы ферментов, но косвенно влияют на их активность и направление обмена веществ. К таковым относятся бор, мышьяк и др.

Мышьяк входит в состав всех живых клеток в микроколичествах. Его превращения в почве связаны с деятельностью микроорганизмов. Содержание мышьяка в почвах обычно невысокое — от 0,001 до 0,0001%. Оно наиболее значительно в черноземах и органогенных горизонтах почв лесной зоны. Количество мышьяка очень сильно увеличивается за счет техногенных процессов. В его превращениях, аккумуляции и миграции участвуют грибы и бактерии. Окисление арсенита в арсенат — процесс биологический, о чем свидетельствует угнетение его азидом натрия, подавляющим дыхание. Среди бактерий, обусловливающих процесс окисления арсенитов, были описаны неспоровые грамотрицательные палочки. Некоторые микроорганизмы ответственны за удаление мышьяка из почвы путем образования его газообразных соединений. Часть мышьяка фиксируется (иммобилизуется) клетками микроорганизмов за счет включения в обменные внутриклеточные реакции.

В основном бор в почвах входит в состав органических соединений, из которых он освобождается микроорганизмами. Роль бора проявляется в образовании и функционировании клубеньков бобовых растений, так как он участвует в развитии сосудистой системы растений. Бор влияет на азотфиксацию клубеньковых бактерий, азотобактера и цианобактерий, а также стимулирует развитие многих бактерий и грибов. При малом содержании бора в почве или в условиях, затрудняющих его выведение из органических соединений, микроорганизмы выступают как конкуренты высших растений в отношении этого элемента, прочно удерживая его в своих клетках.

Для многих элементов известны только отдельные звенья превращений, связанных с деятельностью почвенных микроорганизмов.

Микроорганизмы способны к аккумуляции в своих клетках элементов, содержащихся в почвах в микроколичествах.

Методами радиоавтографии показано, что микробные клетки накапливают естественные радиоактивные элементы, такие как уран, торий, радий. На пленке после периода экспонирования микробных колоний, выращенных в присутствии указанных элементов, подсчитывают число треков — следов радиоактивного распада элементов, аккумулированных микроорганизмами.

Живые клетки микроорганизмов разных таксономических групп оказались способными аккумулировать коллоидное золото. В этом процессе главную роль играют аминокислоты — продукты микробного метаболизма.

Тионовая бактерия *Thiobacillus ferrooxidans* вызывает как прямое окисление сульфидов, так и косвенно влияет на миграцию меди, цинка, никеля и др.

Известна роль микроорганизмов в процессах фракционирования стабильных изотопов некоторых элементов: углерода, азота, серы, селена, лития. Примером может служить деятельность бактерий, участвующих в превращениях серы. Первичная сера Земли представлена сульфидами. Изотопный состав серы в горных породах подвержен значительным колебаниям. За стандарт изотопного состава серы принимается сера метеоритов. Отклонения в соотношении легких (^{32}S) и тяжелых (^{33}S, ^{34}S, ^{36}S) изотопов серы — результат последующего разделения атомов разной массы. Появление кислорода в газовой оболочке Земли привело к образованию сульфатов. При их восстановлении биологическим путем за счет активности сульфатредуцирующих бактерий происходит фракционирование изотопов серы: в H_2S они переводят атомы легкой серы (^{32}S), а в остаточном сульфате накапливается избыток тяжелого изотопа ^{34}S. Таким образом, изотопный состав серы океанических сульфатов утяжелен на несколько процентов по сравнению с серой метеоритов, а сульфидные месторождения обогащены легким изотопом серы. По возрасту биогенных отложений серных руд определяют время появления кислорода на Земле, так как оно примерно совпадает с началом сульфатредукции.

В естественных биогеохимических провинциях, где почва обогащена молибденом, медью, ванадием, свинцом, бором, марганцем, почвенные микроорганизмы проявляют повышенную устойчивость и способность к аккумуляции этих элементов по сравнению с обедненными провинциями, что связано с адаптационными явлениями в отношении этих геохимических факторов среды.

Превращения веществ путем извлечения элементов из минералов и включения в новообразованные минералы рассматриваются ниже.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОЧВООБРАЗОВАНИИ

Почвообразовательный процесс — сложная совокупность явлений превращения и перемещения различных веществ в верхнем слое земной коры; взаимодействия малого биологического и большого геологического круговоротов веществ; баланса элементов,

воды и тепла. Из разного сочетания этих явлений, которые в различной степени выражены в конкретных условиях, складывается определенный тип почвообразовательного процесса.

В каждом типе почвообразования можно выделить более общие процессы и частные, специфические. К общим относятся циклические процессы поступления и разложения органических веществ, биологической аккумуляции и выноса веществ из почвы, распада и синтеза минералов. Для каждого типа специфичны процессы гумусообразования и гумусонакопления, разложения первичных минералов и новообразования вторичных минералов. Среди частных почвообразовательных процессов выделяют макро- и микропроцессы. Первые охватывают всю почвенную толщу и ведут к образованию почвенного профиля, вторые сосредоточены в микрозонах, в отдельных очагах, что особенно характерно для некоторых микробиологических преобразований. Процессы в пределах одного горизонта иногда называют мезопроцессами.

Основы учения об элементарных почвенных процессах (ЭПП) были заложены С.А. Захаровым, С.С. Неуструевым, Б.Б. Полыновым. Под такими процессами понимают только те, которые относятся к почве. Они являются общими для всех типов почв, но разное сочетание дает разнообразие почвенного покрова. И.П. Герасимов выделяет 13 элементарных почвенных процессов, другие исследователи — больше. Их назвали «элементарными» потому, что из них, как из кирпичиков, слагается весь почвообразовательный процесс. Эти процессы могут быть очень сложными. Некоторые из них имеют биологическую природу или в их основе лежат биохимические механизмы.

Т.В. Аристовская по аналогии с ЭПП предлагает рассматривать ЭПБП — элементарные почвенно-биологические процессы: 1) разложение органического вещества на поверхности почвы и в ее толще, 2) образование гумуса, 3) разложение гумуса микроорганизмами, 4) деструкцию минералов почвообразующей породы почвенными микроорганизмами и их метаболитами, 5) микробное минералообразование.

Помимо указанных процессов, которые обязательно проявляются во всех почвах, хотя и в разной степени, есть еще ряд других, специфичных только для определенных типов почвообразования. К ним Т.В. Аристовская относит глее-, ортштейно- и солеобразование. Таких «факультативных» почвенно-биологических процессов, характерных для некоторых типов почвообразования, можно выделить и больше.

Рассмотрим в общей форме участие почвенной биоты в следующих процессах: 1) разложения растительных остатков и формирования подстилки, 2) образования и разложения гумуса, 3) разрушения и новообразования минералов.

Разложение растительных остатков и формирование подстилки

Основная масса ежегодно поступающего в почву органического вещества заключена в отмирающих остатках и прижизненных выделениях высших растений. Биомасса животных составляет незначительную долю от общей массы растительного происхождения. Каковы же масштабы этих поступлений? Ежегодный синтез всей фитомассы суши достигает 10^{11} т.

Часть первичной растительной продукции отчуждается травоядными животными, но до 60% ее возвращается в почву в виде экскрементов после переработки в кишечнике с участием микроорганизмов. Чаще всего в естественных условиях животные потребляют от 6 до 20% в экстремальной ситуации. Часть растительной продукции переносится в толщу почвы беспозвоночными животными. В почву непосредственно попадают и прижизненные корневые выделения, размеры которых исчисляются до 30–40% общей продукции органических веществ растениями за сезон. От 20 до 90% фитомассы растений в разных зонах приходится на долю корней, разложение которых происходит в разных горизонтах почвы. Причем отмирание части корней и особенно корневых волосков происходит не только периодически, но представляет собой постоянный процесс, сопутствующий росту. Продолжительность жизни корневых волосков невелика и исчисляется днями. Значит в почву органические вещества постоянно поступают на протяжении всего периода вегетации, а не только после отмирания растения.

Основная масса растительного опада в природных условиях накапливается на поверхности почвы. Из этого материала в лесных экосистемах формируется подстилка, под травянистыми формациями — ветошь и степной войлок.

Переработка опада осуществляется сложным комплексом организмов, включая и представителей микроорганизмов и почвенной фауны. Характер разложения и его скорость определяются тремя главными факторами: составом растительного материала, гидротермическим режимом и комплексом организмов — деструкторов. В процессе разложения одна часть веществ полностью

минерализуется, другая — включается в гумус. При этом синтезируется живая биомасса обитателей подстилки, живущих сапротрофно за счет разлагаемого мертвого органического субстрата; 85% выделяющегося при разложении диоксида углерода приходится на долю микроорганизмов, 10–15% — на долю дыхания животных.

По мере разложения происходит изменение опада и превращение его в аморфную массу. Это прослеживается в вертикальном профиле в виде слоев разной степени минерализации опада. В разных условиях минерализация опада значительно различается. В тропическом лесу, где круглый год положительные температуры и высокая влажность, ежегодный опад полностью разлагается и почва здесь почти голая, без подстилки. В хвойных лесах Севера с коротким периодом положительных температур опад разлагается медленно и накапливается благодаря климатическим условиям и химическому составу хвои. Общая продолжительность разложения растительных остатков может колебаться от 10 до 15 лет.

Образование и разложение гумуса

Накопление отмерших растительных остатков в виде особого слоя подстилки или войлока на поверхности почвы создает особое хранилище элементов питания, которые по мере разложения постепенно поступают в почву. Они либо используются растениями и микроорганизмами, либо аккумулируются и стабилизируются в форме гумусовых веществ. Гумус составляет до 90% общего запаса органических веществ в почвах и представлен группой высокомолекулярных соединений разной химической природы. Азот в гумусе входит в состав аминокислот белковой или полипептидной фракции и в гетероциклы. Запасы гумуса в почвенном покрове Земли достигают $(2{,}4–2{,}5) \cdot 10^{12}$ т. Больше всего гумуса в черноземах — от 400 до 700 т/га, наименьшее количество в почвах тундр и пустынь — всего 0,6–0,7 т/га.

Гумус различается не только по количеству в почвах разных типов, но и по качеству, в результате того что он образуется при разложении растительных остатков неодинакового химического состава и в различных условиях, а в его накоплении участвует комплекс организмов, специфичный для каждой природной зоны.

Существуют разные подходы к трактовке и создании научных теорий происхождения гумуса. Можно выделить химическое (ныне оставленное), эколого-зоологическое, биохимическое и микробиологическое направления в исследовании гумусообразования.

Эколого-зоологическое направление развивалось главным образом в почвенной зоологии. Датчанин Р. Мюллер, работая с лесными почвами, описал три типа гумуса — муль, модер и мор, которые образуются в результате взаимодействия органических и минеральных соединений, с одной стороны, и почвенных организмов и растительности — с другой. Химия почв это направление не поддерживает.

Нейтральный (мягкий, мулевый) гумус образуется под широколиственным лесом. Он характерен для бурых лесных почв Западной Европы, где подстилка обычно не накапливается из-за активной ее переработки беспозвоночными животными с участием дождевых червей, а также высокой активности микроорганизмов. Мягкий гумус состоит из органоминеральных соединений и имеет слабокислую реакцию. Такой тип гумуса образуется также под травянистыми формациями. Соотношение C : N в этом гумусе обычно ниже 20.

Грубый гумус типа мор образуется в хвойных лесах, где процессы разложения опада протекают медленно, бедна почвенная фауна, а в ее составе отсутствуют активные сапрофаги. Разложение подстилки осуществляется в основном грибами. При недостатке оснований образующиеся гумусовые кислоты не нейтрализуются. Гумус поэтому имеет кислую реакцию. В грубом гумусе отношение C : N всегда выше 20.

Гумус типа модер — промежуточный между мягким и грубым гумусом. Он формируется под смешанными лесами. Органоминеральные комплексы менее насыщены основаниями, чем в муле. Образование гумуса типа модер протекает в условиях достаточно быстрой минерализации растительных остатков, в переработке которых участвуют почвенные беспозвоночные. Однако в этих почвах обычно отсутствуют дождевые черви.

В настоящее время эколого-зоологическое направление имеет в основном историческое значение.

Биохимическая концепция гумусообразования, в разработку которой большой вклад внесла М.М. Кононова, сводится к признанию внеклеточного синтеза гумусовых веществ из первичных структурных единиц с участием микробных ферментов и химических реакций. Первоисточниками гумусовых веществ выступают растительные субстраты. Исходные структурные единицы гумуса образуются в результате микробного разложения составных химических веществ растительных остатков — целлюлозы, лигнина, флавоноидов, таннинов (полифенолов), а также азотсодержащих соединений (белков и их дериватов) с последующим

внеклеточным ресинтезом новых продуктов при участии микроорганизмов и микробных ферментов. Далее в процессе формирования гумуса происходит усложнение, конденсация структурных единиц также с включением в реакции ферментов — полифенолоксидаз главным образом грибного происхождения. Реакции конденсации осуществляются различными путями, но при всем их разнообразии имеется общая закономерность — повышение устойчивости азота по отношению к кислотному гидролизу. И, наконец, на заключительном этапе наблюдается явление поликонденсации (полимеризации) образующихся конденсатов без участия микроорганизмов. Это процесс чисто химический, механизм его остается невыясненным. Гумус стабилизируется в результате взаимодействия с глинистыми минералами почвы и приобретает устойчивость к микробному разложению.

Итак, весь путь образования гумуса, по М.М. Кононовой, разбивается на этапы, в которых либо участвуют микроорганизмы и(или) их ферменты, либо реакции протекают химическим путем. Гумификация всегда сопровождается большой потерей массы разлагающегося растительного материала, она достигает 75% от исходных величин. Минерализация части веществ до CO_2 приводит к уменьшению отношения C : N от 40 в подстилке до 10 в гумусе.

В процессах превращения органических веществ в гумус важнейшее значение имеет взаимодействие микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности, в том числе и продуктов разложения растительных остатков, с минеральной частью почвы, особенно с глинистыми минералами. Положительное влияние глинистых минералов на образование гумусоподобных полимеров микроорганизмами объясняют концентрацией ферментов и органического субстрата на поверхности минералов. С другой стороны, физико-химическое взаимодействие новообразованных гумусовых веществ с минералами предохраняет их от быстрого вовлечения в биохимический круговорот и способствует закреплению гумуса в почве. Поэтому почвы тяжелого механического состава более гумусированы, нежели легкие в пределах одного и того же типа. Как указывалось выше, наиболее богаты гумусом черноземы, где богатая травянистая растительность и активная деятельность микроорганизмов способствуют обильному образованию гумусовых веществ, а высокое содержание глинистых минералов обеспечивает их закрепление в почве.

Микробиологическая концепция образования почвенного гумуса зародилась еще в XIX в. (С.П. Костычев). Далее ее поддер-

живали и развивали известные специалисты по почвенной микробиологии (С.Н. Виноградский, Д.М. Новогрудский). Однако до последнего времени она не получила широкого признания. Вместе с тем успехи современной биохимии позволяют вновь обратиться к этой концепции и оценить ее с новых позиций. Синтез мономеров и сложных полимеров требует затраты энергии и идет внутриклеточно, поэтому нужно полагать, что основные структуры гуминовых веществ образуются внутриклеточно, где есть генетический код, упорядоченные цепочки ферментов и энергия в виде АТФ. Органическое вещество почв, безусловно, содержит все метаболиты микроорганизмов, растений и животных, но есть превалирующие по количеству фракции. Известно, что 90% гумуса составляют вещества, названные гуминовыми и фульвокислотами. Гуминовые кислоты — гетерополимерные соединения, включающие большое число бензольных и индольных колец, углеводную часть и аминокислоты. Среди продуктов внутриклеточного микробного синтеза имеются соединения, сходные с гуминовыми кислотами — пигменты меланопротеиды, особенно меланопротеиды грибов, содержащие азот в гетероциклах. Меланопротеиды и гуминовые кислоты имеют много общих свойств: 1) черно-коричневую окраску, 2) не растворяются в воде, кислотах и обычных органических растворителях; растворяются в щелочах, из растворов которых осаждаются кислотами, 3) обесцвечиваются под действием окислителей — перекиси водорода, марганцовокислого калия, бромной воды, 4) спектры поглощения в видимой области, ИК- и ЭПР-спектры их сходны, 5) пределы колебаний элементного состава пигментов лежат в пределах различий элементного состава гуминовых кислот разных типов почв, 6) молекулярная масса тех и других очень близка, 7) однотипный набор аминокислот, хотя количественное их соотношение может различаться за счет превышения в гуминовых кислотах одних, а в меланопротеидах других (например, в последних — тирозина и гистидина). Фактически химики почв по своим 10–15 показателям не могут отличить гуминовую кислоту, извлеченную из почвы щелочью, и меланопротеидов грибов, также извлеченный из мицелия с помощью щелочи.

Таким образом, синтез меланопротеидов можно отождествить с внутриклеточным образованием в гифах грибов гуминовых кислот. Эти вещества попадают в почву после отмирания и лизиса грибного мицелия и в силу своей устойчивости к микробной деградации могут накапливаться. Количество пигмента, образованное

грибами за год в дерново-подзолистой почве, составляет около 1% от общего содержания гуминовой кислоты, т.е. за 100 лет весь гумус этой почвы мог быть образован за счет грибного синтеза, если бы он не разлагался. Скорость его разложения до настоящего времени не определена.

Темные пигменты меланинового типа образуют не только грибы, но и многие прокариоты разных таксономических групп. Они найдены у стрептомицетов, целлюлозных бактерий, у *Azotobacter chroococcum*, у споровых аэробных и анаэробных бацилл.

Одни авторы признают идентичность темных пигментов микроорганизмов с гумусовыми веществами, другие же полагают, что меланины, поступающие в почву после отмирания клеток, могут служить лишь основой для образования гумусовых веществ. В гумус помимо меланинов включаются и другие компоненты биомассы или метаболиты. Опытами с ^{14}C было показано, что меченый углерод из микробной биомассы, внесенной в почву, через несколько месяцев обнаруживается в составе гуминовых кислот. В состав органического вещества почвы входят полисахариды, которые могут иметь микробное происхождение. Известны многие почвенные микроорганизмы, способные продуцировать большое количество внеклеточных полисахаридов. В почву попадают и долго в ней сохраняются нуклеиновые кислоты, что в настоящее время стало предметом глубоких молекулярно-генетических исследований. Особые фракции составляют лигнин, целлюлоза, липиды, углеводороды, различные пигменты, витамины, токсины и др.

Согласно современной микробиологической теории, почвенный гумус (органическое вещество почвы) — это сложный конгломерат различных органических веществ. Сюда входят все известные биополимеры (лигнин, целлюлоза, нуклеиновые кислоты, белки — в том числе активные ферменты и др.) и мономеры (липиды, углеводороды, сахара, аминокислоты, органические кислоты, спирты, ряд пигментов, физиологически активные вещества и др.). Существенную часть составляют меланопротеиды, особенно грибов. Смысл микробиологической теории состоит в том что все эти вещества синтезируются внутриклеточно с помощью ферментов — синтетаз. Чисто химические реакции имеют второстепенное значение. Методы выделения гуминовых кислот приводят к тому, что в эту фракцию попадает большинство почвенных микроорганизмов со всем их содержимым. Никаких специфических гуминовых кислот, кроме комбинаций биополимеров, не существует.

Гумусовый фонд почвы — это итоговый результат длительных и разнообразных процессов продукции, разложения и консервации веществ растительного и микробного происхождения. Гумус не только участвует в снабжении растений азотом, фосфором и другими важными макро- и микроэлементами питания, но неоспорима его роль и в других важнейших процессах почвообразования и в обеспечении плодородия почв — выветривании минералов, создании структуры, снабжении растений необходимой для фотосинтеза углекислотой, биологически активными ростовыми веществами. Поэтому сохранение запасов гумуса почв — одна из первоочередных задач почвоведов.

Исходя из сложности строения молекул гумусовых веществ следует считать, что разложение гумуса — длительный процесс, требующий участия многих микроорганизмов. Устойчивость гуминовых кислот к микробному разложению обязана сферической форме молекул, состоящих из многих гетерогенных единиц, нерегулярно соединенных ковалентными связями. Однако и в лабораторных опытах, и в полевых условиях наблюдаются потери почвой гумуса. Практика обработки целины, вековая эксплуатация черноземов, многолетнее поддержание черного пара указывают на резкое уменьшение содержания гумуса.

Особенно резкое падение количества гумуса установлено в условиях применения высоких доз азотных удобрений. Это связано с активизацией деятельности почвенных микроорганизмов, которые вовлекают в процессы переработки органические вещества почвы. Способность разлагать гумусовые вещества доказана для многих почвенных организмов.

Существуют два взгляда на этот вопрос: 1) в почве есть специфическая группировка микроорганизмов, разлагающих гумус, 2) способность к разложению гумусовых веществ присуща в той или иной степени многим неспециализированным почвенным микроорганизмам.

С.Н. Виноградский делил бактерии почв на зимогенную микрофлору, разлагающую растительные остатки, и автохтонную — собственно почвенную, живущую за счет разложения гумусовых веществ.

Разные фракции гумуса неодинаково подвержены микробному разложению. Тот факт, что в почве с помощью радиоуглеродной метки обнаруживают фракцию гумуса очень древнего возраста, свидетельствует о длительном выпадении, по крайней мере его части, из биологического круговорота.

Выделенная из почвы гуминовая кислота медленно разлагается комплексом почвенных микроорганизмов или чистыми культурами,

среди которых более активными были представители рода *Nocardia* и некоторые микромицеты.

Наиболее активно разрушается гумус в присутствии доступных микроорганизмам водорастворимых органических соединений благодаря процессам соокисления (трудноразлагаемое вещество лучше разлагается в присутствии легкодоступного органического соединения). Эти процессы могут проводить многие микроорганизмы. Экспериментальными работами показано участие в разрушении почвенного гумуса грибов из родов *Aspergillus*, *Penicillium*, неспороносных бактерий, актиномицетов и др. При этом одни виды использовали препараты фульвокислот и гуминовых кислот как источники углерода и азота, другие потребляли преимущественно углерод или азот. В работах Т.В. Аристовской продемонстрировано отложение марганца и железа в культурах *Pedomicrobium*, *Seliberia* и некоторых других микроорганизмов на средах с Mn-Fe-гумусовыми комплексами. Это свидетельствует о разрушении последних и использовании гуминовой части как источника органических веществ гетеротрофными микроорганизмами.

Разложение органических веществ в почве часто происходит медленно из-за стерических препятствий. Субстрат находится в одном месте, а фермент — в другом. Часто субстрат прикрыт органоминеральным гелем, что мешает его использованию. Стерические препятствия устраняются при вспашке, при нарушении естественного залегания торфа или из-за роющей деятельности животных. Во всех этих случаях разложение органического вещества, в том числе и гумуса, резко ускоряется.

Участие почвенных микроорганизмов в разрушении и новообразовании минералов

Рассмотренные выше превращения серы, фосфора, железа, алюминия, калия, а также редких элементов связаны с процессами разрушения и новообразования минералов в почвах. Эти процессы, с одной стороны, обеспечивают потребности растений и почвенных микроорганизмов в элементах минерального питания, а с другой — влияют на такие свойства почвы, как ее поглотительная способность, структура, влагоемкость. Таким образом, в совокупности процессы деструкции минералов и их образования формируют тот комплекс свойств, который во многом определяет качество почвы.

Минеральные элементы аккумулированы в литосфере и в ходе почвообразовательного процесса вовлекаются в биологический круговорот и попадают в биосферу. Именно в этом звене два круговорота — большой геологический и малый биологический — тесно переплетаются между собой.

Процессы извлечения зольных веществ из почвообразующих пород имеют значение не только на первых стадиях формирования почв, когда это является единственным источником элементов питания, но и в тех условиях развитых почв, где имеет место активный вынос питательных веществ из почвы. Новые питательные вещества поступают как из минералов почвенного профиля, так и из материнской породы, откуда они извлекаются корнями растений, а также с помощью микроорганизмов.

Микроорганизмам почвы принадлежит важнейшая роль в деструкции минералов почвообразующих пород. Микробы воздействуют на минералы кислотами, щелочами, хелатами, образуют кремнийорганические соединения, вероятно, существуют другие еще не раскрытые механизмы. Необходимо отметить только, что в образовании минералов, например кремневой коробочки у диатомовых водорослей, очевидно, действуют сложные генетически запрограммированные механизмы укладки SiO_2 в определенном порядке, чтобы коробочка имела определенную форму и характерный для данного вида рисунок. Сказанное относится к построению раковин из $CaCO_3$.

В процессах разрушения минералов участвуют лишайники, водоросли, корни растений, грибы, бактерии и актиномицеты. Особое значение имеют микроорганизмы-кислотообразователи, например нитрификаторы, тионовые бактерии, микромицеты. Под корочками литофильных лишайников всегда можно обнаружить слой разрушенной горной породы.

О биохимических механизмах деструкции минералов было сказано в разделе о превращении калия. В результате воздействия на минералы кислот, слизей и щелочей происходит либо полное разрушение минерала с образованием аморфных продуктов распада, либо ионы калия, например, изоморфно замещаются ионами водорода и натрия без разрушения кристаллических решеток минерала. Химические элементы, входящие в состав минерала, необязательно извлекаются пропорционально их содержанию и соотношению в исходном материале. Биологическое выветривание может привести к преобразованию одного минерала в другой благодаря изменению химического состава при

избирательном извлечении элементов. Например, при разложении алюмосиликатов с участием гетеротрофных бактерий происходит последовательное извлечение сначала щелочных элементов, затем щелочно-земельных и в последнюю очередь кремния и алюминия.

Устойчивость минералов к микробному разрушению определяется не только прочностью структуры кристаллической решетки, но и условиями среды, в которой протекает процесс, а также специфичностью комплекса микроорганизмов и, следовательно, биохимическими механизмами их воздействия на минерал. В природе наиболее интенсивная деструкция минералов протекает в подзолистых почвах (сиаллитный тип выветривания) и там, где идет процесс латеритизации (аллитный тип выветривания). В первом случае идет накопление SiO_2, во втором — полуторных окислов R_2O_3. Т.В. Аристовская (1980) так описывает процесс обогащения иллювиальных горизонтов подзолистых почв свободными полуторными окислами: «Образующиеся при разложении опада агрессивные органические соединения, преимущественно органические кислоты и полифенолы, фильтруясь через почвенную толщу, вызывают распад минералов породы, и, связываясь с R_2O_3, увлекают их в нижележащие горизонты, оставляя за собой обогащенный кремнеземом подзолистый горизонт. При минерализации закрепившихся в иллювиальном горизонте железо- и алюмоорганических соединений накапливаются свободные полуторные окислы».

Микроорганизмы почвы участвуют не только в рассеивании элементов, содержащихся в минералах, но и в минералообразовании. О возможности биогенного образования минералов гидроокиси алюминия (бокситов) с участием микроорганизмов говорилось выше. Другой возможный путь — непосредственное извлечение гидроокиси алюминия из алюмосиликатов.

Микроорганизмы в почвах не только образуют глиноземы, но и участвуют в отложениях других минералов — сульфидных, карбонатных, фосфатных, железистых, силикатных. Некоторые минералы возникают как новообразования, другие — в результате преобразования исходных минералов. Минералогический состав почв формируется под влиянием тех и других процессов, хотя экспериментальных доказательств пока очень мало.

Карбонатные минералы в почвах — продукты биогенного происхождения. Кальциты образуются при осаждении кальция углекислотой, выделяемой при дыхании, брожении и неполном

окислительном разложении органических веществ самыми разнообразными почвенными организмами. Осаждение кристаллов кальцита показано в цианобактериальных матах и в некоторых других бактериальных сообществах.

Кремний в почвах составляет около 35% массы всех химических элементов, а содержащие его минералы — кварц и силикаты — 97% всей массы земной коры. В почве кремний часто находится в виде кремнезема, кислородного соединения $(SiO_2)_n$. Роль биологического фактора в круговороте кремния неоспорима. Он активно поглощается растениями, диатомовыми водорослями, микроорганизмами при разрушении ими минералов.

Экспериментально доказано, что в присутствии как автотрофных (*Thiobacillus thioparus*), так и гетеротрофных (*Bacillus mucilaginosus*) бактерий и продуктов их метаболизма не только возрастает скорость извлечения кремния из кварца, но и расширяется диапазон pH от 6,4 до 8,5, при котором активно протекает процесс разрушения силоксанной связи Si–O–Si — основной химической связи силикатов. Разрыв силоксанной связи кварца бактериями — процесс косвенный и зависит от накопления метаболитов в специфических условиях среды, а также образования кремний-органических соединений.

Основная масса биогенного кремнезема поступает в почву с растительными остатками в виде поликремниевых кислот. Далее, в зависимости от условий, кремнезем либо выносится в нижние горизонты почв в виде фитолитов, либо подвергается растворению, либо кристаллизуется и превращается во вторичный кварц. Фитолиты растворяются в щелочной среде, создаваемой некоторыми микроорганизмами, например уробактериями. Миграция биогенного кремнезема в кислых растворах идет очень медленно. Кристаллизация фитолитов и преобразование их во вторичный кварц происходит в почвах районов с сухим климатом. Роль микроорганизмов в процессах преобразования аморфного кремнезема во вторичный кварц сводится к освобождению фитолитов от органических веществ. Дальнейшая кристаллизация — процесс химический, а не биологический. Источником вторичного кварца может быть и растворенный кремнезем, переходящий в нерастворимую форму под влиянием щелочных микробных метаболитов.

Процессы минералообразования при разложении сульфидов детально исследованы на примере тионовых бактерий *Thiobacillus ferrooxidans* и ряда других. В кислой среде они окисляют первичные

сульфиды, из которых образуются новые вторичные минералы, например из сульфида свинца (галенита) образуется англезит. Основной сурьмяный минерал антимонит Sb_2S_3 под действием *Thiobacillus ferrooxidans* превращается в сенармонтит, который далее в кислой среде может окисляться в Sb_2O_5 с участием *Stibiobacter senarmontii* (хемолитоавтотроф).

Сведения по разрушению и образованию минералов в почве строятся в основном на распределении их по почвенному профилю исходя из того, что материнская порода, на которой образовалась почва, была в минералогическом отношении однородной. Однако, она могла быть и неоднородной и тогда все рассуждения подобного рода теряют смысл. Необходимы прямые эксперименты по разрушению минералов, но таких опытов очень мало и результаты довольно противоречивы. С микробиологической точки зрения хорошо изучены только минералы, содержащие серу, железо, отчасти фосфор и марганец и образование карбонатов.



Глава третья

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ ПОЧВ

Экология изучает организмы в их естественной среде обитания и их взаимодействие с этой средой (живой и неживой). Изучается взаимодействие с абиотическими факторами окружающей среды, а также с разнообразными организмами. Прежде чем перейти к рассмотрению этих двух сторон экологии почвенных организмов, остановимся на некоторых концепциях и понятиях, важных для понимания последующего материала.

Экология изучает организмы, популяции, сообщества, экосистемы (биогеоценозы), биомы, биосферу. Обычно эколог бывает специалистом по определенной группе организмов (ботаник, зоолог, микробиолог) или специалистом по определенной среде обитания (почвовед, геолог, океанолог, лимнолог). Экология требует объединения знаний, полученных разными специалистами, и устанавливает, что основные экологические законы едины для разных групп организмов и разных местообитаний, хотя в каждом случае проявляется своя специфика. Экология привлекает особое внимание в настоящее время, когда воздействие человека на окружающую среду стало очень сильным и угрожающим по своим последствиям.

Различают место обитания организма — это пространство, где он осуществляет свою жизнедеятельность и место локализации, где он накапливается, но не живет. Для микроорганизмов эти пространства отличить бывает не так-то просто. Более широкое и важное понятие в экологии — это экологическая ниша. Она подробно изучается экологами. Экологическая ниша включает: 1) пространственную нишу, 2) трофическую нишу (чем организм питается), 3) многомерную нишу (положение организма относительно градиентов внешних факторов — температуры, влажности, концентрации NPK и других элементов питания, pH, Eh и иных условий существования). Если эколог знает экологическую нишу организма, то это означает, что экология данного организма раскрыта.

Экология организмов изучает особенности, которые обусловливают их экологическую специфику — морфологию, питание, отношение к факторам окружающей среды.

Под популяцией понимают совокупность однородных особей, занимающих определенную территорию и характеризующихся сходными экологическими свойствами. На популяционном уровне проявляют действие специфические законы. Например, если организм недолговечен, то популяция может сохраняться длительное время вплоть до изменения окружающих условий.

Под сообществом понимают совокупность совместно обитающих организмов, представляющих собой экологическое единство. Совокупность почвенных организмов можно рассматривать как сообщество. Экология сообществ, или синэкология, изучает взаимодействие между членами сообщества, структуру сообщества, законы гомеостаза и сукцессии. Гомеостаз сообщества — способность сохранять устойчивость при стрессовых воздействиях биологических и абиотических факторов. Гомеостаз возможен благодаря наличию в системе регуляции. Сдвиг в численности и активности одной популяции сопровождается возникновением противоположных сдвигов в других популяциях, замещающих первую, что приводит к восстановлению биологического равновесия. Чем выше видовое разнообразие сообщества, тем большей степенью гомеостаза оно характеризуется. В молодых экосистемах число видов невелико и резко проявляется доминирование. В зрелых (климаксных) системах имеется высокое разнообразие составляющих сообщество видов и слабая выраженность доминирования. Во времени происходит упорядоченный и направленный процесс изменения сообщества в результате взаимодействия его компонентов между собой и с абиотической средой, который называется сукцессией. Сукцессионные смены сообщества в разной степени связаны с внешними и внутренними по отношению к сообществу факторами.

Экосистема (биогеоценоз) — это совокупность совместно обитающих организмов (сообщество) и окружающая их абиотическая среда.

СПЕЦИФИКА ПОЧВЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Специфика почвы как среды обитания микроорганизмов состоит прежде всего в том, что это трехфазная система с очень развитой твердой поверхностью, которая соседствует с жидкой и

газовой фазами. Твердые частицы и агрегаты делят почву на многочисленные частично или полностью изолированные микрозоны, в которых создаются резко отличающиеся, а часто даже противоположные условия. Клетки микробов имеют микроскопические размеры и средой их обитания является микросреда. Сотни и тысячи таких микросред сосредоточены в каждом грамме почвы. Почва — это комплекс одновременно существующих, но совершенно различных микросред. Они меняются не только в пространстве, но и во времени. Микросреда со временем часто превращается в противоположную. Например, среда с органическими остатками быстро превращается в среду, содержащую только гумус. Если учесть, что передвижение микроорганизмов в почве из-за адгезии затруднено, то оказывается, что микроорганизмы находятся в среде с очень изменчивыми условиями и неравномерным питательным режимом. После поступления в микрообъем почвы свежего органического вещества наступает длительный период, когда единственным источником питания служит гумус. Остается неизвестным, какое питание поступит в данную микрозону в последующем: белок, легкодоступные мономеры, целлюлоза, лигнин, хитин и др. Опыт показывает, что в каждой почвенной микрозоне оказываются микроорганизмы, способные использовать любой питательный субстрат, причем в различных условиях, которые возникают в микрозоне, например, при различном окислительно-восстановительном потенциале, pH, температуре, потенциале почвенной влаги. Это достигается благодаря наличию в почве колоссального запаса разнообразных микроорганизмов — микробного пула (см. с. 290). Почвы обладают по сравнению с другими субстратами самым богатым микробным генофондом. В каждый момент времени большая часть микробов находится в неактивном состоянии. Основными зонами микробной активности являются растительные, животные и микробные остатки, ризоплана и кишечный тракт почвенных животных. Рассмотрим сначала модель строения почвы без растений и животных (рис. 89). Для примера взяты водопрочные агрегаты диаметром 2–5 мм (2000–5000 мкм). Клетки бактерий составляют микрометры, т.е. такой агрегат представляется для микробов целым «континентом». Клетки располагаются внутри агрегатов и на их поверхности в водных пленках и капиллярах различной толщины. Часть микробов разлагает органические остатки. Состав газовой фазы внутри агрегатов и в межагрегатном пространстве разный. Некоторые авторы считают, что гифы грибов в основном располагаются на поверхности агрегатов (рис. 90).

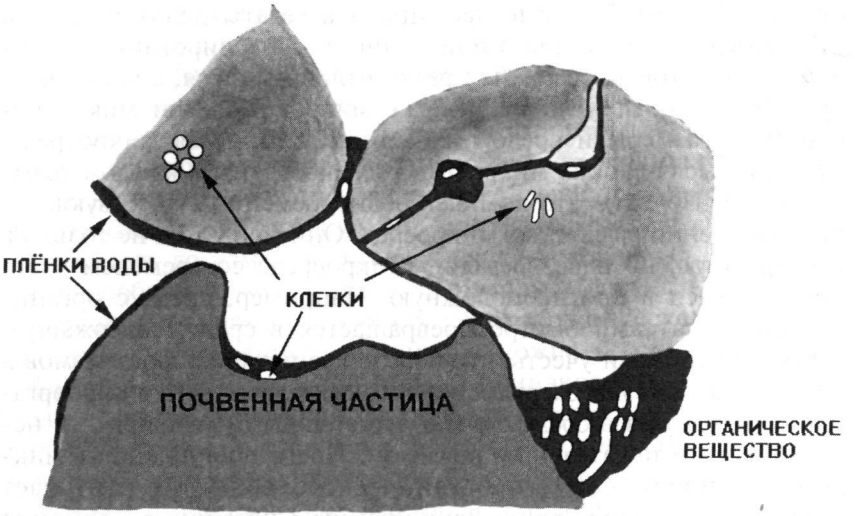


Рис. 89. Строение агрегированной почвы

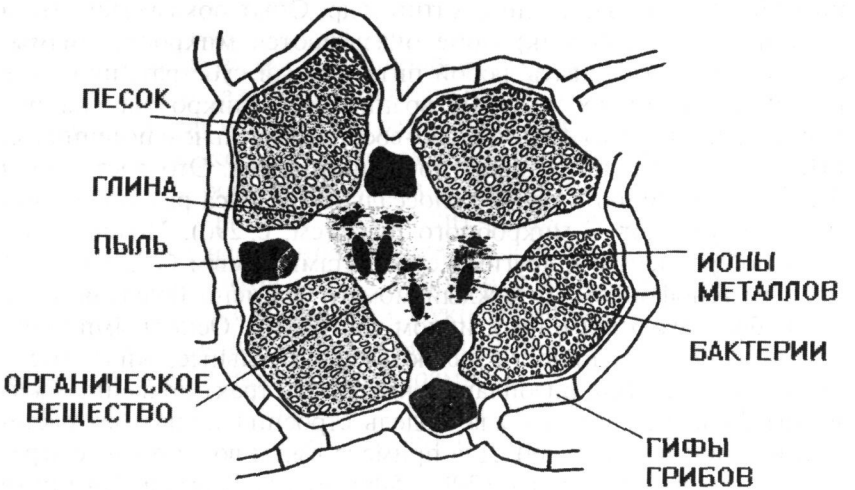


Рис. 90. Гифы грибов в агрегированной почве

Однако и внутри агрегатов в течение длительных промежутков времени могут существовать аэробные условия. Обычно, доказывая анаэробность внутри агрегатов, ссылаются на то, что на поверхности идет развитие аэробов, они используют кислород и внутри агрегатов возникают анаэробные условия. Это положе-

ние справедливо для условий с интенсивным развитием микробов. Достаточно тонкой пленки из активно метаболизирующих клеток, чтобы под ней возникли анаэробные условия. В почве в среднем интенсивность размножения микроорганизмов очень низкая. Поэтому и внутри агрегатов в течение длительного времени могут быть аэробные зоны.

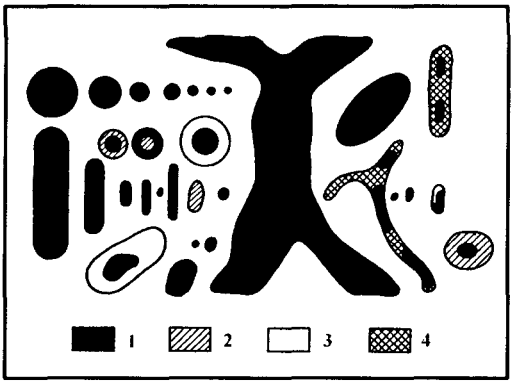


Рис. 91. Основные формы и размеры почвенных микроорганизмов в люминесцентном и фазово-контрастном микроскопах. Участки клеток, светящиеся при люминесценции:

1 — зеленые; *2* — красные; *3* — участки, которые не видны в люминесцентном микроскопе, но видны при фазовом контрасте; *4* — светло-зеленые

Большинство почвенных бактерий имеет объем 0,1 мкм^3, споры грибов — несколько кубических микрометров и объем гиф равен десяткам, сотням и тысячам кубических микрометров (рис. 91).

Твердая фаза почвы

Наличие твердой фазы в виде минеральной и органической части (десятки квадратных метров на 1 г) делает почву средой резко отличной от природных вод, где часто не хватает минеральных элементов, необходимых для развития организмов, в первую очередь, фосфора и железа. В почве же они всегда присутствуют на твердой поверхности. Микробы в почвах располагаются преимущественно на поверхности твердой фазы. Это явление называют адгезией (адсорбцией, иммобилизацией) клеток. Она играет первостепенную роль в экологии почвенных микроорганизмов. Благодаря адгезии клетки удерживаются в почвенной толще и не вымываются в грунтовые воды, остаются на поверхности корней и твердых питательных субстратов (целлюлоза, лигнин, хитин). Адгезию клеток изучают либо с помощью люминесцентной микроскопии при окрашивании почвенной суспензии акридином оранжевым и калькофлуором, либо с помощью сканирующей электронной микроскопии. Установлено, что

Таблица 2

Распределение микроорганизмов в перегнойно-глеевой и дерново-подзолистой почве по частицам разной величины (число адгезированных клеток)

Диаметр частиц, мкм	Величина поверхности, мкм^2	Перегнойно-глеевая почва	Дерново-подзолистая почва
1–2	13	1	0,1
4–5	121	4	0,3
10–12	726	8	1,1
20–25	2 905	29	5,0
40–50	12 150	110	7,0
100–110	66 150	300	14,0
400–500	1 215 000	10 100	53,0

80–90% клеток в почве обычно находится в адгезированном состоянии. Много свободно плавающих клеток появляется в почвенном растворе только после внесения в почву легкорастворимых питательных веществ (сахара, органические кислоты), хотя каждый микроорганизм, по-видимому, имеет прикрепленную стадию, обычно предназначенную для жизнедеятельности или для сохранения, и свободную стадию, предназначенную для расселения. Адгезия микроорганизмов зависит от 1) особенностей микроорганизма, 2) особенностей адсорбента, 3) состава жидкой среды, в которой она осуществляется: pH, концентрации и природы катионов и других веществ. В первом приближении можно говорить о прямо пропорциональной зависимости количества адгезированных клеток от величины поверхности почвенных частиц (табл. 2), хотя более подробное изучение показывает, что бактерии располагаются на отдельных частицах крайне неравномерно. Некоторые частицы несут очень много клеток, другие частицы того же размера почти лишены их, что обусловлено различиями в химическом составе поверхности частиц.

ПРИРОДА ЯВЛЕНИЯ АДГЕЗИИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Адгезия микроорганизмов представляется важной экологической чертой существования микроорганизмов. Она экологически оправдана, и без адгезии микробы не могли бы нормально существовать в почве: во-первых, адгезия помогает микробам удержаться в почвенном профиле и не подвергаться вымыванию в нижележащие горизонты; во-вторых, адгезированные клетки ока-

зываются на границе раздела твердого тела и жидкости, где сосредоточены основные питательные вещества. Адгезия имеет и более целенаправленное значение. Так, бактерии, использующие целлюлозу, преимущественно адгезируются на целлюлозе, использующие крахмал — на крахмале, окисляющие серу — на ее кристаллах или каплях. Микробы, утилизирующие углеводороды, также избирательно адгезируются на них, а клубеньковые бактерии и фитопатогенные микроорганизмы избирательно адгезируются на корнях растений-хозяев. Обычно микроорганизмы по-разному адгезируются на разных стадиях своего развития. Есть стадии, на которых они находятся в свободном состоянии, и есть стадии, на которых они ведут прикрепленный образ жизни. Некоторые микробы переходят в адгезированное состояние в стадиях покоя, другие, наоборот, в активном состоянии адгезируются, а в стадиях покоя могут находиться в свободном состоянии.

С помощью каких же механизмов достигается такая тонкая регулировка процессов прикрепления и отрыва?

В настоящее время существует гипотеза, что микроорганизмы могут очень тонко и точно регулировать свое положение (свободное или адгезированное), для чего у них имеется ряд генетически запрограммированных особенностей. Это возможность синтеза определенных ферментов, изменения заряда и степени гидрофобности своей поверхности, синтез поверхностно-активных веществ, образование выростов, деление, хемотаксис и др. Микробы экологически целесообразно могут менять свое положение, располагаясь в свободном или адгезированном положении в зависимости от того, что в данный момент экологически выгодно.

Существовало несколько подходов к изучению природы адгезии микроорганизмов. Многие исследователи, изучавшие это явление до 70-х годов XX в., пытались проводить аналогию между адгезией микроорганизмов и адсорбцией ионов и молекул. Именно тогда широко употреблялся термин «адсорбция микроорганизмов». Пытались установить, в чем сходство и в чем различие в адсорбции микробных клеток и молекул, строили изотермы адсорбции, определяли влияние pH и концентрации катионов, устанавливали емкость поглощения, обменность адсорбции макроорганизмов и др. Обменная адсорбция изучалась с двух разных позиций: с одной стороны, устанавливалась возможность обмена одних микробных клеток на другие, с другой — изучалась возможность замены клеток на ионы. «Адсорбционное» направление продолжает развиваться и в настоящее время,

но теперь имеет подчиненное значение. Это направление исследований было плодотворно, так как был установлен ряд ценных закономерностей адсорбции микробных клеток. Однако такой подход не мог разрешить все вопросы.

Некоторые исследователи изучали явление концентрации клеток на твердых поверхностях с позиций адгезионных процессов. Адгезией называется слипание поверхностей двух разнородных твердых тел. Адгезия обусловлена теми же причинами, что и адсорбция, но проявления этого процесса несколько другие, поскольку взаимодействуют не молекулы или ионы, а более крупные частицы. С теоретических позиций такой подход является более правильным, и в последнее время почти все исследователи пользуются термином «адгезия микроорганизмов», а не «адсорбция микроорганизмов». Это направление успешно развивается, что позволит уточнить ряд закономерностей.

В последнее время были введены еще один подход и еще один термин для обозначения того же явления — «иммобилизация клеток» (*обездвиживание клеток*). Представление об иммобилизованных клетках пришло из биохимии, где усиленно изучают иммобилизованные ферменты. Во многих случаях изучена природа связи ферментов с адсорбентом и специфика их активности. Поскольку было выяснено, что в ряде случаев для проведения определенных биохимических процессов, особенно многоступенчатых, часто выгоднее и удобнее использовать не отдельные ферменты, а их комплексы, локализованные в целых живых или убитых клетках микроорганизмов, то от изучения иммобилизованных ферментов перешли к изучению иммобилизованных клеток. Под иммобилизованными понимают либо клетки, адгезированные на твердых поверхностях самых различных частиц (пористое стекло, полимерные частицы, керамика, полимеры и др.), либо клетки, заключенные в различные гели. Последний случай часто используется и он хорошо изучен. Следует отметить, что оба случая имеют прямое отношение к почвенным микроорганизмам, поскольку в почве микробы также либо адгезированы на почвенных частицах, либо заключены в органоминеральный гель, покрывающий почвенные частицы. Интересно отметить, что часто клетки, заключенные в прочные сети геля, не могут размножаться. При изучении иммобилизованных клеток были использованы методы и достижения биохимии и молекулярной биологии. Однако природа сил, связывающих клетки, изучена гораздо хуже, чем природа сил, связывающих ферменты. Часто биохимики создают условия, которые могут быть аналогичны природным, но в ряде случаев создаются и чисто искусственные условия.

Наконец, четвертый подход, который стал очень популярным в последнее десятилетие и был особенно широко использован в медицинской микробиологии, — это молекулярно-биологический подход, подобный тому, который используется в иммунохимии.

Внимание к вопросу об адгезии микроорганизмов было привлечено в связи с тем, что адгезия является первым этапом многих инфекционных болезней, и если предотвратить адгезию, то можно предотвратить и возникновение заболевания. Полагают, что адгезия клеток микроорганизмов основывается на специфическом механизме и происходит по принципу взаимодействия антигена с антителом — поверхность клетки подходит к адсорбирующей поверхности, как ключ к замку. Особенные успехи достигнуты в изучении адгезии клеток микроорганизмов на животных и растительных клетках.

Исследуя адгезию микроорганизмов, первые исследователи особенно большое значение придавали электрическому заряду взаимодействующих поверхностей и считали, что происходит взаимодействие противоположно заряженных поверхностей. Считали, что происходит взаимодействие разноименно заряженных поверхностей. Это явление наблюдали при адгезии клеток на оксидах железа и алюминия при низких значениях pH, а также при адгезии на ионообменных смолах (анионитах).

Однако в большинстве случаев при адгезии клеток происходит взаимодействие поверхностей с одноименным отрицательным суммарным зарядом. Прежде всего это взаимодействие с большинством почвенных частиц, с минералами и гумусом. При этом микроорганизмы несут на поверхности преимущественно карбоксильные и аминогруппы, отчасти фосфорные, сульфгидрильные, спиртовые и др. Минералы в основном имеют OH-группы, гумус — карбоксильные группы. В ряде случаев адгезия объяснялась мозаичностью зарядов поверхности клеток и поверхности адсорбента. Австралийский ученый К. Маршалл, изучавший адгезию мелких частиц монтмориллонита (0,1 мкм) на клетках клубеньковых бактерий, пришел к выводу, что в опытах имело место электростатическое притяжение положительно заряженных концов пластинчатых частиц глины и отрицательно заряженных карбоксильных групп поверхности клетки. Для некоторых штаммов клубеньковых бактерий происходило взаимодействие положительно заряженных участков клетки, несущих аминогруппы, с отрицательно заряженными боковыми плоскостями частиц монтмориллонита.

При взаимодействии двух отрицательно заряженных поверхностей на установление контакта влияют силы отталкивания одноименно отрицательно заряженных поверхностей, которые могут быть учтены по теории Дебая–Гюккеля. Силы отталкивания уменьшаются с расстоянием по экспоненциальному закону (рис. 92). Кроме сил отталкивания между поверхностями контактирующих клеток и частиц адсорбента будут действовать и физические силы притяжения, обусловленные квантово-механическими эффектами взаимодействия электронных осцилляторов (силы Ван-дер-Ваальса — дисперсионные, индукционные, ориентационные). Силы Ван-дер-Ваальса уменьшаются с увеличением расстояния по степенному закону. Б.В. Дерягин и Л.Д. Ландау в конце 30-х годов XX в. объяснили многие особенности поведения коллоидных систем (флокуляция, зависимость устойчивости от состава среды) сложением электростатических сил отталкивания и ван-дер-ваальсовых сил притяжения. На основании этой идеи построена теория стабильности коллоидных систем, названная ДЛВО (Дерягин–Ландау–Вервей–Овербик), по начальным буквам фамилий ее создателей. Она широко используется в биологии, в частности для объяснения адгезии микроорганизмов.

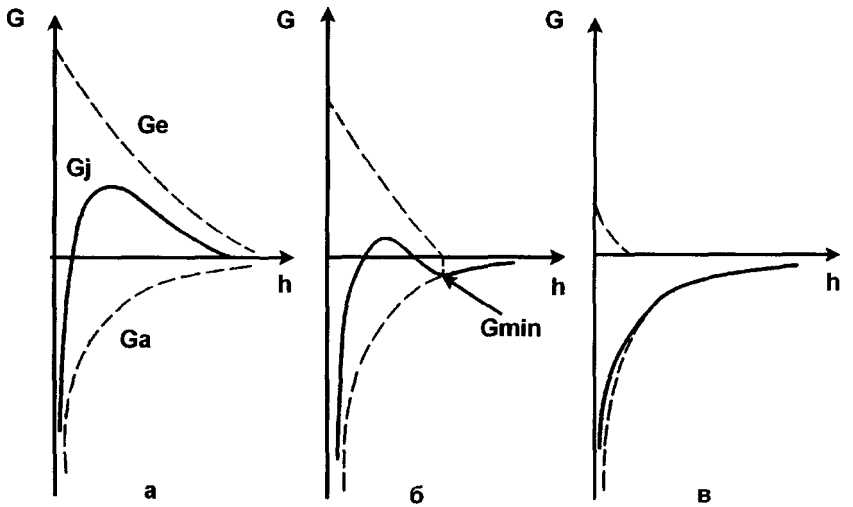


Рис. 92. Зависимость свободной энергии от удаления от частицы как функция концентрации электролита при сближении одноименно заряженных поверхностей:

а — низкая концентрация; *б* — средняя концентрация; *в* — высокая концентрация; *h* — расстояние от поверхности; *Gj* — свободная энергия; *Ga* — свободная энергия сил Ван-дер-Ваальса; *Ge* — энергия, связанная с присутствием на поверхности заряженных групп

Взаимодействие рассматриваемых сил приводит к существованию двух областей, в которых преобладают силы притяжения. Одна область расположена от поверхности на расстоянии 5–10 Å. Прочность сцепления в этой области большая. На больших расстояниях начинают преобладать силы отталкивания, и затем на расстоянии около 100–150 Å от поверхности имеется вторая область притяжения, однако прочность сцепления в этой области невелика.

Для того чтобы поверхности сблизились до расстояния 5–10 Å, они должны преодолеть электростатическое отталкивание. Силы отталкивания между поверхностями снижаются при введении катионов, особенно многовалентных, или при подкислении среды. Они пропорциональны радиусу взаимодействующих поверхностей. Видимо, поэтому палочковидные клетки, по крайней мере на первых этапах, прикрепляются полюсом. Большинство микроорганизмов прикрепляется с помощью тонких нитей — фимбрий, стебельков, выростов капсул и др.

Точные определения расстояния между клетками и поверхностью проводить довольно трудно. Однако есть основания полагать, что клетки могут располагаться на расстоянии первого и второго максимумов притяжения, а также может устанавливаться химическая связь между клеткой и поверхностью. Наблюдения, проведенные под микроскопом, показали, что клетки часто свободно скользят вдоль поверхности, но не могут отойти от нее, т.е. находятся на расстоянии 100–150 Å. После высушивания препарата и последующей его регидратации клетки оказываются прочно закрепленными на определенных местах и их не удается смыть даже сильной струей воды. Вероятно, здесь проявилось прикрепление во втором максимуме притяжения или образование химических связей. Отметим, что для прочного прикрепления высушивание необязательно. Иногда клетки очень прочно прикрепляются и из водной среды.

Микроорганизмы по своим размерам (1–10 мкм) относятся к той категории частиц, которые должны быть подвержены наиболее сильной адгезии. У частиц большего размера гравитационные силы превосходят силы прилипания, частицы меньшего размера из-за малого веса не в состоянии выдавить слой жидкости и вступить в непосредственный контакт с поверхностью.

Некоторые исследователи утверждают, что главную роль в адгезии клеток микроорганизмов играют силы Ван-дер-Ваальса. Однако в ряде случаев прочность связи оказывается гораздо больше, чем можно было бы ожидать за счет этих сил.

При адгезии действует сложный комплекс сил. Силы притяжения.

1. Химические связи между взаимодействующими поверхностями, например, водородные, тиоловые, амидные, эфирные и др.

2. Образование ионных пар и ионных триплетов, например NH_3...–OOC– и –COO–...Ca...–OOC–. Этот тип связей включает энергию десольватации.

3. Силы, вызванные флуктуацией зарядов взаимодействующих тел.

4. Мозаичный заряд на поверхностях подобного или противоположного общего заряда, специфически возникающий из электростатического притяжения геометрически упорядоченных зарядов.

5. Силы, обусловленные притягательным взаимодействием противоположно заряженных тел.

6. Электростатическое притяжение между поверхностями, несущими одинаковый заряд.

7. Электростатическое притяжение, обусловленное отраженными силами, которые можно рассматривать как обусловленные десольватацией внутримембранных ионов при объединении мембран.

8. Силы Ван-дер-Ваальса.

9. Гидрофобные взаимодействия.

Помимо сил притяжения при адгезии клеток могут действовать силы отталкивания.

10. Силы отталкивания одноименно заряженных поверхностей.

11. Препятствия притяжению, обусловленные пространственными барьерами, такими как сольватные слои.

Таким образом, комбинация сил, действующих при адгезии, представляется довольно сложной, расчет и предсказание величины этих сил практически невозможны.

Очень долго изучали адгезию клеток на чистых минеральных поверхностях и только в последнее время пришли к выводу, что в подавляющем большинстве случаев взаимодействие происходит между макромолекулами поверхности клеток и макромолекулами или более простыми органическими молекулами, такими как липиды, поверхностно-активные вещества и др., адсорбированными на минеральной поверхности почвенных частиц. Таким образом, вопрос об адгезии сводится к проблеме взаимодействия макромолекул, которое очень разнообразно.

После того как проблема изучалась с физико-химических позиций, она, как видно, в некоторых отношениях зашла в тупик.

В последнее время ее пытаются решить с позиций молекулярной биологии.

Молекулярно-биологические аспекты адгезии микроорганизмов на почвенных частицах представляют интригующую область, которая только начинает развиваться в основном в медицинской микробиологии при установлении взаимодействия бактерий с поверхностью клеток животных тканей. Микробы адгезируются на поверхности различных органов и тканей, причем адгезия идет специфично и избирательно. Микрофлора языка, шек, нёба, зубов, разных отделов кишечного тракта различна, т.е. специфична для каждого органа. Наиболее подробно изучена адгезия холерного вибриона, гонококка, патогенных штаммов кишечной палочки и микробов, вызывающих кариес зубов.

Адгезия бактерий включает в себя несколько этапов. Первый этап состоит в целенаправленном движении бактерий к адсорбирующей поверхности. Он возможен для подвижных микроорганизмов и осуществляется благодаря наличию хемотаксиса. Хемотаксис у бактерий в настоящее время хорошо изучен и осуществляется по градиенту концентрации какого-либо вещества. Подробно исследован хемотаксис в градиенте концентраций сахаров и аминокислот.

Предполагается, что во всех случаях прикрепление осуществляется за счет специфического субстрат-ферментного взаимодействия. В ряде случаев адгезия проходит за счет специфического химического взаимодействия адгезина и акцептора, причем установлены конкретные химические группировки, ответственные за адгезию. Более подробно это изучено для адгезии патогенных бактерий на эпителии кишечного тракта, но относится также к адгезии фитопатогенов и симбиотических клубеньковых бактерий на корнях бобовых растений.

Для животных и человека установлено, что микробы адгезируются на поверхности различных органов и тканей, причем адгезия идет специфично и избирательно. Подобное явление наблюдается и для растений, и почвенных беспозвоночных животных. Адгезия бактерий включает в себя несколько этапов. Первый этап состоит в целенаправленном движении бактерий к адсорбирующей поверхности. Он возможен для подвижных микроорганизмов и осуществляется благодаря наличию хемотаксиса. У бактерий хемотаксис в настоящее время хорошо изучен и осуществляется по градиенту концентрации какого-либо вещества. Подробно исследован хемотаксис в градиенте концентраций сахаров и

аминокислот. Приблизившись к поверхности, бактерии взаимодействуют с ней сначала с помощью достаточно слабых водородных и гидрофобных взаимодействий, а также сил Ван-дер-Ваальса согласно теории Дерягина–Ландау–Вервея–Овербика (ДЛВО) (рис. 92), которые, однако, не могут обеспечить большой специфичности взаимодействия. При этом молекула адгезина — полимера, расположенного на поверхности бактерий, взаимодействует с рецептором — полимером, расположенным на поверхности адсорбента (рис. 93). Взаимодействие адгезина с рецептором осуществляется по тому же механизму, что и взаимодействие антигена с антителом (ключ–замок). Затем часто наступает более прочное прикрепление, которое требует времени и осуществляется только через несколько часов или даже суток после начала адгезии и достигается благодаря синтезу бактериями биополимера, обычно полисахаридов, но иногда и полипептидов, с помощью которых клетки прикрепляются иногда так прочно, что легче разрушить клетку, чем отделить ее от адсорбента. Экспериментально показано, что именно так прочно прикреплены многие собственно почвенные бактерии.

Бактериальные адгезины могут быть протеинами, липидной частью липотейхоевой кислоты, сахарами и другими углеводами. Насколько пока известно, рецепторами на эпителиальных клетках

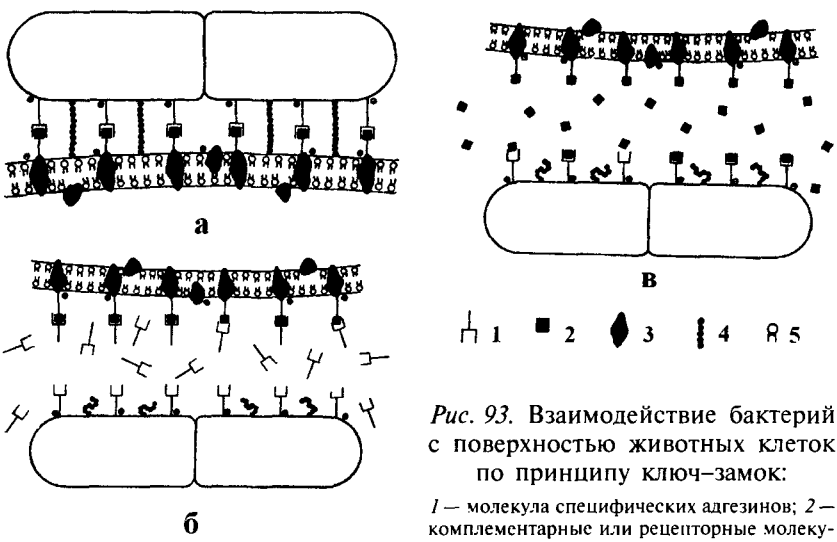


Рис. 93. Взаимодействие бактерий с поверхностью животных клеток по принципу ключ–замок:

1 — молекула специфических адгезинов; *2* — комплементарные или рецепторные молекулы; *3* — протеины; *4* — гидрофобные молекулы; *5* — фосфолипиды; *а* — адгезия осуществилась; *б*, *в* — адгезия не наступила из-за введения избыточного количества рецептора или адгезина

животных и человека являются почти исключительно углеводы: манноза, галактоза, фукоза, а также сиаловая кислота.

Адгезия почвенных бактерий для некоторых из них может быть весьма избирательной и зависит от характера адсорбирующей поверхности. Правда, в других случаях она не зависит от характера поверхности. Последним свойством отличаются истинно перифитонные (прикрепляющиеся) микроорганизмы. Адгезия может быть объяснена наличием у них нескольких разных типов адгезинов (рис. 94).

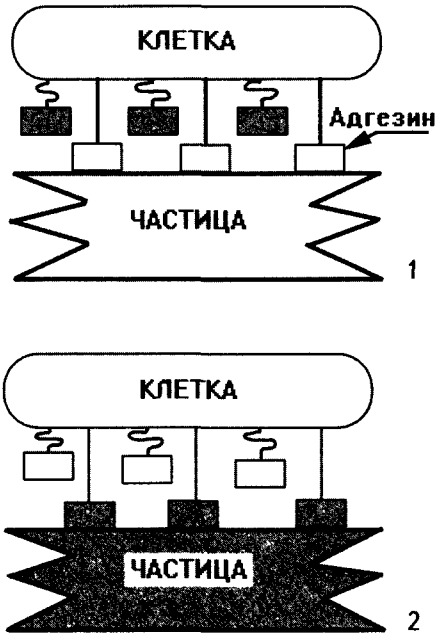


Рис. 94. Взаимодействие клеток бактерий с гидрофильной (*1*) и гидрофобной (*2*) поверхностями

Таким образом, адгезия генетически запрограммирована, имеет важное экологическое значение и во многих случаях определяет выживание вида.

ДЕСОРБЦИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ ПРИ ИХ КОЛИЧЕСТВЕННОМ УЧЕТЕ В ПОЧВЕ

Для правильного количественного учета микроорганизмов в почвах необходимо вызвать три процесса: 1) разрушить почвенные агрегаты, 2) десорбировать почвенные микроорганизмы с твердых поверхностей, 3) разделить находящиеся в почве микроколонии на отдельные составляющие их клетки. Все три процесса вызываются одинаковыми воздействиями, хотя очень трудно осуществить их полностью. Типы воздействия могут быть механическими и химическими. Механические воздействия — это растирание, обработка почвенной суспензии на пропеллерной мешалке (миксер, микроизмельчитель тканей, магнитная мешалка),

ультразвуковая (УЗ) обработка. Химические воздействия — это обработка щелочью или раствором пирофосфата натрия, который обладает щелочным действием, воздействие поверхностно-активными веществами (ПАВ), например додецилсульфатом натрия, обработка ферментами.

Наиболее эффективными оказались механические обработки. Для учета бактерий методом посева или прямым микроскопическим методом используют УЗ небольшой частоты и мощности, так как в противном случае будут разрушены сами клетки. Собственно почвенные бактерии гораздо более устойчивы к УЗ, чем их лабораторные культуры. Существует такая закономерность: чем крупнее клетки, тем больше они разрушаются УЗ. Поэтому для грибов, как более крупных организмов УЗ довольно губителен и при учете грибов лучше применять пропеллерную мешалку, добиваясь разрушения почвенных агрегатов и дробления мицелия на однородные части длиной 15–30 мкм при сохранении ими жизнеспособности и целостности конидий и половых спор.

Если количественный учет микроорганизмов в почве проводится без тщательной предварительной подготовки почвенной суспензии, получают совершенно неверные результаты. Предварительная обработка почвенной суспензии повышает определяемое количество микроорганизмов в зависимости от типа и состояния почвы в 3–300 раз. Особенно сильный эффект получается для сухих оструктуренных почв. Малый эффект наблюдается для сильно увлажненных нижних минеральных горизонтов почв. При традиционном способе подготовки почвенной суспензии путем 10-минутного перемешивания почвенной суспензии в колбе можно получить, хотя и не абсолютные, но годные для сравнения результаты, например, для разных делянок одной и той же почвы одинаково увлажненных, но содержащих разные количества удобрений. Такое сравнение невозможно для почв разных типов или почвенных образцов из разных генетических горизонтов, а также для сравнения сухих и увлажненных почв. Часто делают вывод о том, что при высушивании почв клетки погибают, а они по крайней мере частично переходят в адсорбированное состояние и не учитываются.

Если старый метод давал различие в содержании бактерий в разных типах почв в 2–3 раза, то с применением новых методов диспергирования почв и десорбции микроорганизмов оказалось, что эти различия достигают десятков и даже сотен раз.

АКТИВНОСТЬ АДГЕЗИРОВАННЫХ КЛЕТОК

Адгезированные клетки находятся в специфической микрозоне, образующейся на границе раздела жидкости и твердого тела, где адсорбируется большинство полимерных органических веществ в том числе и гумус, происходит адсорбция гидролитических ферментов. Поскольку большинство почвенных частиц заряжены отрицательно, здесь концентрируются положительно заряженные органические мономеры, повышается концентрация адсорбированных катионов (K, NH_4, Ca, Mg, H), уменьшается концентрация неорганических и органических анионов (рис. 95). Активность адгезированных клеток по сравнению со свободными часто резко изменяется. Она может быть больше или меньше, чем у свободных в зависимости от того,

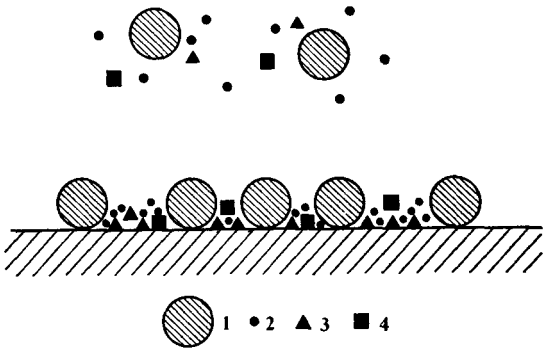


Рис. 95. Концентрирование клеток бактерий (*1*), катионов (*2*), субстратов (*3*), экзоферментов и других биологически активных веществ (*4*) на поверхности почвенных частиц

окажутся ли условия в микрозоне на поверхности раздела более или менее благоприятными, чем в почвенном растворе. Обычно эта микрозона более благоприятная, так как адсорбированные гидролазы осуществляют гидролиз полимеров и появляются легкодоступные мономеры (сахара, аминокислоты, органические кислоты, спирты). Микробы лучше обеспечены минеральными питательными веществами в том числе фосфором и железом, которые также осаждаются на поверхности частиц. Автотрофные нитрификаторы используют преимущественно адсорбированный аммоний.

Однако на поверхности раздела жидкой и твердой фаз могут концентрироваться и токсичные вещества, такие как тяжелые металлы, антибиотики. Здесь может быть меньше отрицательно заряженных органических кислот или аминокислот и тогда адгезированные микробы будут развиваться хуже. На поверхности раздела отрицательно заряженных частиц в кислых почвах будет

более низкое pH из-за высокой концентрации ионов водорода, что также будет оказывать влияние на развитие микробов. Почвенные биохимики предложили молекулярный pH-метр для измерения pH на поверхности твердых частиц. На поверхности частицы адсорбируют фермент и затем определяют оптимальное pH для проявления его максимальной активности (рис. 96). Это осуществляется следующим образом. Находят оптимум pH действия фермента для двух растворов. В одном растворе фермент находится в свободном, в другом — в адсорбированном состоянии. Для адсорбированного фермента наблюдается «кажущийся» сдвиг в щелочную область. Он может достигать единицы pH и более. В действительности никакого сдвига pH-оптимума для адсорбированного фермента не происходит. Просто он находится в зоне с более низкими значениями pH. Доказано, что в этой зоне происходит изменение и концентрации, и активности ионов водорода. С помощью ферментов можно определять pH в микрозонах. Изменение pH на поверхности влияет не только на активность фермента, но и на активность адгезированных клеток. Ферменты могут адсорбироваться различным образом (рис. 97). Фермент представляет собой белковую глобулу с активным центром, к которому подходит субстрат. Глобула имеет положительно и отрица-

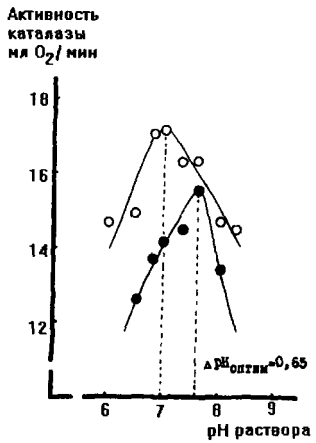


Рис. 96. Кажущийся сдвиг pH оптимума каталазы при ее адсорбции на частицах минерала

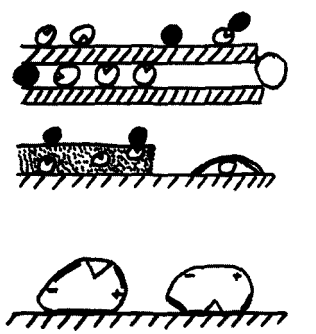


Рис. 97. Адсорбция фермента (белые круги) и субстрата (черные круги) на поверхности минерала в слое органоминерального геля и в межплоскостном пространстве монтмориллонита

тельно заряженные, гидрофильные и гидрофобные участки. Поэтому на разных почвенных частицах адсорбция проходит разными сторонами. Если закрывается активный центр, фермент

теряет активность. Обычно при адсорбции изменяется конформация (конфигурация) молекулы, что ведет к изменению активности фермента, но он становится более устойчивым к воздействию неблагоприятных факторов (высушивание, хранение, температурные воздействия и др.). Фермент может быть закрыт органоминеральным гелем или может попасть в межплоскостные пространства минералов типа монтмориллонита. Все это будет отражаться на его активности. Молекула субстрата может быть очень маленькой (H_2O_2) или очень крупной, например, белковая молекула для протеазы (на рисунке обозначена черными кружками).

Адсорбированные (иммобилизованные) ферменты в последние 30 лет широко применяются в биотехнологии. Однако, как обнаружилось, природа использует эти механизмы уже миллиарды лет.

В настоящее время хорошо изучено влияние адсорбентов на различные типы брожений, на азотфиксацию, нитрификацию, использование кислых и основных аминокислот, окисление метана, водорода, использование некоторых углеводородов. Наиболее сильно влияние твердых частиц проявляется в разбавленных растворах, каковым, в частности, обычно является почвенный раствор. Здесь микроорганизмы часто не могут развиваться в растворе из-за низкой концентрации питательных веществ, но на поверхности частиц они развиваются, так как здесь концентрация питания оказывается гораздо больше. Это явление было подробно изучено водными микробиологами для олиготрофных водоемов (см. рис. 95). Влияние адсорбента может оказывать различный и даже прямо противоположный эффект в зависимости от взаимного расположения частиц адсорбента и клеток (рис. 98). В случае *а* на клетки будет оказывать влияние специфика поверхности раздела



Рис. 98. Различные случаи взаимного расположения частиц адсорбентов и клеток бактерий (*объяснения см. в тексте*)

жидкости и твердого тела. В случае *б* адсорбент не будет оказывать непосредственного действия на клетки. В случае *в* клетки покрываются чехлом из коллоидных частиц гумуса или глинистых минералов и их окру-

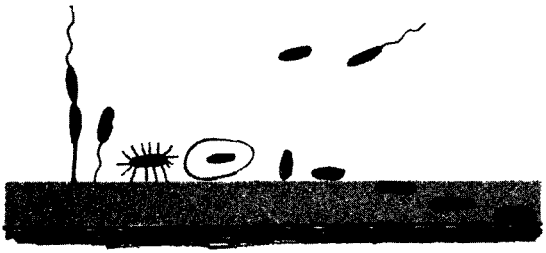


Рис. 99. Степень удаленности адгезированных клеток от твердой поверхности минеральной частицы и покрывающего ее органоминерального геля

жение, влияющее на жизнедеятельность, будет особым. Четвертый случай *г* представляет собой заключение клеток внутри конгломерата из частиц. Часто активность клеток в таких условиях вообще невозможна.

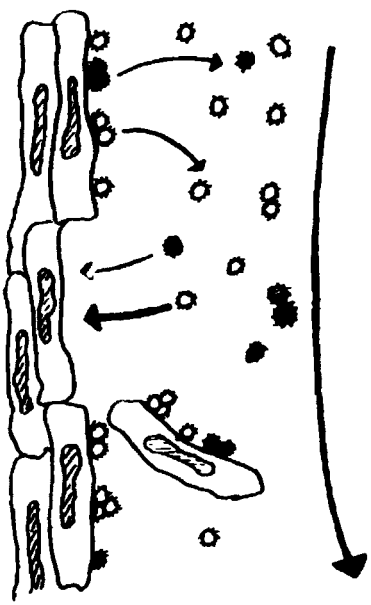


Рис. 100. Отрыв эпителиальных клеток с адгезированными микробами от поверхности растительной ткани

Активность будет зависеть от плотности контакта с частицами (рис. 99). Показано 10 случаев более или менее плотного контакта клетки бактерии с почвенной частицей, покрытой пленкой из органического или минерального геля: от полного удаления от частицы до расположения на поверхности геля, внутри геля или на поверхности минеральной частицы. Поверхность минеральной частицы показана на рисунке черной линией, а органоминеральный слой окрашен в серый цвет. Клетки со стебельком, жгутиками, фимбриями, с капсулой или без нее будут располагаться в разных по свойствам микрозонах. Особое положение занимают клетки, погруженные в органоминеральный гель (собственно иммобилизованные клетки). Во многих случаях они вообще не могут делиться. Ясно, что в каждом случае микросреда

для развития клетки будет разной, а клетка всегда развивается в микросреде.

Эффективный способ борьбы с прикрепившимися фитопатогенными микроорганизмами имеется у растительных и животных организмов. Если клетки прикрепились и нет возможности от них избавиться, корень или другой орган растения или животного сбрасывает клетки своего эпителия и таким образом освобождается от вредных микроорганизмов (рис. 100).

Жидкая фаза почвы

Жидкая фаза почвы (почвенный раствор) обычно располагается в капиллярах или образует пленки разной толщины. Капилляры и пленки могут быть значительно толще или тоньше клеток микроорганизмов (рис. 101). Сравнительно редко после дождей, полива или подъема уровня грунтовых вод в почве появляются большие объемы воды, которые движутся под действием сил гравитации. Для жидкой фазы почвы характерна микрозональность в отношении содержания газов, органических веществ, pH, Eh и др. На протяжении некоторого времени микрозоны могут разли-

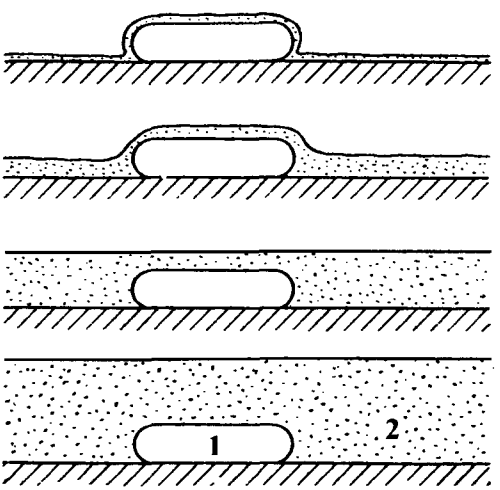


Рис. 101. Пространственное расположение клеток бактерий (*1*) и различных форм воды (*2*)

чаться и по потенциалу влаги. Он может быть различным в течение долгого времени в разных почвенных горизонтах.

Жидкая фаза почвы всегда содержит некоторое количество минеральных, органических и органоминеральных веществ в молекулярном или коллоидном состоянии, а также растворенные газы. Однако концентрация питательных веществ в почвенном растворе обычно очень мала, и развитие микроорганизмов в объеме почвенного раствора происходит сравнительно редко. Они

развиваются в адгезированном состоянии. Таким образом, главная функция почвенного раствора заключается в переносе веществ и обеспечении микроорганизмов водой. Снабжение питательными веществами обычно проходит два этапа: 1) перенос питательных веществ с почвенным раствором на твердую поверхность и концентрирование на ней, 2) использование адсорбированных веществ адгезированными микробными клетками.

Почвенный раствор в сотни и тысячи раз менее концентрирован по сравнению с обычно применяемыми микробиологическими питательными средами, например средой Чапека, мясо-пептонным бульоном или крахмало-аммиачной средой. Отсюда возникла идея о необходимости применения при культивировании почвенных микроорганизмов очень разбавленных питательных сред, особенно в тех случаях, когда исследователь хочет приблизиться к воссозданию естественной обстановки. В этих условиях удается выделять и изучать олиготрофы. Микроорганизмы успешно развиваются в разбавленных питательных растворах и здесь их вырастает гораздо больше, чем на богатых средах. Так, на разбавленном в 10 раз мясо-пептонном агаре вырастает в 5–10 раз больше колоний, чем на исходном, на агаризованной воде — еще больше, но их уже нужно подсчитывать через месяц, а не через три дня, как на МПА и рассматривать в бинокулярную лупу, так как колонии очень малы. Трудность изучения состоит в том, что они растут очень медленно и экспериментатор должен затратить длительное время. Необходимо также иметь в виду, что в отдельных микрозонах и в естественной почве могут создаваться высокие концентрации растворенных и нерастворенных органических питательных веществ. Примером микрозон первого типа может служить ризоплана с непрерывным поступлением большого количества корневых выделений, а примером микрозон второго типа — отмерший корешок растения или погибший дождевой червь.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВЕННОЙ ВЛАГИ (ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ, АКТИВНОСТЬ ВОДЫ)

Условия увлажнения в почве обычно характеризовали ее влажностью, выраженной в процентах от веса. Однако эта величина недостаточно точно определяет степень доступности воды для организмов. Например, при 20%-й влажности глинистой и песчаной почв степень доступности воды для организмов различ-

ная. В глинистой почве она меньше, так как вода будет связана с огромной поверхностью глинистых частиц, а в песчаной — больше. Возможность объективно оценить состояние воды в почве и ее влияние на жизнедеятельность микроорганизмов дает определение потенциала влаги (активности воды), так как в этом случае состояние воды в почве, растениях, микроорганизмах, атмосфере, снегу и во льду характеризуется при помощи единой, физически строго определенной величины — термодинамического потенциала. Этот показатель характеризует степень связанности и термодинамической подвижности воды в системе, причем он не зависит от того, связана ли вода с поверхностью почвенных частиц, ионов солей, макромолекул или кристаллов льда.

В микробиологии наиболее часто используется термин активность воды (a_w), который характеризует степень связанности ее молекул и тем самым степень доступности для микроорганизмов. Активность воды соответствует проценту относительной влажности воздуха, о которой ежедневно сообщается в сводках погоды. Только эта величина выражена не в процентах, а в долях единицы. Активность свободной воды равна единице. При взаимодействии воды с твердыми поверхностями, катионами и анионами, молекулами мономеров и полимеров, т.е. любыми гидрофильными группировками, активность воды становится меньше единицы. Активность воды определяется по формуле

$$a_w = \frac{P}{P_0} = \frac{\text{ОВ}}{100} = \frac{\Pi_2}{\Pi_1 - \Pi_2},$$

где P — давление водяного пара в исследуемой системе, P_0 — давление пара над чистой водой, ОВ — относительная влажность воздуха в системе, Π_1 — число молей растворителя, Π_2 — число молей растворенного вещества.

Состояние воды в системе часто определяется потенциалом влаги. Он характеризуется давлением, которое нужно приложить, чтобы при данных условиях началось удаление молекул воды из системы. Иначе можно сказать, что потенциал влаги измеряется количеством работы, которая должна быть затрачена для извлечения воды:

$$P = \frac{dA}{dV},$$

где A — работа, V — объем.

Потенциал чистой воды равен нулю. По отношению к чистой воде все растворы имеют отрицательные потенциалы, которые

выражаются в отрицательных атмосферах или мегапаскалях (МПа) (1 атм = 0,1 МПа).

Сопоставление различных величин, выражающих термодинамическое состояние воды, представлено в табл. 3.

Водный потенциал часто выражается в барах (1 бар = 10^6 дин/см^2 = = 0,987 атм). Его также можно выразить через активность воды (табл. 3).

Таблица 3

Относительная влажность воздуха, активность воды и потенциал влаги при 20 °С

Относительная влажность, %	a_w	Потенциал влаги, атм	Относительная влажность, %	a_w	Потенциал влаги, атм
100	1,00	0	80	0,80	−297
99	0,99	−13	75	0,75	−383
98	0,98	−27	70	0,70	−475
97	0,97	−41	60	0,60	−680
96	0,96	−54	50	0,50	−923
94	0,94	−82	40	0,40	−1221
90	0,90	−140	20	0,20	−2144
85	0,85	−214	10	0,10	−3067

$$P = \frac{1000 \cdot \mathrm{R}T}{W_a} \lg(a_w),$$

где W_a — молекулярный вес воды, R — газовая постоянная, T — абсолютная температура.

Потенциал воды может быть матричным или осмотическим. Матричное изменение водного потенциала обусловлено адсорбцией молекул воды на поверхности почвенных частиц. Осмотическое изменение водного потенциала происходит в растворе в результате взаимодействия молекул воды с растворенными веществами.

Различные микроорганизмы имеют разные границы активности воды, в которых возможно их развитие (табл. 4). Наиболее ксерофильными (ксеротолерантными) являются некоторые грибы. Они могут развиваться при $a_w = 0{,}60$. Во многих работах утверждается, что те или иные микроорганизмы могут развиваться при $a_w < 0{,}50$, но пока все эти данные недостоверны.

Способность грибов развиваться при низких значениях активности воды, возможно, связана с их способностью «запирать» свободную воду в определенных участках клеток, ограниченных

липидными мембранами. Этой способностью обладают эукариотные клетки, а прокариоты ее лишены. Следует отметить, что ряд микроорганизмов не развивается не только при низких активностях воды, но и при слишком высоких (табл. 4).

Таблица 4

Величины активности воды, лимитирующие рост микробов

Микроорганизмы	Нижний предел роста, a_w	Микроорганизмы	Нижний предел роста, a_w
Грибы		Бактерии	
Rhizopus nigricans	0,93	*Bacillus subtilis*	0,949
Penicillium spp. (8 видов)	0,80–0,90	*Pseudomonas aeruginosa*	0,945
Aspergillus flavus	0,90	*Escherichia coli*	0,932
A. niger	0,84(0,96–0,98)	*Vibrio metchnikovii*	0,995–0,960
A. amstelodamii	(0,70–0,95)	*Lactobacterium* sp.	0,900
Sporendonema sebi	0,77	*Staphylococcus* spp. (14 видов)	0,860–0,880
Xeromyces bisporus[1]	0,65	Умеренные галофилы	0,86–0,98
		Экстремальные галофилы	0,75–0,88

Примечание. В скобках — оптимальные значения a_w; [1] не растет при a_w, превышающих 0,97.

По имеющимся сведениям бактерии являются гигрофилами, но исключение составляют по крайней мере галофилы, для развития которых необходима низкая активность воды, и нижний предел их развития находится в области активности воды 0,75–0,85.

Раньше выделяли и рассматривали следующие формы воды в почве: 1) гигроскопическую; 2) пленочную; 3) капиллярную; 4) гравитационную. В настоящее время показано, что выделение этих форм воды не вполне оправданно, так как границы между разными формами весьма условны. Однако с позиций эколога-микробиолога полезно представить себе конкретное пространственное расположение клеток микроорганизмов и определенных форм воды (рис. 101, 102).

Гигроскопическая вода удерживается на поверхности почвенных частиц со сравнительно большой силой, которой достаточно, чтобы удержать движущиеся с большой энергией молекулы воды, находящиеся в газообразном состоянии. Почва насыщается до максимальной гигроскопичности, когда относительная влажность воздуха равна 98% ($a_w = 0{,}98$). Часто ошибочно считают, что насыщение до максимальной гигроскопичности происходит

при относительной влажности 100%. Гигроскопическая вода образует очень тонкий слой, который, вероятно, составляет сотые доли микрометра, т.е. гораздо тоньше, чем даже самые мелкие клетки бактерий. Обычно он в сотни раз тоньше клетки. Пленка гигроскопической воды покрывает не только

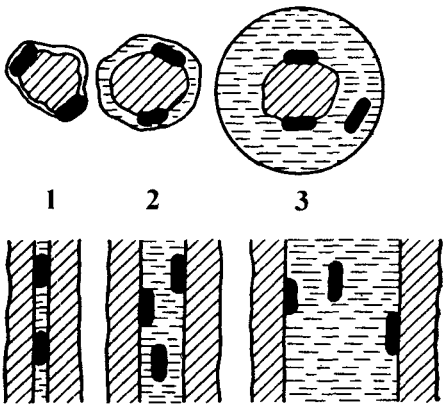


Рис. 102. Клетки бактерий в пленках и капиллярах разной толщины:

1 — пленка и капилляры очень тонкие, клетки прижаты к поверхности; *2* — пленки и капилляры значительно толще клеток, могут встречаться и свободные и адгезированные клетки; *3* — пленки и капилляры во много раз толще клеток, возможно свободное передвижение клеток

почвенные частицы, но и гидрофильные участки клеток микроорганизмов (см. рис. 101). Напомним, что ряд биополимеров способен очень сильно гидратироваться, например многие белки и полисахариды адсорбируют до 30–100% воды от своего веса. Многие микроорганизмы развиваются при содержании воды гораздо меньшем, чем максимальная гигроскопическая. Их следует рассматривать как развивающиеся «на суше, сухопутные». Неправильно относить все микроорганизмы к гидробионтам, как это часто делается в экологии, когда утверждают, что микробы развиваются в объеме воды вне зависимости от того, где они находятся — в море или в почве. Можно разделить сухопутный и водный способы развития микроорганизмов в почве в зависимости от того, идет ли их развитие в объеме жидкости или в тонкой пленке. Ксерофилы — это «сухопутные» микроорганизмы, гигрофилы — водные. Размножение, морфология и метаболизм микроорганизмов, развивающихся при резком дефиците влаги, весьма специфичны.

При очень тонких пленках и низкой активности воды можно предположить возможность развития микроорганизмов за счет метаболической воды, которая получается в результате окисления органического вещества внутри клеток: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O$. Исходя из уравнения можно рассчитать, что на 1 кг использованного сахара образуется 600 г воды.

При влажности воздуха больше 94% начинает формироваться пленочная вода, причем пленки могут быть значительно толще, чем при увлажнении до максимальной гигроскопической. Они могут быть и тоньше микробных клеток, и толще их (см. рис. 101, 102) — от долей микрометра до десятка или нескольких десятков микрометров. Условия развития микроорганизмов в пленках разной толщины отличаются, что обусловлено скоростью диффузии газов к клеткам, спецификой условий диффузии других веществ и т.д. В почве обычно одновременно имеются пленки различной толщины.

Если две пленки соединяются вместе благодаря наличию двух близко расположенных поверхностей, то образуется капилляр, заполненный так называемой капиллярной водой. В каждой почве капилляры не одинаковы по толщине, длине и конфигурации. Они могут быть и тоньше самой мелкой микробной клетки и иметь толщину в десятки и сотни микрометров. Развитие микроорганизмов в толстых и тонких капиллярах специфично. Об этом, в частности, говорят опыты по изучению роста некоторых аэробных, анаэробных и факультативно анаэробных микроорганизмов в стеклянных капиллярах. Чем тоньше капилляр, тем медленнее размножаются микроорганизмы, причем это положение относится к аэробным и к анаэробным микробам. Более крупные микроорганизмы (грибы) нуждаются для хорошего развития в наличии более толстых капилляров, чем более мелкие микроорганизмы (бактерии). В тонких капиллярах и пленках клетки мельчают. Возможно, одной из причин мелких размеров почвенных микроорганизмов по сравнению с водными формами и с формами, развивающимися на питательных лабораторных средах, является их развитие в тонких капиллярах и пленках. Иногда клетки принимают форму капилляра, в котором они развиваются. В тонких капиллярах клетки лизируются, что было хорошо изучено для клеток, заключенных в полиакриламидный гель (ПААГ). В настоящее время трудно однозначно решить вопрос о причинах плохого развития микроорганизмов в тонких пленках и капиллярах. Вероятно, основную роль играет специфика диффузии веществ. Для проявления активности микробов в очень тонких пленках и капиллярах первостепенное влияние оказывает изменение активности воды. Однако для более толстых пленок и капилляров наибольшее значение имеет скорость подтока к клеткам питательных веществ и оттока вредных метаболитов.

Гравитационная вода — это та часть воды, которая свободно передвигается в почве под действием силы тяжести. Это временная

форма воды в почве, которая появляется после дождя или полива, но быстро исчезает и имеет большее значение для транспорта веществ, чем для развития микроорганизмов. Установлено, что бурное развитие микроорганизмов в почве после выпадения дождя связано не только с появлением доступной влаги, но и с тем, что вода несет растворимые органические вещества.

Следует четко дифференцировать: 1) выживаемость в условиях низкой активности воды, 2) специфику метаболизма в этих условиях.

Среда обитания микроорганизмов, как уже отмечалось, может быть прерывистой в пространстве и во времени. В этом отношении, очевидно, во всех почвах, за исключением неоттаивающих постоянно мерзлотных, имеются хотя бы кратковременные периоды с обильным увлажнением, и микробы даже в пустыне могут после дождя развиваться в условиях высокой активности воды. Такие периоды в ряде засушливых зон бывают очень редко, и большую часть времени микроорганизмы находятся в условиях низкой влажности. При этом они находятся в состоянии анабиоза или замедленного метаболизма. К почвам с постоянно низкой активностью воды относятся солончаки, где могут развиваться только галофилы.

Активность воды в системе (почве) зависит от наличия ряда веществ, в том числе и растворимых солей. В солевых растворах активность воды (потенциал влаги) резко падает. В связи с этим следует отметить, что понятия ксерофилии и осмофилии по существу имеют один и тот же смысл. В солевых растворах микробы развиваются как бы в условиях засухи, так как получить воду для клетки становится трудно. В солевых растворах на развитие микроорганизмов влияют два фактора: 1) низкая активность воды, 2) токсичность высоких концентраций определенных катионов и анионов для клетки. Поэтому развитие микроорганизмов в солевых растворах даже при одинаковой активности воды будет зависеть от природы соли.

На земле существует много разнообразных засоленных почв — солончаков. Разные типы солончаков могут содержать очень высокие концентрации сульфатов, хлоридов, нитратов и карбонатов. В некоторых солончаках должны развиваться только экстремально галофильные микроорганизмы, которые имеют особое строение и относятся к архебактериям. Однако систематического изучения галофилов из засоленных почв до настоящего времени не проводилось, хотя солончаки, по крайней мере теоретически, представляются более благодатным объектом для выделения

этих форм по сравнению с засоленными природными водами, из которых они обычно выделяются.

Штаммы одного вида гриба, выделенные из почв гумидной и аридной зон, отличаются по способности развиваться при низкой активности воды.

Необходимо кратко рассмотреть вопрос об устойчивости почвенных микроорганизмов к высушиванию. Устойчивость к высушиванию не связана непосредственно со способностью развиваться при низкой влажности.

В природе есть почвы, которые никогда не подвергаются полному высыханию (почвы под лесами, болотами, почвы тундры), хотя активность воды в них зимой в период промерзания низкая. Есть почвы, которые подвергаются длительному и сильному иссушению (почвы пустыни и полупустыни). Распахиваемые почвы подвергаются сильному иссушению по крайней мере с поверхности — это новое антропогенное воздействие для этих почв, которому они раньше не подвергались.

Известно, что после высушивания почвенных образцов до воздушно-сухого состояния определяемое в них количество бактерий уменьшается в 5–10 раз. Резко уменьшается и количество актиномицетов и грибов, но обычно не так, как бактерий. В высушенных образцах почв меняется качественный состав микроорганизмов. Считается, что некоторые микроорганизмы, например некоторые неспороносные палочки, полностью погибают. Однако последнее утверждение нельзя считать доказанным. Установлено, что их количество резко снижается и их не удается учесть, но в большинстве случаев, если провести «оживление почвы», т.е. почву увлажнить и инкубировать в течение некоторого времени, то исчезнувшие формы можно обнаружить, особенно, если выбрать благоприятную для их выделения стадию микробной сукцессии в почве.

Процент гибели микроорганизмов в высушенных образцах оказывается не таким высоким, как считалось ранее. Большая часть клеток при высушивании прочно адгезируется на почвенных частицах, в почве образуются новые агрегаты, и клетки просто перестают учитываться обычными методами посева. Однако применение ультразвуковой или другой предварительной обработки почвы перед проведением микробиологического анализа, направленной на дезагрегацию почвы и десорбцию микроорганизмов, позволяет найти часть этих исчезнувших клеток (иногда до 90%), которые считались погибшими. Фактическая гибель даже

в количественном отношении, не говоря о качественном составе, оказывается не такой большой, как это ранее предполагалось. При хранении воздушно-сухих образцов на протяжении первых двух недель происходит значительное сокращение определяемого методом посева количества микроорганизмов, а затем оно замедляется. Первоначальное падение больше связано с адсорбцией клеток, чем с их действительной гибелью. Существует много данных, подтверждающих, что воздушно-сухая почва является очень хорошей средой для хранения внесенных культур микроорганизмов и тем более для собственно почвенных.

Причины хорошего сохранения микроорганизмов в воздушно-сухой почве не совсем ясны, однако можно привести следующие гипотезы. В почве микроорганизмы попадают в многочисленные микрозоны, и хотя бы часть из них оказывается благоприятной для сохранения микробов. В почве поддерживается сравнительно постоянный уровень относительной влажности (активности воды), что также может благоприятствовать сохранению микроорганизмов. Известно, что их выживанию, правда, обычно в меньшей степени, чем почва, способствует ряд адсорбентов (глины, уголь, мел и др.). Предполагается, что собственно адсорбция клеток на твердой поверхности, обволакивание клеток мелкими органоминеральными частицами, заключение их в тонкие капилляры и попадание в закрытые пространства, где затруднен обмен с окружающей средой, будут способствовать выживанию клеток.

В условия засухи микроорганизмы попадают и зимой при отрицательных температурах. При зимней засухе отрицательное действие на клетки может оказывать не только недостаток воды, но еще и тот фактор, что образующиеся кристаллики льда могут механически разрушать клетки. Однако при морозе создаются отчасти и более благоприятные условия для выживания, так как при низких температурах крайне замедленны все биохимические процессы. Поразительна длительность сохранения бактерий в замерзших почвах (Арктика, Антарктика). При высевах из постоянно мерзлых почв (зона вечной мерзлоты) обнаружилось, что на 1 г погребенной почвы, пролежавшей при температуре –10–30 °С в течение 1–10 млн лет, обнаруживается 100 тыс. клеток живых бактерий. Если учесть, что в современных тундровых почвах содержится 1 млн клеток бактерий на 1 г, также обнаруживаемых методом посева, то можно допустить, что за 1–10 млн лет число жизнеспособных клеток уменьшилось всего в 10 раз и клетки в погребенных почвах могут сохраняться еще очень долго.

Эукариотные микроорганизмы (грибы, дрожжи, водоросли) также были обнаружены в слоях этого возраста. Можно с уверенностью утверждать, что это эндогенная микрофлора, а не случайное загрязнение, так как обнаруживаются целые сообщества, а случайное загрязнение могло быть вызвано одним–тремя видами. Обнаружение высокой заселенности микроорганизмами вечномерзлых пород дает веские основания для астробиологической концепции поиска жизни на планетах криогенного типа, в первую очередь на Марсе и его спутниках. Методологический опыт микробиологических и биохимических (ДНК и активные ферменты сохраняются еще лучше, чем микроорганизмы) исследований земной мерзлоты необходим для решения такого рода задач, а они уже начаты с запуском космических кораблей на Марс.

Однако степень увлажнения почвы влияет на развитие микроорганизмов не только в связи со степенью доступности воды, но и в связи с тем, что количество воды во многом определяет газовый режим почв и отдельных микрозон. Диапазон для максимального роста почвенных аэробных микроорганизмов очень узок и, с одной стороны, лимитируется активностью воды, а с другой — недостатком кислорода.

Касаясь способов выражения доступности воды для микроорганизмов, нужно отметить, что в противоположность принятому в микробиологии показателю активности воды лучше пользоваться показателем потенциала влаги, как это делают физиологи растений, так как изменения этой величины измеряются целыми числами, а не дробями, и более наглядны.

РАЗВИТИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПЛЕНКАХ И КАПИЛЛЯРАХ

В почве микроорганизмы обычно развиваются в водных пленках и капиллярах разной толщины. Ясно, что здесь создаются специфические условия, которые влияют на развитие микроорганизмов. Однако развитие микробов, особенно в тонких пленках и капиллярах, изучено в настоящее время явно недостаточно.

Предложена следующая классификация пленок и капилляров по толщине:

Пленки (мкм)	Капилляры (мкм)
очень тонкие, меньше 0,1	очень тонкие, меньше 1
тонкие, 0,1–1	тонкие, 1–10
средние, 1–10	средние, 10–100
толстые, больше 10	толстые, больше 100

Капилляры и пленки могут быть проточными и непроточными, располагаться внутри почвенных агрегатов или на их поверхности.

Развитие микроорганизмов в почвах, илах, грунтах обычно происходит не в большом объеме жидкости, что часто происходит при искусственном культивировании микроорганизмов или при их развитии в естественных водах, а в капиллярах, заполненных водным раствором, или в тонких пленках. Поры в разных почвах по размеру распределяются следующим образом: больше 70 мкм от 10 до 35%, 70–5 мкм от 6 до 20%, меньше 5 мкм от 15 до 55%, т.е. в почвах может встречаться большое количество крупных, средних и мелких пор. Необходимо иметь твердое представление об условиях развития микроорганизмов в различных по толщине и другим свойствам капиллярах и пленках. Толстые капилляры часто бывают заполнены воздухом и только на поверхности их стенок находится пленочная вода.

Капилляры могут быть двух родов. К капиллярам первого рода относятся такие, стенки которых непроницаемы для молекул и ионов, и заключенные в них клетки бактерий находятся в условиях сильной изоляции от внешней среды. Ко второму роду относятся капилляры с пористыми стенками, которые могут пропускать молекулы и ионы и, таким образом, обеспечивающие подток к заключенным в них клеткам субстратов и отток продуктов метаболизма. К капиллярам такого рода следует отнести капилляры около корней или внутри корней растений, капилляры в органических гелях в том числе и капсулы микробов. Развитие микроорганизмов в капиллярах этого рода также специфично.

Большая работа проведена в связи с использованием капиллярных методов Б.В. Перфильева, однако, обычно использовали очень толстые капилляры (600×200 мкм).

В опытах с микробусами диаметром 50, 150 и 350 мкм установлено, что толщина пленок и капилляров имеет большое значение для проявления жизнедеятельности микроорганизмов. Тонкие пленки задерживали развитие бактерий из-за низкой скорости подтока субстрата (глюкозы). Активность бактерий была больше на мелких микробусах, а грибов — на крупных.

В стеклянных капиллярах при уменьшении диаметра от 500 до 5 мкм скорость размножения бактерий уменьшается в десятки раз, а в капиллярах 1–2 мкм вообще прекращается. Это относится и к аэробным и к анаэробным микроорганизмам. Таким образом капиллярно-пористое строение почвы должно сильно замедлять развитие микроорганизмов. Причина этого явления в скорости диффузии питательных веществ и микробных метабо-

литов. В густой сети из молекул полимеров клетки не могут размножаться из-за стерических препятствий. Во многом это явление приводит к сохранению в почве органического вещества, несмотря на наличие большого запаса микроорганизмов. Разобщенность в пространстве клеток, гидролитических ферментов и субстратов также препятствует росту клеток и приводит к сохранению в почве органических веществ. При развитии в тонких капиллярах происходит уменьшение размеров клеток, что наблюдается и в природной обстановке в почве. Одна из причин более мелких размеров клеток в почве по сравнению с лабораторными питательными средами заключается в том, что клетки развиваются в почве в капиллярах и пленках. Малая величина может быть следствием малой скорости роста. Нахождение в тонких капиллярах может быть одной из причин анабиотического состояния части почвенных микроорганизмов.

Газовая фаза почвы

Почва почти всегда содержит большое количество пор (10–60% объема), частично заполненных водой и газами. Состав почвенных газов, с одной стороны, определяется скоростью биохимических процессов, происходящих в почве, с другой — поступлением газов из атмосферы.

Абиотические процессы газовыделения и связывания газов на фоне перечисленных играют весьма скромную роль. Оценивая роль газов в почве, академик В.И. Вернадский (1926) писал: «Почва, взятая без газов, не есть почва. Роль почвы в истории земной коры отнюдь не соответствует тонкому слою, какой она образует на ее поверхности. Но она вполне отвечает той огромной активной энергии, которая собрана в ее живом веществе и которая способна к переносу благодаря проникающим в почву газам. Говоря о значении биохимических процессов в почвах и о значении почвы в области биосферы, мы, другими словами, скрыто указываем на первенствующую роль газов в почвенных процессах и на значение этих газов в газовом обмене земной коры».

Раскрытие роли почвенных газов шло главным образом по пути выяснения интенсивности и значения поглощения почвой кислорода и выделения углекислого газа. Другие газы изучались мало. Установлено, что эти процессы идут в огромных масштабах: потребление кислорода за 1 ч составляет 1000–4000 л/га; примерно в таких же масштабах выделяется и углекислый газ. Рассчитано, что запасов кислорода в почве в связи с интенсивностью

его потребления почвенными микроорганизмами и корнями растений хватило бы всего на 12–48 ч, в некоторых почвах — на 100 ч, если бы его запас не пополнялся из атмосферы. Газообмен между воздухом и почвой идет весьма интенсивно. Обычно в пахотном горизонте за каждый час происходит почти полное обновление воздуха. Построенная модель газообмена в системе почва–атмосфера позволила определить, что главную роль в газообмене играет диффузия и подчиненную, но для некоторых условий весьма существенную, — конвекция. Последняя в большой степени связана с разностью температуры почвы и воздуха, изменениями барометрического давления, влиянием ветра, выпадением осадков и изменением уровня грунтовой воды и верховодки. Одно время большое значение придавали так называемому «дыханию почвы» по Дояренко. Из-за разновременных суточных изменений температуры почвы и воздуха почва в определенное время засасывает атмосферный воздух, а в другое — как бы выдыхает газы. С помощью прямых опытов и расчетов показано, что простая диффузия имеет большее значение в газообмене, а описанное явление — лишь подчиненное. Скорость газообмена резко уменьшается при сильном увлажнении почвы. При переходе от слабоувлажненной до водонасыщенной почвы она уменьшается в миллион раз. Но даже на больших глубинах содержится некоторое количество газообразного и растворенного кислорода, и восстановительные условия наблюдаются только в некоторых локусах.

Почвенные микроорганизмы и корни растений резко изменяют газовую фазу почвы. По газовому составу почвенный воздух в десятки и сотни раз отличается от атмосферного воздуха, причем такие различия наблюдаются несмотря на то, что, как отмечалось, почвенный и атмосферный воздух быстро обмениваются. Даже этот быстрый обмен не приводит к выравниванию содержания газов в атмосфере и почве, т.е. продукция и потребление газов в почве идут очень быстро. Градиент концентраций между почвой и атмосферой поддерживается благодаря интенсивной деятельности почвенной биоты. Почва выступает как мощный регулятор газового состава атмосферы.

Почвенный воздух содержит в 10–100 раз больше углекислоты и во много раз меньше кислорода, чем атмосферный воздух. Содержание азота несущественно отличается от атмосферного. Кроме того, почвенный воздух всегда содержит пары воды и ряд микрогазов, а также летучие органические вещества, которые в каждый данный момент, хотя и содержатся в небольших количествах, но из-за быстрого круговорота, а также сильного физиоло-

гического действия могут иметь большое значение в балансе веществ в экосистеме.

При изучении газового обмена почв опыты обычно ставят по принципу «черного ящика», когда измеряется только газообмен между почвой и атмосферой и не определяется истинная интенсивность процессов, происходящих в самой почве. Например, в почве происходит образование метана и его частичное потребление. Интенсивность процесса учитывается только по выделению метана, т.е. по разности между его образованием и потреблением, или, другими словами, по превышению процесса газообразования над потреблением. Такие определения не могут дать представления об истинных масштабах процесса образования метана и его потребления. Почвенные микроорганизмы, как правило, способны проводить прямо противоположные процессы: образование CO_2 и его поглощение, связывание атмосферного азота в процессе азотфиксации и его выделение в процессе денитрификации, образование водорода или недоокисленных газообразных соединений азота и их использование. Принцип рассмотрения почвы как «черного ящика» пригоден для оценки роли почвы в изменении состава атмосферы, и для некоторых исследований такой подход вполне достаточен, но он не может дать представления об интенсивности процессов в почве. Истинная интенсивность процессов в почве может быть во много раз больше, чем кажется, если о ней судить только по выделению или поглощению газов почвой.

Большинство работ, выполненных по изучению роли микроорганизмов в газовом обмене в почве (микрогазы, органические летучие вещества), посвящено изучению чистых культур и их способности осуществлять газовые превращения, а также отчасти учету их численности в почвах. Эти работы дают представление только о качественной характеристике процессов (табл. 5, 6, 7).

Определение интенсивности процессов газообразования и потребления газов в почве проводится двумя принципиально разными способами: 1) в природе — актуальная, естественная, природная активность, 2) в модельных опытах (чаще всего в почвенных образцах), в которых создаются оптимальные условия для протекания данного процесса (потенциальная активность). Часто при таких условиях процессы проходят в десятки, сотни и тысячи раз интенсивнее, чем в естественной среде.

Модельные опыты, хотя и позволяют выявить потенциальные возможности почвы и до некоторой степени пригодны для полуколичественной оценки содержащихся в почве микроорганизмов,

Таблица 5

Примеры летучих органических веществ, образуемых микроорганизмами и их влияние на другие микроорганизмы
(*по Stotzky, Schenck*)

Продуцент	Летучее органическое вещество	Испытуемый организм	Характер воздействия	Примечания
Fusarium oxysporum, Rhizopus stolonifer	альдегиды, спирты, органические кислоты, эфиры	*Fusarium oxysporum, Rhizopus stolonifer, Cunninghamella elegans*	подавляют прорастание спор	активным веществом, по-видимому, был ацетальдегид
Trichoderma sp.	ацетальдегид, этанол, ацетон, этилен	различные грибы и бактерии	подавляют рост грибов, не оказывают влияния на бактерии	активными веществами, по-видимому, были ацетальдегид, этанол, CO_2
Phomes scutellatus, Marasmius oreacles, Pholiota aurea, Clitocybe geotropa	цианистый водород	различные грибы и бактерии	подавляют рост и спорообразование у некоторых грибов, обычно не влияют на бактерии	различно
Aureobasidium pullulans	этанол	*Armillaria mellea*	стимулирует образование ризоформ	
Agrobacterium radiobacter, A. rhizogenes, Bacillus cereus, Enterobacter aerogenes, Escherichia coli, Micrococcus luteus, Nocardia corallina, Proteus vulgaris, Serratia marcescens	неидентифицированные	*Fusarium oxysporum, F. conglutinans, Gelasinospora cerealis, Penicillium viridicatum, Trichoderma viride, Zygorhynchus vuilleminii*	подавляют рост и спорообразование, изменения в морфологии колоний и гиф	действие изменяется в зависимости от продуцента и тест-культуры; наблюдается как стимулирование, так и подавление; характер действия зависит от концентрации

участвующих в процессах газообмена, но совершенно непригодны для определения реальной интенсивности процессов газообмена, осуществляющихся в почве в естественных условиях.

Изучение газообмена в почвах затрудняется их микрозональным строением. Любая почва содержит множество микрозон с различным составом газов, в которых развитие микроорганизмов

Таблица 6

Примеры летучих органических веществ, образуемых микроорганизмами в анаэробных условиях

Продуцент	Летучие органические вещества
Clostridium sp.	муравьиная, уксусная, пропионовая, капроновая, изокапроновая, валериановая, изовалериановая, акриловая, кротоновая кислоты, 2,3-бутандиол, метанол, этанол, изобутанол, изопентанол, ацетоин, диметилсульфид
Смешанные бактериальные культуры, различные чистые культуры бактерий	муравьиная, уксусная, пропионовая масляная, валериановая, изовалериановая, капроновая, молочная, янтарная кислоты, уксусный альдегид, ацетоин, этилацетат, диацетил, этанол, 2,3-бутандиол и еще ряд неидентифицированных веществ
Почва в анаэробных условиях	метан, этан, этилен, пропилен, бутан, изобутан, пропан, бутен, ацетальдегид, ацетон, метилкетон, метилпропилкетон, диацетил, этанол, н- и изопропанол, н- и изобутанол, уксусная кислота, метилмеркаптан, диметилсульфид, диметилдисульфид

Таблица 7

Примеры неорганических веществ, превращаемых микроорганизмами в летучие органические вещества

Неорганическое вещество	Органический продукт	Микробы, осуществляющие превращение	Источник микроорганизмов
Ртуть	монометилированная и диметилированная ртуть	различные бактерии и грибы	почвы, осадки, сточные воды, чистые культуры, образуются в анаэробных условиях
Теллур	диметилтеллурит		сточные воды, чистые культуры
Селен	диметилселенит		почвы, сточные воды, чистые культуры
Мышьяк	диметилированный и триметилированный мышьяк		чистые культуры
Хлор	метилхлорид		чистые культуры
Бром	метилбромид		чистые культуры

идет в специфических условиях. Положение о быстром газообмене между атмосферным и почвенным воздухом может быть принято только в общей форме и не может быть распространено на все почвенные микрозоны.

Как известно, внутри почвенных агрегатов диаметром 2000–5000 мкм (агрономически ценная структура), содержится защемленный воздух, который с большим трудом подвергается обменным процессам. Это и дает возможность для развития в близком соседстве аэробных и анаэробных, метанобразующих и метанис-пользующих микроорганизмов и т.д. Даже небольшое количество влаги в почве затрудняет газообмен из внутриагрегатных пор, а большое — из межагрегатных. Необходимо тщательное изучение газообмена в этих микрозонах. Почти единственным путем для этого является имитирование микрозон в макромасштабах. Обычно берется образец почвы, в него вносится избыточное количество субстрата, почва увлажняется и помещается в термостат при температуре, оптимальной для протекания процесса. Таким способом изучают действие летучих органических веществ — фунгистазис и бактериостазис почв. Следует еще раз подчеркнуть, что в таких случаях воспроизводится не естественное состояние почвенной массы, а только условия в определенных почвенных зонах в макромасштабе, т.е. зона определенного типа начинает доминировать. Естественная почва не представляет собой единую среду обитания, а состоит из множества различных микрозон, где микробы развиваются относительно изолированно по принципу комплекса. В модельных опытах при избытке органического вещества комплекс почвенных микроорганизмов начинает действовать как единое целое. Микробная система переходит из одной категории в другую: от микрозонального типа, характерного для почвы, к макрозональному, например, при внесении во весь объем почвы глюкозы. Часто данные, полученные в искусственных условиях, переносят на всю почву в целом, в то время как более обоснованно их можно было бы переносить на отдельные микрозоны.

Почва должна рассматриваться как множество микро- и мезосред обитания микроорганизмов с различными условиями в отдельных микрозонах, в том числе и в отношении их газового режима. Микрозональность в почве позволяет одновременно развиваться аэробам и анаэробам. В разных микрозонах часто идут прямо противоположные процессы газового обмена, и связь микрозон между собой, по-видимому, в первую очередь осуществляется через газовую фазу, наиболее подвижную по сравнению с другими фазами почвы и самими микроорганизмами.

Почвенный воздух всегда содержит некоторое количество парообразной воды. Она имеет большое значение в перераспределении воды по микрозонам и в выравнивании потенциала влаги во всей почвенной массе. Большую часть времени почвенный воздух в ряде зон близок к насыщению водяными парами. Снабжение почвенных микроорганизмов газообразной водой имеет существенное значение для их развития, особенно в засушливых районах. Нужно отметить, что большинство почвенных микробов способно активно расти и развиваться в почве с относительной влажностью менее 100%. При этих условиях транспорт парообразной воды может обеспечивать ее поступление в клетки.

Почвенный воздух содержит в десятки и сотни раз больше углекислого газа и часто во столько же раз меньше кислорода, чем атмосферный. Однако культивирование почвенных микроорганизмов обычно проводится в атмосферном воздухе термостатов, и специфика этого экологического фактора не учитывается. Большое внимание уделялось созданию низкого окислительно-восстановительного потенциала, удалению кислорода при культивировании анаэробов и меньшее — созданию повышенного содержания CO_2, которое оказывает существенное влияние на развитие и морфологию почвенных микроорганизмов.

После инкубации почвы при повышенном содержании CO_2 обнаруживаются микробы, более устойчивые к нему, причем более вероятна селекция микроорганизмов, нежели их адаптация. Если посев из почвы культивировать при повышенной концентрации углекислоты, на чашках развивается больше микроорганизмов. Имеются данные, что изменяется и качественный состав выделяемых микроорганизмов. Высказывается мнение, что преобладание в почве грибов родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Trichoderma* обусловлено их адаптацией к газовому режиму почвы и способностью давать в таких условиях обильное спорообразование. Штаммы грибов из нижних почвенных горизонтов более устойчивы к повышенным концентрациям CO_2 и низким концентрациям O_2, чем аэробные бактерии и актиномицеты.

Под действием повышенной концентрации углекислого газа изменяется морфология микроорганизмов. Высокая концентрация углекислоты иногда приводит к дрожжеподобному росту грибов, что показано, например, для *Mucor rouxii*, *Fusarium* sp. При пониженном содержании O_2 и повышенном CO_2 некоторые бактерии начинают формировать фимбрии.

Предполагается, что различие в морфологии почвенных и лабораторных форм микроорганизмов до некоторой степени связано со

спецификой состава почвенного воздуха. Морфологические изменения микроорганизмов могут вызываться аммиаком и рядом летучих органических соединений.

Газы и летучие органические соединения только частично поступают в почву извне и в основном образуются в самой почве, причем их источником могут быть микроорганизмы, растения и животные. Наибольшее разнообразие газообразных веществ в почве образуют микроорганизмы: углекислый газ, окислы азота, азот, аммиак, сероводород, водород, метан, этан, бутан, пропан, этилен, пропилен, бутен и еще ряд газообразных углеводородов. Они проводят превращения соединений металлов. Микробы проводят процессы как образования, так и разрушения органических соединений ртути. Почвенные микроорганизмы вызывают процесс метилирования и переводят малотоксичную металлическую ртуть в монометилированную и диметилированную ртуть CH_3Hg^+, $(CH_3)_2Hg$, которые отличаются высокой токсичностью (см. табл. 7). Образуются также диметилсульфид $(CH_3)_2S$, метилмеркаптан CH_3SH, этилмеркаптан C_2H_5SH и др.

Все газы, которые микроорганизмы способны образовывать, они могут и изменять. Благодаря соседству и многократному повторению аэробных и анаэробных микрозон, достаточно плотному расположению микроорганизмов внутри и на поверхности почвенных агрегатов, а также сложности системы пор в почве, по которым движутся газы, почва представляет собой весьма совершенную ловушку для газов (исключение составляют макрогазы, например CO_2, пары воды, которых очень много и которые интенсивно не используются микроорганизмами). Можно предположить, что только небольшой части микрогазов и летучих органических веществ удается вырваться наружу в атмосферу. Поверхность пор капилляров и агрегатов заселена микроорганизмами, которые могут весьма совершенно перехватывать диффундирующие, особенно энергонесущие газы.

Потеря газов, несущих запас энергии, невыгодна для экосистемы, и обычно такие газы должны использоваться в ней полностью или почти полностью. Например, метан во многих случаях выделяется в таких малых концентрациях, при которых он уже не может улавливаться микроорганизмами и обеспечивать их жизнедеятельность.

Судить о продукции микрогазов в почве (H_2, CO, CH_4, H_2S) по их выделению из почвы нельзя. В некоторых случаях из почвы выходят микрогазы, причем в значительных количествах, например при переувлажнении, когда аэробная зона перестает

соседствовать с анаэробной. Они могут уходить в верхние слои атмосферы, но могут поглощаться другими почвами (другими биогеоценозами). Предстоит выяснить масштабы этих процессов и установить, можно ли этот обмен считать правилом или исключением. Вероятно, в ряде случаев изменение интенсивности выделения микрогазов почвой может в первую очередь сигнализировать о нарушении нормальной микробиологической деятельности в биогеоценозе, например, при загрязнении почв. В условиях сильного антропогенного воздействия почвенные микроорганизмы не могут справиться с газовой нагрузкой на почву или справляются с ней, но в ущерб газовому равновесию в биосфере. Например, количество окиси серы промышленного происхождения в атмосфере достигло больших концентраций, особенно вблизи заводов. В глобальном масштабе половина серы атмосферы антропогенного происхождения. Из-за ее наличия дождевая вода, выпадающая в ряде промышленных районов, имеет pH 4. Это приводит к подкислению почвенного раствора, причем почвенные микроорганизмы не в состоянии восстановить гомеостатическое состояние в почве по pH и по содержанию серы. Естественный микробный механизм, который должен восстановить равновесие в системе, не срабатывает, величина воздействующего фактора превышает запас прочности (буферности) комплекса почвенных микроорганизмов. Во многих случаях происходят подкисление почвы и вынос кальция. Сказанное в большей степени относится к естественным экосистемам, например лесным почвам. В окультуренных почвах такие антропогенные факторы, как физиологически кислые удобрения, известь или аммиак оказывают гораздо большее влияние на свойства почвы, чем кислые атмосферные осадки. Окись серы — один из самых токсичных газов для почвенной биоты, хотя сульфатредуцирующие бактерии всегда содержатся в почве и, казалось, могли бы превращать серную кислоту в сероводород, который, как установлено, в почвах сразу же связывается с металлами, превращается в сульфиды и обезвреживается. Однако этого не происходит, вероятно, из-за недостаточно восстановительных условий, имеющихся в почве.

В противоположность этому закись углерода, которая в последнее время стала поступать в почвы в гораздо больших масштабах по сравнению с естественной природой, видимо, полностью используется почвенными микроорганизмами (бактериями, грибами). Буферная емкость комплекса почвенных микроорганизмов в этом отношении оказывается очень большой.

Примером нарушения газового равновесия в биосфере может быть выделение недоокисленных соединений азота в процессах жизнедеятельности нитрификаторов, денитрификаторов и метанокисляющих бактерий при внесении высоких доз азотных удобрений. При попадании больших количеств азотных соединений почвенные микроорганизмы реагируют на нарушение гомеостаза и начинают выбрасывать азот из почвы в атмосферу и грунтовые воды (денитрификация, нитрификация). Равновесие в почве восстанавливается, но ценой нарушения баланса в атмосфере и грунтовых водах. Отсюда ясно виден вред большого количества связанного азота в биосфере. Лимитирование развития организмов азотом менее вредно для биосферы, чем его избыток. В этой связи становится понятной экологическая целесообразность потери способности к азотфиксации при переходе от прокариот к эукариотам. Если бы все эукариоты фиксировали азот, в биосфере создался бы избыток этих токсичных в больших дозах продуктов. Человек, изготовляя большое количество азотных удобрений, нарушает равновесие в экосистемах и в биосфере в целом.

Особо следует остановиться на летучих и газообразных веществах, образуемых растениями и их корневой системой. Это различные вещества, оказывающие большое влияние на жизнь почвы и почвенных микроорганизмов. Насколько велико их действие, трудно сказать, так как процессы выделения этих веществ изучены только в искусственных условиях и очень мало известно о масштабах этих процессов в природе. Органические летучие вещества прорастающих семян и проростков могут служить источником углерода для микроорганизмов (бактерии, актиномицеты, грибы, дрожжи). Короткоцепочечные летучие органические вещества относительно простой структуры, выделяемые растениями в изолированное пространство, используются микробами филлосферы и ризопланы как источник углерода.

Однако в большинстве работ органические летучие вещества рассматриваются не как источники углерода, а как стимуляторы или ингибиторы. Особенно много работ такого рода выполнено с фитопатогенными грибами. В качестве примера можно привести некоторые из них. Многие летучие органические вещества растений влияют на прорастание спор грибов, а также участвуют в аттракции и инфекционном процессе (фитопатогенные и микоризные грибы). Большая роль отводится терпенам и ряду других газообразных (этилен) и летучих веществ (альдегиды). Установлено, что прорастание спор *Penicillium digetatum* подавляется

различными альдегидами (C_5–C_9), которые являются летучими органическими веществами цитрусовых.

Гексеналь из листьев гинкго играет важную роль в устойчивости этого растения к грибам, этот альдегид токсичен для грибов. Ингибирующее действие могут оказывать серосодержащие летучие вещества из растений (метилизотиоцианат, аллилизотиоцианат, бутилизотиоцианат, метилмеркаптан, диметилсульфид). Некоторые гликозиды могут разлагаться с образованием цианистого водорода. Можно привести множество примеров такого рода, так как выполнены сотни работ по изучению газообразных и летучих веществ растений. Однако все опыты были смоделированы, и поэтому количество и концентрация этих веществ в природных условиях остаются неизвестными. В связи с этим неясно, какую экологическую роль они играют. Между тем вопрос о роли газов и летучих органических веществ микробного и растительного происхождения в регулировании жизни в почве является одним из центральных в экологии почвенных микроорганизмов.

Газообразные вещества являются первым претендентом на роль переносчиков информации в экосистеме (средовых гормонов), так как они могут передавать информацию наиболее быстро из-за быстрой диффузии газов.

Исходя из представления о «жесткой» организованности микробоценоза в почве и о наличии в ней всеобщего единого регулятора Смит приписал общую регулирующую роль этилену. Однако эта концепция основывалась на лабораторных опытах, в которых условия микрозоны воспроизводились в макромасштабах, и этилен вряд ли может играть существенную и универсальную роль во всей массе почвы. К такому заключению приводят следующие факты.

1. Почва имеет микрозональное строение, и в каждой микрозоне процессы идут относительно независимо и разновременно. Трудно предположить, что есть моменты, когда вся почвенная масса насыщается этиленом.

2. В естественной почве этилен почти никогда не обнаруживается. По крайней мере исследователи, определяющие азотфиксацию ацетиленовым методом, всегда проводят контрольные определения на наличие в почве этилена, но обычно этилена нет, если почва естественная и не обогащалась органическими веществами, а также не подвергалась другим сильным воздействиям.

3. Этилен, если он выделяется, используется многочисленными почвенными микроорганизмами, способными осуществлять этот процесс, и поэтому не может накапливаться. Имеются данные, что этилен не используется в анаэробных условиях.

До сих пор неясен вопрос о фунгистазисе и бактериостазисе (микробостазисе) в почвах, т.е. отсутствии роста при казалось бы благоприятных условиях. В некоторых работах предполагается, что это явление может быть обусловлено накоплением летучих органических веществ. В модельных опытах установлено, что летучие органические вещества могут задерживать прорастание спор грибов и рост некоторых почвенных бактерий. Однако насыщение всей массы почвы этими веществами в природных условиях представляется весьма проблематичным. Скорее всего в природе микробостазис в первую очередь объясняется недостатком необходимых питательных веществ. Добавление питательных, в том числе и летучих органических веществ, может приводить к снятию микробостазиса. Существенным фактором фунгистазиса в природных условиях может быть недостаток кислорода в определенных микрозонах. Интересная гипотеза о том, что микробостазис вызывается катаболитной репрессией, была высказана В.С. Гузевым. Явление катаболитной репрессии в широком понимании этого термина состоит в том, что продукт ферментативной реакции задерживает синтез и подавляет активность фермента. Например, добавление глюкозы подавляет разложение крахмала амилазами. Это явление четко проявляется на почвах разных типов. Очевидно, по типу катаболитной репрессии помимо глюкозы могут действовать и другие вещества. Нельзя не согласиться с теми авторами, которые утверждают, что микробостазис может вызываться рядом причин. В одном случае, например, фунгистазис был связан просто с накоплением аммония.

Действие летучих органических веществ в почве может проявляться скорее всего локально. Поскольку эффект этих веществ зависит от концентрации (стимуляция, нейтрализм, подавление), очень трудно определить экологическую роль этих веществ, хотя, как показано в многочисленных работах, эти вещества могут оказывать сильное действие на активность, динамику популяций и на экологию микроорганизмов в целом. Пока не известна интенсивность процессов образования определенных веществ в естественной почве, их значение будет неясным. Следует отметить, что современные методы (газовая хроматография и др.) дают принципиальную возможность для изучения интенсивности процессов образования макрогазов, микрогазов и органических летучих веществ. Изучение действия этих веществ проходило в несколько этапов: 1) установление подавляющего или стимулирующего действия веществ на чистых культурах без химической идентификации веществ, 2) химическая идентификация веществ и их

количественное определение в лабораторных условиях, 3) определение количества и качества летучих органических веществ в почвенных образцах в лабораторных условиях, 4) такие же определения, но в почвах в естественных условиях. Последний этап фактически еще не начинался, но его нужно пройти в ближайшее время.

КОНЦЕНТРАЦИЯ ИОНОВ ВОДОРОДА (pH)

Концентрация ионов водорода (pH), как известно, оказывает очень сильное влияние на жизнедеятельность микроорганизмов. Иногда микроорганизмы не развиваются только из-за того, что в среде создается неблагоприятное для их развития pH. Для каждого микроба устанавливаются оптимальные, минимальные и максимальные значения pH окружающей среды, в которых он может развиваться. Микроорганизмы схематично делят на три группы: ацидофилы, нейтрофилы и алкалофилы. При более подробном изучении оказывается, что каждый микроорганизм имеет свою характерную кривую зависимости роста от pH со своими кардинальными точками роста (минимум, оптимум и максимум pH) (табл. 8). Если брать различные показатели роста (наращивание биомассы, дыхание, образование вторичных метаболитов, спорообразование и др.), то получаются различающиеся кривые. Одни микроорганизмы могут расти в очень широком интервале pH, другие — в узком. Оптимумы для разных микроорганизмов не соответствуют трем значениям pH (ацидофилы, мезофилы, алкалофилы), а образуют сплошную линию переходов, поэтому выделение ацидофилов и алкалофилов имеет относительное значение.

Таблица 8

Кардинальные значения pH для роста некоторых почвенных микроорганизмов

Название микроорганизма	Минимум	Оптимум	Максимум
Acetobacter acidophilum	2,8	3,0	4,3
Thiobacillus thiooxidans	0,9	2,5	4,5
Metallogenium sp.	3,5	3,0	5,0
Phycomyces blaceslianus	2,0	3,0	7,0
Marasmius foetidu	2,0	3,0	7,0
Aspergillus spp., *Penicillium* spp., *Fusarium* spp.	3,0	6,0	11,0
Bacillus pasteurii	9,0	10,0	12,0
Natronobacterium pharaonis	8,0	9,0	12,0

Хотя на первый взгляд это может показаться странным для эколога, из каждой почвы вне зависимости от ее pH выделяются все группы микроорганизмов, резко различающиеся по их отношению к кислотности. Первоначально думали, что из кислых почв будут выделяться кислотолюбивые микробы, из щелочных — щелочелюбивые. В последнее время такая закономерность была обнаружена только для актиномицетов. Здесь речь не идет об экстремальных условиях. В этих условиях действительно pH среды и оптимум pH микроорганизмов приблизительно совпадают. Выделение из каждой почвы широкого спектра микроорганизмов обычно объясняют наличием в каждой почве различных микро- и мезозон, резко различающихся по кислотности. Следует отметить, что pH водной или солевой вытяжки из почвы дает возможность судить только об усредненном значении pH. Эта величина не характеризует условия существования на границе раздела фаз или в отдельных микрозонах. В зонах с интенсивным выделением CO_2, например на поверхности корней, будут создаваться зоны с более низкими значениями pH. При внесении извести в кислые почвы вокруг гранул удобрения будут создаваться особые микрозоны с нейтральной реакцией. В кислой почве вблизи разлагающегося белка может создаваться щелочная зона из-за накопления ионов аммония. В щелочных почвах в результате локального развития нитрификации могут возникать микрозоны с кислой реакцией среды. Микробы могут активно изменять pH в микрозонах в благоприятную для своего развития сторону (приспособительный метаболизм, по Работновой). Например, при использовании белков активное декарбоксилирование аминокислот приводит к накоплению щелочных аминов, а дезаминирование — к образованию органических кислот.

ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ УСЛОВИЯ

Окислительно-восстановительные условия играют решающую роль в развитии микроорганизмов в почве. Каждый микроб имеет оптимальные значения Eh для своего развития или для проведения тех или иных процессов. Причем в каждой почве содержатся различные группы микроорганизмов по отношению к окислительно-восстановительным условиям. Всегда встречаются и соседствуют аэробы и анаэробы. Отмечается такая общая закономерность: с увеличением числа аэробов возрастает и число

анаэробов, что обусловлено часто устанавливающимися между ними метабиотическими взаимодействиями, а также тем, что аэробы потребляют кислород и, таким образом, создают благоприятные условия для развития анаэробов. Специфика почвы как среды обитания состоит в том, что в ней аэробные и анаэробные микрозоны соседствуют и часто занимают небольшие объемы. Принято считать, что на поверхности почвенных агрегатов существуют аэробные условия, а внутри — анаэробные. Это возможно только при бурном развитии аэробов на поверхности и поглощении ими кислорода. В действительности же микроорганизмы в почве часто находятся в состоянии анабиоза и тогда кислород диффундирует и в центральную часть агрегата. Известно, что во всех почвах содержатся строгие анаэробы, например сульфатредукторы и метаногены, и, значит, анаэробные условия в определенные периоды времени существуют во всех почвах. Анаэробные зоны возникают в результате развития аэробных процессов, а не только из-за агрегированности почвы. Поэтому возникновение около корня микроаэрофильных или даже анаэробных условий более вероятно, чем в тех местах почвы, которые не содержат легкодоступного органического вещества. Микробы поверхности корня (ризопланы) осуществляют интенсивные процессы азотфиксации и денитрификации. Можно сделать заключение, что на поверхности корней растений, по крайней мере на некоторых участках, создаются восстановительные условия, необходимые для протекания этих процессов. Однако, если на поверхности корней возникают анаэробные зоны, то непонятно, как корни получают кислород для дыхания. В настоящее время установлено, что снабжение корней кислородом идет главным образом через почву, а не через ткани растений. Единственно возможным условием снабжения корня кислородом представляется микрозональность: одни участки корня интенсивно снабжаются кислородом, а другие находятся в условиях недостатка кислорода, выраженного в разной степени. Одни участки корня покрыты бактериями, а другие — свободны от них.

Господство в подстилке и верхних горизонтах почвы грибов свидетельствует о существовании достаточно аэробных условий в этих почвенных горизонтах. Напомним, что грибы являются аэробными организмами, правда, как показали последние исследования, некоторые из них являются факультативными анаэробами.

Микрозоны с различными окислительно-восстановительными условиями очень подвижны во времени. Анаэробные зоны

существуют сравнительно недолго. Отмечается следующая последовательность процессов в микрозоне, обогащенной органическим веществом. Сначала бурно развивается аэробный процесс и возникает недостаток кислорода. В глубину скопления органического вещества кислород не поступает, если сверху расположена пленка аэробов толщиной в несколько микрометров. В качестве источника кислорода начинают последовательно использоваться нитраты, сульфаты и, наконец, карбонаты, которые превращаются в метан. Затем жизнь замирает в связи с исчерпанием источников энергии для анаэробной жизни, и зона превращается в аэробную.

Известно, что в почвах могут возникать и длительно существовать обширные зоны, в которых господствуют восстановительные условия — глеевые горизонты. Обычно же даже нижние горизонты почвы содержат значительное количество кислорода. Часто насыщены кислородом и грунтовые воды. В естественных условиях в почве обычно одновременно существуют микрозоны со всей гаммой перехода условий от аэробных до строго анаэробных. Это относится даже к толще торфяников.

ТЕМПЕРАТУРА

Температура почв в разных природных зонах резко различается и колеблется от +30 до −30 °С. Температура почвы отличается от температуры воздуха. Обычно она ниже летом и выше зимой. Температурные колебания в почве по сравнению с воздухом сглажены (суточные и сезонные). Почвы в зонах с холодным и умеренным климатом в течение длительного времени, часто на протяжении почти всего года, находятся при очень низких температурах, во многих почвах температура вообще не поднимается выше 5–10 °С, т.е. все микробиологические процессы должны идти при температурах гораздо ниже тех, которые обычно используются при выращивании почвенных микроорганизмов в лабораторных условиях (20–28 °С). Поэтому для средних широт особое внимание следует уделять изучению специфики развития микроорганизмов при низких температурах, исследованию психрофильных и психротолерантных микроорганизмов.

В почвах теплых и холодных зон, как это ни странно, встречаются все температурные группы микроорганизмов: мезофилы, психрофилы и термофилы, которые резко различаются по кардинальным температурным точкам (табл. 9, рис. 103). Исключение составляют только экстремальные термофилы. В почвах всех

Таблица 9

Кардинальные температуры роста различных групп микроорганизмов

Группа микроорганизмов	Максимум	Оптимум	Минимум
Психрофилы	25	15	−10
Мезофилы	45	20–40	0–5
Термофилы	100–120	50–70	25

зон преобладают мезофилы, но всегда встречаются и умеренные термофилы и психрофилы. Среди последних преобладают психротолерантные, т.е. такие, которые могут расти и при 0 °С, но оптимум у них находится при 20–30 °С. Истинные психрофилы характерны для местообитаний с постоянными низкими температурами: пещеры, нижние слои воды в морях и озерах.

Трудно объяснимо наличие во всех почвах, хотя и небольшого, но существенного количества термофилов, причем не удается проследить четкой закономерности падения их количества при продвижении по природным зонам на север. Нижний предел их развития лежит при 25 °С, т.е. при температуре, которая во многих почвах вообще не достигается. Нужно отметить, что в противоположность pH и окислительно-восстановительным условиям в почве вряд ли возможно существование микрозон, резко отличающихся по температуре. Наблюдающееся саморазогревание вплоть до возгорания компостных куч обусловлено выделением тепла интенсивно развивающимися микробами при наличии большой массы органических веществ. Некоторые исследователи полагают, что в ризоплане возможно повышение температуры на 2–3 °С.

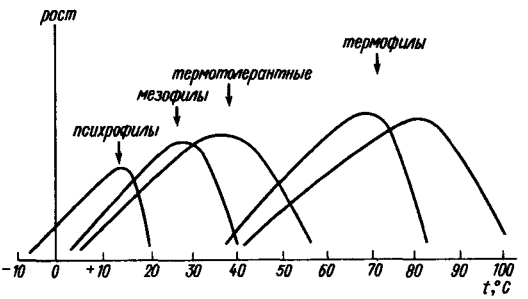


Рис. 103. Разделение микроорганизмов на группы по температурным границам роста

Температурные изменения происходят в основном не в пространстве, а во времени (зима, лето). Конечно, в разных почвенных горизонтах единовременно может быть разная температура. Например, зимой верхние горизонты почвы могут быть замерзшими, а нижние могут находиться при положительных температурах.

Однако все это не объясняет причин обнаружения термофилов в почвах. Возникла гипотеза о том, что почва не является местом обитания термофилов и что они являются аллохтонными микроорганизмами, занесенными в почву из других источников (экскременты теплокровных животных, навоз, кучи саморазогревающихся гниющих остатков). Можно предложить и другое объяснение: в специфических почвенных условиях кардинальные температурные точки у микроорганизмов могут смещаться по сравнению с установленными на искусственных питательных средах. Например, показано, что недостаток в среде двухвалентных катионов приводит к понижению температурного минимума у термофилов. Отметим, что в северных почвах (почвы тундры, подзолы, дерново-подзолистые почвы) двухвалентных катионов содержится мало. Возможно влияние и других факторов. С экологической точки зрения возникает и другой вопрос, который требует объяснения. Температурный оптимум большинства почвенных микроорганизмов оказывается значительно выше тех температур, которые господствуют в почвах северных и умеренных зон. Казалось бы, что почва является естественной средой обитания микроорганизмов, и они должны были бы приспособиться к существованию в соответствующих условиях. Оптимум развития в лаборатории обычно устанавливается по температуре, при которой микроорганизм дает наибольшую биомассу за кратчайший промежуток времени, и эта температура не является лучшей для длительного нормального сбалансированного роста. Наиболее благоприятным для микроба можно назвать сбалансированный рост, т.е. когда удельные скорости синтеза различных клеточных компонентов соответствуют общей удельной скорости роста клеток. Как правило, такой рост осуществляется при температурах более низких, чем так называемый температурный оптимум, и идет он гораздо медленнее. Мало изучено, насколько меняются кардинальные точки в зависимости от условий среды. Во всяком случае экологически оптимальные температуры, безусловно, лежат гораздо ниже так называемых оптимальных температур, когда микроорганизмы за наименьший срок наращивают наибольшую биомассу, причем рост не является сбалансированным, часто накапливается много запасных питательных веществ и излишки определенных метаболитов. Длительное выживание бактериальных клеток связано с успешным протеканием вторичного метаболизма и образованием вторичных метаболитов. Со вторичным метаболизмом связано образование спор, цист, кокковидных клеток у артробактера, сте-

белка у каулобактера и др. Микроорганизмы выживают лучше всего, если вторичный метаболизм протекает при оптимальных условиях. Оптимальные условия для протекания вторичного метаболизма нередко лежат намного ниже оптимума роста, иногда на 5–10 °С.

До последнего времени недостаточно изучались психрофильные и психротолерантные группы почвенных микроорганизмов, так как это требует затраты большого времени. Между тем можно думать, что именно они ведут основные процессы в почвах северных и средних широт. Вероятным представляется, что в ряде почв основная масса органических веществ, синтезируемых растениями, разлагается при температуре 5–0 °С, а часть и при отрицательных температурах. Здесь должны вступать в действие психрофильные и ксерофильные микроорганизмы, которые могут развиваться при низких значениях потенциала почвенной влаги или активности воды.

Местообитания с переменными по сезонам температурами содержат много психротолерантных микроорганизмов. Они часто переходят от покоя к развитию (*r*-стратеги), отличаются широкой областью температур пригодных для роста. Важным фактором для их выживания является эффективный вторичный метаболизм, который должен осуществляться при низких температурах. Местообитания с постоянными низкими температурами (холодные моря, пещеры) содержат много психрофилов.

Для более полного выделения микроорганизмов из любой почвы необходимо вести культивирование при низких, средних и высоких температурах. Температура является одним из важных факторов создания элективных условий для развития определенных групп микроорганизмов. Почти во всех почвах господствуют мезофилы (даже в тундре и тропиках), хотя встречаются все группы. Исключение составляют только горячие источники (80–120 °С). Температурный фактор используют также для подавления конкурентов и выделения искомых микроорганизмов. Относительно низкие температуры (20 °С) используются для выделения из почвы дрожжей, что дает возможность подавить быстрый рост грибов. При низких температурах грибы растут медленно и не занимают на чашках Петри пространство, необходимое для формирования колоний дрожжей.

При проведении физиологических и биохимических исследований (определение дыхания, азотфиксации, нитрификации, образования токсинов и антибиотиков) нужно помнить, что изменение

температуры даже на один градус приводит к существенным изменениям скорости процессов и вообще метаболизма. Важным условием нормального метаболизма является сохранение определенной степени вязкости цитоплазматической мембраны, осуществляющей транспорт всех веществ в клетку. При изменении температуры вязкость должна была бы меняться. Чтобы этого не происходило, клетка изменяет состав жирных кислот в фосфолипидах цитоплазматической мембраны. Более жидкими являются ненасыщенные жирные кислоты, более твердыми — насыщенные.

Разные температурные группы микроорганизмов отличаются рядом черт своего биохимического строения. В частности термофилы содержат специфические термоустойчивые ферменты. Психрофилы не могут расти при повышенных температурах, так как при этом некоторые их ферменты инактивируются.

Рассмотрена проблема роста микроорганизмов в различных диапазонах температур. Особую проблему составляет сохранение жизнеспособности микробов при разных температурах. При низких температурах жизнеспособность сохраняется очень хорошо. Лучшим способом сохранения микроорганизмов считается хранение их в жидком азоте, они хорошо сохраняются и в сухом льду (замороженная CO_2), в почве они хорошо переносят зимние морозы, а также хорошо сохраняются и в вечной мерзлоте.

Микробы могут быть очень устойчивы к воздействию высоких температур, особенно покоящиеся формы (споры, цисты, анабиотические формы). Более устойчивы сухие клетки, чем оводненные. Для того чтобы простерилизовать почву, применяют автоклавирование, обработку сухим жаром, γ-лучами или антисептиками. Отметим, что аборигенные микроорганизмы, находящиеся непосредственно в почве, отличаются особой устойчивостью и полностью простерилизовать почву весьма трудно, часто приходится прибегать к многократной стерилизации с интервалами для прорастания покоящихся клеток и спор.

Можно было бы рассматривать влияние на развитие микроорганизмов еще большого количества факторов, которые воздействуют на микроорганизмы в почве как естественной среде обитания. Это осмотическое давление и концентрация солей, содержание и концентрация питательных элементов (N, P, K, Fe, Ca, Mg, микроэлементы), растворимые и нерастворимые органические вещества для катаболизма и анаболизма, наличие тяжелых металлов и других загрязнителей, присутствие физиологически активных веществ. Это будет сделано в других разделах.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ КОМПЛЕКСА ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Экосистемы отличаются определенной прочностью, которая выражается в способности поддерживать гомеостаз. Почвенные микроорганизмы в естественных биогеоценозах поддерживают на постоянном, характерном для данного типа почвы уровне органическое вещество (гумус), различные индивидуальные органические вещества (ферменты, аминокислоты, органические кислоты, витамины, ауксины, токсины), содержание подвижного азота, фосфора, вероятно, скорость разрушения минералов и т.д. Хозяйственная деятельность человека добилась значительной интенсификации процессов, проводимых почвенными микроорганизмами.

Опыт сельского хозяйства показывает, что микробиологические процессы разложения органических веществ, о которых можно судить, например, по интенсивности дыхания почвы, резко интенсифицируются, убыстряется круговорот биогенных элементов, что до определенных пределов может рассматриваться как положительное явление. Интенсификация процессов, осуществляемых почвенными микроорганизмами (разложение органического вещества, денитрификация, вероятно, и азотфиксация), при создании соответствующих условий достигается довольно легко. Однако такого рода интенсификация в связи с хозяйственной деятельностью человека часто оказывается вредной. Происходят чрезмерно быстрое разрушение органического вещества в осваиваемых торфяниках, превращение внесенных азотных удобрений в нитраты с последующим их вымыванием в грунтовые воды и реки, развитие процесса денитрификации, приводящее к газообразным потерям азота, и т.д.

Таким образом, общий тезис, применяемый в почвенной микробиологии «чем больше, тем лучше» (в отношении количества микроорганизмов, ферментативной активности почв, скорости разложения клетчатки на зарытых в почву кусках ткани, накопления аминокислот, дыхания почвы и др.) кажется все более сомнительным. Если бы зоолог или ботаник начал отстаивать подобный тезис, то абсурдность его стала бы сразу очевидной. Например, чрезмерное развитие травоядных животных не ведет ни к чему хорошему для экосистемы. Чрезмерное развитие хищников также вызывает повреждение экосистемы, а не ее процветание. Однако в области почвенной микробиологии предположение о

положительном влиянии избытка микроорганизмов оказывается часто справедливым. Причина заключается в специфике функционирования комплекса почвенных микроорганизмов. Микробиологи, как правило, определяют не реальное воздействие экологического фактора на экосистему, а потенциальные возможности микроорганизмов и потенциальную биологическую активность почв (количество зачатков микроорганизмов, потенциальная ферментативная активность почв). Общий запас и большие потенциальные возможности часто говорят о высокой буферности системы. Отличие микроорганизмов от высших организмов состоит в том, что их количество может быть не пропорционально их реальному воздействию на экосистему и не пропорционально интенсивности проводимых ими процессов. Количество животных и растений, а также их биомасса в гораздо большей степени пропорциональны их вкладу в круговорот веществ и поток энергии в экосистеме.

Большие потенциальные возможности говорят, как правило, о большей способности системы сохранять равновесие при изменяющихся внешних воздействиях. В этом отношении экосистемы с высокой потенциальной биологической активностью могут быть устойчивее. Однако гипертрофированная полевая (реальная) биологическая активность скорее ведет к разрушению экосистемы, чем к ее поддержанию. Для естественных экосистем должен быть характерен свой оптимум реальной микробиологической активности, и выход за его пределы как в сторону понижения, так и в сторону повышения вреден. Определение реальной биологической активности, характерной для данной почвы, крайне необходимо, так как оно позволило бы устанавливать повреждения в функционировании комплекса почвенных микроорганизмов. Оптимумы полевой активности в естественных условиях меняются по сезонам, поэтому определение среднего оптимума реальной активности затруднительно. Среднюю потенциальную биологическую активность почв по тому или другому показателю определить легче, так как эта величина более стабильная.

В общем случае колебания численности, биомассы микробных клеток, биологической активности, более или менее плавные отклонения от определенного минимума, который можно рассматривать как пул, характерный для данной почвы (например, количество микроорганизмов, которое почва может поддерживать в наиболее неблагоприятные для их развития периоды). Величина пула не зависит от случайных колебаний температуры,

влажности, поступления растительных остатков, а обусловлена типом почвы с присущими ему физическими и химическими свойствами, формирующимися в процессе почвообразования, а также факторами, которые приводят к изменению свойств почвы за относительно небольшие промежутки времени и обусловлены, как правило, антропогенными воздействиями (загрязнения, агротехнические и агрохимические мероприятия). Верхние пределы численности микроорганизмов в значительной мере обусловлены непрогнозируемыми экологическими факторами — количеством осадков, изменением температуры почвы, поступлением органического вещества. Они могут совпадать для разных типов почв. Таким образом, при определении среднего значения для данного фактора в заданной почве они в большей мере отражают экологические условия периода наблюдений, чем свойства, присущие данному почвенному типу. Для определения минимального пула надо экспериментально установить наименьшее значение показателей.

Особо рассматривают агроценозы, в которых интенсифицируются процессы для получения большого количества чистой продукции. В этом случае повышение природной биологической активности — явление необходимое и положительное, но в определенных пределах. Повышение скорости разложения растительных остатков и органических удобрений — явление положительное, а повышение интенсивности нитрификации и денитрификации при внесении азотных удобрений — вредное. Стратегия развития экосистем, идущих к климаксным сообществам, и стратегия сельского хозяйства различны. Если развитие экосистемы ведет к снижению чистой продукции, то сельское хозяйство стремится к получению максимального урожая. В связи с этим перестройка интенсивности микробиологических процессов, протекающих в почвах, занятых сельскохозяйственными угодьями, — явление вполне закономерное.

По потенциальной биологической активности любой комплекс почвенных микроорганизмов, находящихся в той или иной почве, надо рассматривать как климаксный (самый высокий в биосфере генофонд, потенциально узкая специализация по экологическим нишам, высокая потенциальная способность к поддержанию гомеостаза). Однако реализация этих возможностей будет идти поразному в зависимости от условий, и микробный комплекс может функционировать и как молодая и как старая экосистема не только в зависимости от стадии сукцессии высших растений, но и от сезона и конкретных условий почвенной микрозоны.

Концепция комплекса почвенных микроорганизмов

Представление о комплексе почвенных микроорганизмов вводится вместо понятия «микробоценоз», которое не вполне удачно, так как в почве часть микроорганизмов связана с растениями, а часть — с животными, и нет функционально единой изолированной системы микроорганизмов (микробоценоза). Рассматриваемая концепция отрицает идею о глобальной строгой и жесткой организованности почвенных микроорганизмов в единую систему. Однако на практике часто как равнозначные употребляются термины микробное сообщество, микробоценоз, микробиота, почвенные микроорганизмы.

Концепция микробного пула

Гомеостаз в почве поддерживается с помощью механизмов, основанных в первую очередь на микробном пуле. В почвах всегда имеется избыточный пул (запас) микробов, не обеспеченных органическим веществом и другими элементами питания. Благодаря наличию этих лимитирующих факторов непрерывное развитие и размножение микроорганизмов не осуществляются. Первым лимитирующим фактором в развитии почвенных гетеротрофных микроорганизмов является недостаток органического вещества и отчасти других питательных веществ, особенно фосфора. Температура и влажность в качестве лимитирующих факторов выступают на протяжении определенных отрезков времени (зима, летняя засуха), но не влияют на валовую минерализацию органического вещества в климаксных экосистемах. В них, как известно, синтез органического вещества равен его разложению. Запас же органического вещества (живого и мертвого) остается постоянным.

При построении комплекса почвенных микроорганизмов выполняется общий закон развития экосистем — сукцессия движется по пути поддержания единицей энергии все большей биомассы организмов. Это правило особенно справедливо для почвенных микроорганизмов. Оно четко проявляется в случае, если потенциальный пул микроорганизмов рассматривается как климаксная система. На протяжении всего развития почвенной микробиологии представления о численности микроорганизмов в почве, т.е. о ее микробном пуле, сильно изменилось, причем определяемая численность все время увеличивалась. Сначала применяли метод посева на питательные среды и, таким обра-

зом, учитывали сравнительно немного микроорганизмов. Количество бактерий определялось миллионами клеток на 1 г почвы. Применение прямого микроскопического метода Виноградского позволило учесть в почве в тысячи раз больше бактерий: от сотен миллионов до 1–2 млрд на 1 г почвы. Использование люминесцентной микроскопии в отраженном свете еще увеличило учитываемое количество микроорганизмов. По методу Виноградского часть клеток нельзя было учесть из-за адсорбции их на почвенных частицах и в агрегатах. Электронная микроскопия позволила выявить в почве ультрамикроскопические формы, и, таким образом, определяемая численность почвенных микроорганизмов еще возросла. Количество бактерий в почвах колеблется от 1 до 10 млрд, иногда даже нескольких десятков миллиардов клеток на 1 г почвы, суммарная длина грибных гиф (окрашивание калькофлуором, люминесцентная микроскопия) составляет сотни метров и километров на 1 г почвы. Кроме того, в почве находится большое количество гиф актиномицетов (сотни метров на 1 г, окраска акридином оранжевым), а также более крупные микроорганизмы: водоросли, простейшие животные, другие беспозвоночные и др. Вес живой биомассы на 1 га для бактерий может изменяться от сотен до нескольких тысяч килограммов, а для грибов — от сотен килограммов до десятков тонн на 1 га.

Масса сухого микробного вещества, единовременно содержащегося в почве, составляет для богатых почв 5–10 т/га. Чистая первичная продуктивность растительных сообществ известна и составляет для продуктивных сообществ 20 т/га. По последним определениям, к чистой первичной продукции растений, учтенной старыми методами, нужно прибавить 20–50% (корневые выделения и корневой отпад, которые почти полностью используются микроорганизмами ризопланы и ризосферы). Большинство микроорганизмов в почве представлено гетеротрофами и большая часть энергии тратится на поддержание биомассы микроорганизмов. Комплекс почвенных микроорганизмов выполняет свои экологические функции и проводит процессы превращения не только при росте и размножении микроорганизмов, но подобно другим организмам и в процессе поддержания клеток, на что тратится часть органического вещества.

Таким образом, расчеты показывают, что почва в целом на протяжении большей части времени представляет собой среду, слабообеспеченную доступными органическими веществами в расчете на имеющуюся микробную биомассу.

Почвы в экологическом отношении представляют тип местообитания с рассеянным доступным органическим веществом, с большим и разнообразным пулом только в небольшой части активных микроорганизмов. При этом проявляются специфические приспособления для переживания длительных периодов, неблагоприятных для развития (способность усваивать вещества из рассеянного состояния, адсорбироваться на частицах, где происходит накопление питания, переходить в состояние глубокого анабиоза). В последнее время установлено, что большинство или даже все прокариоты способны переходить в состояние глубокого анабиоза, подобного анабиозу эндоспор бактерий.

С экологической точки зрения необходимо установить функции микробного пула, этого важного приспособления для поддержания гомеостатического состояния в почве. Известно, что каждый тип почвы имеет характерное для него содержание гумуса, ряда нерастворимых и растворимых органических веществ (полисахаридов, липидов, белков, сахаров, органических кислот и спиртов, аминокислот, витаминов и ферментов), ряда неорганических веществ (нитратов, аммония, подвижного фосфора, закисного и окисного железа), определенные окислительно-восстановительные условия и pH со специфическим распределением их по микрозонам. В поддержании отмеченных факторов большое, а часто и решающее значение имеет жизнедеятельность микроорганизмов. При возникновении сдвигов в системе, например поступлении свежего органического вещества в виде растительных остатков или внесении азотных удобрений, в процессы их трансформации включаются микроорганизмы, которые должны привести систему в состояние равновесия. Большой пул микроорганизмов в почве необходим по следующим причинам. Горизонтальное и вертикальное перемещение микроорганизмов в почве затруднено из-за адгезии микроорганизмов почвенными частицами и сложности их передвижения по мелкопористой системе, каковой является почва. Между тем органическое, как и другие вещества, поступает в определенные микро- и мезозоны почвы случайно. Поэтому, чтобы обеспечить переработку веществ, в каждой мезо- или даже микрозоне должен присутствовать полный набор микроорганизмов, необходимых для переработки всех поступающих в почву веществ. В разное время в данном месте могут возникнуть разные зоны: аэробная или анаэробная, с низкими или высокими температурами, с резко изменяющимися значениями pH и т.д. Каждый небольшой участок почвы должен содержать микроорганизмы, не только разлагающие органиче-

ские вещества (целлюлозу, лигнин, хитин и др.), но и осуществляющие другие необходимые процессы: азотфиксацию, аммонификацию, гидролиз органофосфатов, трансформацию органических и минеральных соединений, минералов и т.д.

Небольшие по расстоянию миграции микроорганизмов в почве возможны, и благодаря наличию у микробов хемотаксисов они осуществляются целенаправленно.

Микроорганизмы обладают способностью при благоприятных условиях чрезвычайно быстро размножаться. Пул дает микроорганизмам возможность быстрее реагировать на изменившиеся условия и таким образом способствовать более тонкому регулированию гомеостаза и быстрейшему его достижению. Размножение начинается не от единичных клеток, а от тысяч и сотен тысяч, что способствует убыстрению процесса. Первоначальное содержание микроорганизмов важно для быстрого достижения достаточного уровня клеток, необходимого для ликвидации происшедшего в системе сдвига.

В природных условиях пул микроорганизмов особенно увеличивается в тех экосистемах, в которых условия для протекания микробиологических процессов оказываются неблагоприятными, например в высокогорных почвах и почвах тундры, где лето очень короткое и гидротермические условия, благоприятные для развития микроорганизмов, существуют в течение короткого периода времени. Микробный пул велик и в черноземах, где развитию микроорганизмов препятствуют то недостаток влаги, то морозы.

Пул почвенных микроорганизмов отличается не только большой численностью, но и разнообразием. По микробному генофонду почва — самый богатый субстрат на Земле. Недаром при поисках микроорганизмов-продуцентов определенных ценных веществ (антибиотиков, витаминов, ферментов, аминокислот) в большинстве случаев обращаются к почве как наиболее надежному источнику разнообразных микробов.

Другая важная функция пула состоит в том, что он обеспечивает выживание каждого вида микроорганизмов. Почва представляется средой весьма гетерогенной, со множеством различных микрозон. Только в части этих микрозон в определенном интервале времени создаются условия, благоприятные для размножения и выживания определенного микроорганизма. Для выживания микробов в почве в начале неблагоприятного периода общее число клеток должно быть большим, тогда они будут находиться во многих микрозонах и хотя бы часть их выживет в благоприятных микрозонах.

С точки зрения функции, в почве следует различать два пула микроорганизмов: на более высоком уровне — пул, имеющий существенное значение для микробиологических процессов, протекающих в почве (в этом случае количество клеток бактерий должно быть больше 1 млн на 1 г почвы); и пул, обеспечивающий главным образом выживание разных видов микроорганизмов в почве. Во втором пуле численность клеток гораздо меньше, но он очень разнообразен в видовом отношении. Этот пул не имеет существенного значения в метаболических процессах на данной стадии сукцессии, но может оказаться необходимым для обеспечения процессов на других стадиях сукцессии или при изменении экологических условий.

Следует отметить, что сама почва как среда обитания построена таким образом, что она чрезвычайно благоприятна для выживания пула микроорганизмов (микрозональность).

Концепция пула метаболитов

В почве все время поддерживается пул легкодоступных органических веществ. Только часть общего количества зачатков микроорганизмов находится в состоянии глубокого покоя (эндоспоры бактерий, анабиотические формы бактерий (некультивируемые формы), споры актиномицетов и грибов). Почва является идеальной средой для поддержания микроорганизмов. В этом важную роль играет пул внеклеточных метаболитов, который подобно пулу внутриклеточных метаболитов, обеспечивающих функционирование обмена веществ, способствует выживанию микробных клеток в неблагоприятных условиях. В почве все время находится некоторое количество сахаров, органических кислот и спиртов, аминокислот, пуриновых и пиримидиновых оснований и др. Этот пул не дает погибнуть микробам в периоды, когда в данную почву или в данную микрозону не поступают свежие органические вещества. В почве имеется механизм для поддержания пула метаболитов на определенном уровне. Он основывается на запасе внеклеточных иммобилизованных гидролитических ферментов, благодаря работе которых пул простых органических веществ пополняется в результате гидролиза гумуса и других органических полимеров, имеющихся в почве. Пул гидролитических ферментов обеспечивает пул простых органических веществ, а последний дает возможность существовать в почве колоссальному пулу микроорганизмов. При оптимальных для протекания ферментативного процесса условиях он может переработать за сутки

или несколько суток такое количество веществ, которое поступает в почву в естественных условиях за год. Об этом свидетельствуют результаты опытов по определению ферментативной активности почв с помощью обычно применяемых методов и подсчеты величин возможного поступления тех или иных веществ в почву за год, например фосфорорганических соединений, белков, липидов и др. В почве очень много ферментов, особенно гидролитических, и, казалось бы, в почвах не должен накапливаться субстрат, т.е. биополимеры и другие соединения, которые могут подвергаться воздействию гидролаз, но это не так. Дело в том, что на протяжении длительных отрезков времени существуют крайне неблагоприятные условия для проявления ферментативной активности (низкие температуры, низкий потенциал влаги). Однако самое главное — это разобщенность в почве фермента и субстрата. Фермент адсорбирован (иммобилизован) в одних микрозонах, а субстрат — в других. Иногда адсорбированный субстрат вообще недоступен для фермента, так как закрыт другими органическими полимерами или минеральным гелем — SiO_2, Al_2O_3, $Fe(OH)_3$.

Принцип дублирования

Каждый существенный физиолого-биохимический процесс в почве строится на функционировании нескольких дублирующих друг друга микроорганизмах. Известно, что такой важный процесс, как разложение целлюлозы, осуществляется разными в систематическом отношении микроорганизмами: грибами, миксобактериями, актиномицетами, аэробными и анаэробными бактериями. Причем представители многих перечисленных групп находятся в каждой почве. Если раньше предполагалось, что азотфиксацию осуществляют только клубеньковые бактерии, азотобактер и клостридиум, то в настоящее время с помощью ацетиленового метода показано, что этот процесс проводится многими и весьма различными, правда, только прокариотными, микроорганизмами. Этот процесс вызывается аэробными и анаэробными бактериями, автотрофами и гетеротрофами, синезелеными и другими фотосинтезирующими бактериями, архебактериями, термофилами и др. Не все прокариоты исследованы на эту способность и не у всех удалось ее обнаружить, но, вероятнее всего, это общая способность всех прокариот. Однако интенсивность процесса и условия его проведения у разных прокариот различные.

Долгое время процесс нитрификации приписывался исключительно узкой группе хемолитоавтотрофных нитрифицирующих бактерий. В настоящее время хорошо изучена так называемая гетеротрофная нитрификация, которая в широких масштабах вызывается многими грибами и гетеротрофными бактериями. Гидролиз органофосфатов и перевод труднорастворимых фосфатов в доступную для организмов форму осуществляются многими группами микроорганизмов. Разнообразнейшие микроорганизмы участвуют в окислении железа и марганца и в их восстановлении. Широкий набор организмов принимает участие в разрушении силикатов и алюмосиликатов, в синтезе новых минералов. Прежние представления об узости функций определенных микроорганизмов в почвенной микробиологии явно преувеличены. Для удобства изучения микроорганизмы были разбиты на физиологические группы, например азотфиксаторы, денитрификаторы, нитрификаторы, аммонификаторы, целлюлозолитические, сахаролитические, пектинолитические, протеолитические и др. Исследователь, изучив какой-либо процесс, осуществляемый микроорганизмом и часто являющийся для его жизнедеятельности только одним из многих возможных процессов, называл даже микроорганизм по тому процессу, который был обнаружен. Например, азотфиксаторы, железобактерии, водородные бактерии и др.

Все это имеет закономерные исторические причины, но в дальнейшем вольно или невольно происходила абсолютизация представлений и складывалось мнение, что *Azotobacter* — основной азотфиксатор в почвах, *Ps. denitrificans* — основной денитрификатор и *Metallogenium* — основной рудообразователь. Однако по мере изучения новых микроорганизмов стало ясно, что каждая из перечисленных функций широко распространена среди почвенных микроорганизмов. В последнее время выяснилось, что нет отдельных физиологических групп бактерий азотфиксаторов и денитрификаторов. Один и тот же микроорганизм проводит тот или иной процесс в зависимости от конкретных условий окружающей среды. При наличии органического вещества и недостатке связанного азота в среде происходит азотфиксация. Если же имеется органическое вещество при избытке нитратов и недостатке кислорода — идет денитрификация. Отметим, что чрезвычайно важно было бы установить, насколько отличаются окислительно-восстановительные условия (концентрация кислорода) для протекания этих двух процессов. Если тот же микроорганизм азотфиксатор-денитрификатор в процессе своего роста использует белки или аминокисло-

ты, то он становится аммонификатором. Обычно он может проводить и гетеротрофную нитрификацию. Таким образом, генетические возможности микробов оказываются весьма обширными и, скорее, нужно говорить о физиологических процессах, проводимых микроорганизмами, а не о физиологических группах микробов. Многие микробиологи-экологи считают, что имеются специфические группы микроорганизмов, использующие определенные органические вещества. Особенно это касается грибов. Существует мнение о наличии специфических групп сахаролитических, пектинолитических, целлюлозолитических, хитинолитических, лигнинолитических грибов. Однако такое деление во многом условно. В отношении сахаролитических грибов нужно заметить, что вообще нет микроорганизмов, которые не обладали бы гидролазами. Поэтому наряду с использованием сахаров и других мономерных органических соединений сахаролитические грибы могут использовать и некоторые полимеры, особенно крахмал, белки и др. Кроме того, гидролазы всегда содержатся в почве, и микроорганизмы могут использовать для своей жизнедеятельности «чужие» гидролазы. Даже микроорганизм, который обладает специфическими гидролазами типа целлюлаз, вполне может использовать ряд мономеров.

Конечно, из сказанного нельзя делать вывод об отсутствии физиологических различий между микроорганизмами, однако, на данном этапе развития экологии микроорганизмов особенно нужно подчеркнуть полифункциональность каждого вида микроорганизма. Принцип дублирования в проведении определенных физиолого-биохимических процессов широко распространен. Чем больше дублеров, тем быстрее идет процесс (разложение сахаров, спиртов, органических кислот), чем меньше дублеров, тем медленнее протекает процесс (разложение фенола, анилина, нафталина, ряда пестицидов и др.).

Принцип дублирования широко действует в почвах и, очевидно, дает возможность более точно и тонко поддерживать гомеостаз даже в изменяющихся физико-химических условиях.

Принцип дублирования касается того или иного важного процесса (азотфиксации, нитрификации, разложения целлюлозы, фосфорорганических соединений), а также синтеза веществ (различных групп гидролитических ферментов, меланинов, принимающих важное участие в гумусообразовании, витаминов и др.). Аналогичные процессы проводятся в аэробных и анаэробных условиях, при низких и высоких температурах разными систематическими группами микроорганизмов.

Принцип дублирования может быть в некоторой степени распространен и среди близких таксономических групп микроорганизмов. Например, можно утверждать, что в каждой почве встречаются и одновременно функционируют виды микроорганизмов-дублеров. Таким образом, для почвы, взятой в целом, как бы не соблюдается правило Гаузе о том, что два вида не могут занимать одну и ту же нишу в экосистеме. Правило Гаузе в совокупной массе почвы и не должно действовать, так как почва представляет собой множество экологических ниш, разделенных в пространстве и времени. В разных частях почвы как чрезвычайно структурированного биотопа микробные ассоциации функционируют относительно изолированно. Почва для микробов — это не единая среда обитания, а множество различных микросред.

Принцип дублирования тесно связан с принципом пула микроорганизмов.

Принцип обратимости микробиологических процессов

Любой процесс превращения вещества микроорганизмы ведут в двух взаимно противоположных направлениях. Обычно микроорганизмы разлагают органические вещества с выделением CO_2. Однако в процессе автотрофной и гетеротрофной фиксаций они связывают CO_2 в органические вещества. Микроорганизмы разрушают белки, целлюлозу, хитин, но они и образуют все эти соединения. Микробы совершают противоположные процессы — азотфиксацию и денитрификацию. Они осуществляют восстановление и окисление соединений азота, а также окисление и восстановление всех элементов с переменной валентностью (железа, серы, марганца, сурьмы). Иногда противоположные процессы совершает один и тот же микроорганизм, иногда — разные. Следует особо подчеркнуть, что в этом удивительном свойстве микроорганизмов заложена основа их тонкой способности к поддержанию гомеостаза в экосистемах, и в частности в почве. Равновесие устанавливается не по принципу простого химического равновесия, а более сложным образом.

Принцип множественного лимитирования

В почве, взятой в совокупной массе, благодаря ее микрозональному строению наблюдается множественное лимитирование, т.е. лимитирование по нескольким или множеству факторов. В

почве почти всегда имеются микрозоны с недостатком органического вещества, азота, фосфора, калия, кальция, микроэлементов и др. Поэтому наблюдается такое явление, при котором внесение в почву любого из этих органических веществ и насыщение им всех микрозон приводят к развитию в ней дополнительного количества микроорганизмов. Возможно наличие двойного или даже множественного лимитирования и в некотором числе отдельных микрозон. Последний вопрос в настоящее время исследуется в экспериментах по проточному культивированию микроорганизмов, но для почвы он пока не ясен.

Концепция ненасыщенности комплекса почвенных микроорганизмов

Правило Бейеринка в отношении микроорганизмов гласит: «Все есть везде» и «Среда отбирает». Очевидно, это правило нельзя понимать в буквальном смысле. Работы некоторых авторов и особенно российских ученых показали, что для разных почв характерны разные ассоциации (комплексы доминирующих почвенных микроорганизмов). Во многих почвах определенные микроорганизмы не обнаруживаются. Это относится к азотобактеру, клубеньковым бактериям, актиномицетам и грибам. Существующие микробиологические методы дают возможность обнаруживать тот или иной микроорганизм в почве только при довольно высоком уровне его содержания. Иногда это миллионы, в лучшем случае тысячи клеток на 1 г почвы. Кроме того, во многих случаях клетки могут не обнаруживаться даже при их большом содержании, что обусловлено следующими причинами: отсутствием достаточно элективной среды, незнанием оптимальных условий для выделения, нахождением клеток в состоянии стресса, адгезией клеток почвенными частицами, существованием данного вида в почве в измененной форме, наличием у клеток глубокого покоя и катаболитной репрессией, из которых их не удается вывести, помехами при выделении со стороны сопутствующих микроорганизмов, мешающим действием твердых почвенных частиц при посеве из малых разведений и т.д. Таким образом, пока нельзя достоверно утверждать, что определенный микроорганизм в данной почве абсолютно отсутствует. Тем более, что для почвы характерна чрезвычайная мезо- и микрозональность, и микроорганизм может не обнаруживаться в одних образцах, отобранных для анализа, но он может присутствовать в значительных количествах в других образцах или в другие сроки. К сказанному следует прибавить

трудности, возникающие из-за резких сезонных, а также сукцессионных колебаний численности видов. Неопределенность самого понятия вида у бактерий также затрудняет получение точного ответа на вопрос о наличии или отсутствии микроорганизма в данной почве. Таким образом, проверка правила Бейеринка в абсолютном его понимании в настоящее время представляется весьма затруднительной или даже невозможной. Положение о том, что многие виды, если и присутствуют, то в очень малом числе и не встречаются в количествах, превышающих сотни клеток на 1 г, не вызывает сомнения. Если определенные микроорганизмы и отсутствуют в почве, то они должны время от времени привноситься в нее благодаря широко распространенной воздушной дисперсии почвенных микроорганизмов. Достаточно вспомнить пыльные бури, во время которых переносятся тысячи тонн почвы, чтобы представить масштабы перемещения почвенных микроорганизмов. Насколько установлено, подавляющее большинство их при перенесении по воздуху с почвенными частицами, а часто и внутри почвенных агрегатов сохраняет свою жизнеспособность. Таким образом, каждая почва на Земле на протяжении определенного отрезка времени, длительность которого, к сожалению, неизвестна (годы, десятки, сотни, тысячи лет), получает все или почти все микроорганизмы.

Конкретные условия среды определяют, будут ли эти привнесенные микроорганизмы входить в пул доминирующих, или в пул переживающих микроорганизмов, или вообще будут вымирать.

Очень длительное время господствовало мнение, что посторонний аллохтонный микроорганизм, попадающий в почву, как правило, быстро погибает. Однако исследования, проведенные в последнее время, показали, что внесенный микроорганизм, которого не было в почве (или он присутствовал в неопределяемо малом количестве), после внесения обычно стабилизируется на значимом уровне и долго сохраняется в почве. При внесении в почву различных видов микроорганизмов случаи гибели вида отмечаются довольно редко, причем в первую очередь проявляется неблагоприятное действие сильной кислотности, щелочности или засоленности. В то же время внесенный микроорганизм никогда не занимает господствующего положения среди других микроорганизмов.

Это свойство описывается как «ненасыщенность комплекса почвенных микроорганизмов». В этот комплекс на довольно высокой популяционной плотности могут входить новые члены, причем они находятся не в состоянии покоя, а в динамическом

равновесии, т.е. некоторое количество клеток постоянно отмирает и такое же количество появляется вновь. Количественно определить размеры отмирания и образования новых клеток в популяции весьма сложно, но решение этой проблемы позволило бы сделать популяционные подходы еще более ценными. Пока о размножении клеток можно судить с использованием относительных методов, определяя количество живых и мертвых клеток по дифференцированному окрашиванию (диацетат флуоресцеина, акридин оранжевый и др.). В последнее время разработан метод по разделению живых и мертвых клеток после суточной инкубации почвенной суспензии. Большинство живых клеток делится и образует микроколонии, а мертвые клетки остаются одиночными. Другим методом являются периодические посевы из почвы на агаризованные питательные среды на протяжении нескольких дней или недель.

Способность популяции длительно сохраняться можно использовать для практических целей. Микроорганизмы могут сохраниться, а затем проявить свою активность в специфической экологической нише, например, внутри растения (клубеньковые бактерии, микоризные грибы, фитопатогены и др.). Длительное сохранение ставит под сомнение целесообразность внесения в почву каких-либо «полезных» микроорганизмов, которые, как предполагается, должны проявлять активную деятельность в почве (свободноживущие азотфиксаторы, микроорганизмы, разрушающие нефтяные загрязнения). Если бы определенный микроорганизм мог достигнуть в почве доминирующего положения, он достиг бы его и без внесения. Особый случай представляет внесение микроорганизмов одновременно или после изменения общей экологической обстановки. После изменения параметров экосистемы внесение микроорганизма может ускорить его появление, однако, как правило, комплекс почвенных микроорганизмов многообразен, и в нем находятся микроорганизмы, которые с наибольшим эффектом занимают новые экологические ниши. В то же время внесение одного какого-либо «полезного» микроорганизма ничего не может дать, так как его ниша заведомо будет очень ограничена, и он войдет как малая доля в число сотен видов. Если даже предположить, что он займет господствующее положение, что, видимо, происходит очень редко, если вообще происходит, то это означает гибель экосистемы, т.е. явление, которое в гидробиологии называют «цветением». При господстве одного микроорганизма комплекс почвенных микроорганизмов, конечно, не может выполнять все многообразие функций, которые

он берет на себя в естественных биогеоценозах. Внесение микроорганизмов на корни растений через семена будет рассмотрено ниже.

Концепция почвы как множества сред обитания микроорганизмов

С микробиологических позиций почва представляет собой крайне гетерогенную среду и не может рассматриваться как единая однородная среда обитания. Благодаря своей структурированности и микрозональности она должна рассматриваться, как набор различных микро- и мезосред, в каждой из которых создаются различные и часто прямо противоположные условия для развития отдельных групп микроорганизмов. Множество таких микросред может находиться в каждом грамме почвы. Микро- и мезозоны разделены в пространстве и времени. Микроорганизмы — это как раз такие организмы, которые адаптированы к развитию в микрозонах. Микроскопические размеры дают им возможность осваивать микросреду. Способность быстро размножаться и быстро переходить к покою или крайне замедленному метаболизму дает им возможность за короткий срок освоить микрозону и выжить при исчерпании запасов питания. Микрозоны могут быть очень небольшими и занимать всего несколько десятков или сотен кубических микрометров. При этом в микрозоне часто развивается одна микроколония, состоящая из нескольких десятков клеток одного вида. Иногда такие зоны имеют значительные размеры, например кусок разлагающихся растительных остатков. Они могут иметь большую протяженность при небольшой толщине, например, поверхность однородного участка корня (ризоплана).

Микрозональность основывается на локальном поступлении органических остатков и корневых выделений, а также на микрозональности распределения физико-химических условий (окислительно-восстановительного потенциала, pH, концентрации элементов питания и т.д.), минералогических факторов.

Несмотря на огромное количество микроорганизмов, содержащихся в почве (миллиарды на 1 г), оказывается, что клетки, как правило, собраны в микроколонии, разделенные пустыми пространствами, которые по площади в сотни и тысячи раз превосходят пространства, занятые микроорганизмами. Таким образом, микроколонии, состоящие из клеток одного или нескольких видов, могут развиваться сравнительно изолированно. Отсюда

следует важный вывод о том, что в почве часто развиваются чистые микрокультуры микроорганизмов. Это положение было подтверждено экспериментально при изучении разных почв с помощью люминесцентной микроскопии. Пространства, разделяющие микроколонии, настолько велики по сравнению с размерами самих колоний, что трудно ожидать их тесного взаимовлияния. Следовательно, изучение чистых культур имеет более прямое отношение к почвенной микробиологии, чем считалось ранее. Основной вопрос, который в настоящее время нуждается в разрешении: насколько развитие в микрокультуре (микроколония) соответствует развитию в макрокультуре на чашках Петри (макроколония). Если такое соответствие можно признать достаточно полным, то данные, полученные в лабораторных условиях на чистых культурах, можно переносить на почвенные условия. Если развитие в тонких пленках воды, в капиллярах, а также просто в микрокультурах отличается (например, есть сведения, что микрокультуры клостридиума не образуют ботулина), то необходимо разрабатывать методы для изучения микрокультур. Метод чистых культур дает возможность изучать только генетические возможности культуры, а конкретное проявление будет зависеть от экологических условий.

В связи с концепцией микрозональности становятся понятными многие аспекты строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов. Один из важных вопросов состоит в свя́зи микрозональности с широким географическим распространением каждого вида микроорганизма. Дисперсия микроорганизмов, особенно воздушная, обеспечивает попадание всех почвенных микроорганизмов во все почвы. Если учесть, что среда обитания микроорганизмов является микросредой, которая может быть прерывистой во времени, то понятно, что все или почти все почвенные микроорганизмы могут выживать в некоторых микрозонах любых почв («все есть всюду» — правило Бейеринка). Однако в глобальных процессах круговорота веществ существенное экологическое значение будут иметь не все почвенные микроорганизмы, а только те, которые многочисленны и проявляют активную жизнедеятельность (пул высокого уровня). При проведении экологических исследований в большинстве случаев нет необходимости устанавливать все существующее в почве разнообразие микроорганизмов, а достаточно ограничиться установлением доминирующих в важных экологических процессах форм. Таким образом, критерии доминирования приобретают первостепенное значение для почвенной микробиологии, причем имеется

в виду не только и не столько численное доминирование, а доминирование в проведении процессов. В одних случаях это могут быть такие глобальные процессы, как разложение целлюлозы или азотфиксация, а в других — синтез определенного витамина или определенной аминокислоты. К сожалению, в настоящее время в большинстве случаев почвоведы-микробиологи могут учитывать только численность определенных видов или даже родов микроорганизмов в почве, да и то с большим трудом и большими погрешностями. Интенсивность процессов, вызываемых определенным видом, почти не поддается определению. Комбинация методов иммунолюминесценции и авторадиографии позволяет не только видеть клетки определенного штамма микроорганизма в нестерильной почве, но и оценить активность каждой обнаруженной при микроскопии клетки. Но такие методы сложны и трудоемки. В связи с этим часто приходится довольствоваться условными критериями численности. Для бактерий может быть принят условный критерий, который гласит, что существенное экологическое значение бактерии имеют в том случае, если число их клеток не менее 1 млн на 1 мл или 1 г субстрата.

Поиски более редких бактерий могут иметь значение для индикации почв и других целей, но мало дают для оценки процессов, происходящих на данном этапе развития экосистемы. Для грибов, дрожжей, водорослей и других необходимо разрабатывать свои критерии экологической значимости, учитывая количество микроорганизмов, их размеры и интенсивность метаболизма. Поскольку эти организмы по массе приблизительно в 100 раз крупнее, чем бактерии, то для них может быть принят критерий 10 тыс. на 1 г.

Физиологически активные вещества в почве (антибиотики, токсины, витамины, аминокислоты, стимуляторы и ингибиторы роста растений) важны для развития микроорганизмов в микрозонах. В то же время их глобальная регулирующая роль в масштабах всей почвы, хотя и признавалась некоторыми авторами, нуждается в дальнейшем экспериментальном подтверждении или опровержении. Первое место в качестве таких регуляторов, очевидно, могут занимать газообразные вещества, так как они наиболее быстро диффундируют и могут передавать информацию, являясь «средовыми гормонами». Действие физиологически активных веществ, в том числе газов или летучих органических веществ, в качестве «средовых гормонов» легко обнаружить в искусственных условиях, когда в почву вносятся большие количества органического вещества, и она перестает функционировать как

система микросред и действует как единая система, т.е. переходит в другой тип микробных экосистем. Такое состояние возможно для больших частей естественной почвы на небольших отрезках времени, но оно не характерно для всей массы почвы. В почве имеются определенные зоны, функционирующие по другим законам. Прежде всего это зона ризопланы и в какой-то мере ризосферы, пищеварительный тракт беспозвоночных животных, а также подстилка в лесу, степной войлок, разлагающийся торф и др. В этих случаях можно ожидать и искать большую организованность процессов, чем в других частях почвы.

Важным открытием, которое должно использоваться в экологии почвенных микроорганизмов, является кометаболизм. Установлено, что микроорганизмы могут разрушать некоторые труднодоступные вещества, в том числе и неприродные органические вещества. Принципы строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов должны широко использоваться при разработке критериев целостности и повреждения этого комплекса в связи с применением удобрений, пестицидов, загрязнением почвы, а также при решении вопросов о целесообразности внесения в почву тех или иных «полезных» микроорганизмов или регулирования комплекса почвенных микроорганизмов путем изменения среды обитания.

ЭКОЛОГИЯ КЛЕТКИ

Аутэкология организма — это важный и хорошо разработанный раздел современной экологии животных и растений. В отношении почвенных микроорганизмов он почти не разрабатывался, так как считали, что клетки настолько малы, что здесь трудно получить ценные сведения. Вся физиология и биохимия разрабатываются на популяционном уровне (в отличие от растений и животных). Однако аутэкологии микроорганизмов следует уделять больше внимания. Изучение величины и морфологии клетки дает много ценного.

Организм и среда неразделимы. Эколог говорит: «Скажите, какова среда, и я отвечу, какие организмы здесь обитают. Скажите, каковы организмы, и я отвечу на вопрос об особенностях среды». Если известно кое-что о природе окружающих условий, то можно предсказать экологические особенности организмов, можем найти их. Напротив, если известно что-то об организмах, которых нашли в данном местообитании, тогда можно предсказать кое-что о природе окружающих условий. При проведении

аутэкологических исследований исследователь должен постоянно переходить от опытов с лабораторными средами к опытам с почвой, используя все наблюдения как дополняющие друг друга.

Формы микроорганизмов разнообразны, что имеет бо́льшой экологический смысл (рис. 104). Форма фаготрофных организмов, например амеб, определяется их потребностью поглощать клетки бактерий или частицы органического вещества. Однако подавляющее большинство микроорганизмов поглощает только молекулы, причем в основном мелкие молекулы, но не полимеры. Форма палочек, спирилл и нитей по сравнению с шаром (кокки) увеличивает поверхность клеточной мембраны. В бедных средах больше этих форм, чем кокков. Это правило часто не выполняется для почв, однако, здесь кокковидную форму обычно имеют покоящиеся клетки. Сферические формы более устойчивы к высушиванию, вероятно, из-за более равномерного давления на клетку во время высушивания. Кокки и дрожжи являются наиболее обыкновенными аспорогенными микроорганизмами воздуха.



Рис. 104. Морфологическое различие типов бактериальных клеток

Олиготрофные бактерии в почве имеют различные выросты, стебельки, простеки и другие, что позволяет им увеличить площадь поверхности и собирать питание из разбавленных растворов. Строение клетка–стебелек–клетка позволяет видам, откла-

дывающим на своей поверхности чехол из железа и марганца и образующим в почве ортштейны, выбраться из чехла и продолжать рост на поверхности железо-марганцевых конкреций (сравни с кораллами). Некоторые почвенные бактерии на богатой питательной среде имеют форму шара, но на бедной среде приобретают форму звезды (*Stella humosa*), т.е. резко увеличивают площадь поверхности.

Особое значение для жизни в почве имеет мицелиальное строение (грибы, актиномицеты). Нитчатое строение с верхушечным ростом в почве как в гетерогенной микрозональной среде дает такому микроорганизму явное преимущество. Он преодолевает микрозоны без источников питания и ищет благоприятные условия. Мицелиальные микроорганизмы — это типичные почвенные организмы (в отличие от водных). В почве грибы победили бактерии и стали главными потребителями растительных остатков, хотя в прежние геологические эпохи в воде в цианобактериальных матах, которые господствовали на земле, основными деструкторами были бактерии. Толщина мицелия актиномицетов в 5–10 раз тоньше мицелия грибов, они медленно растут и им труднее преодолевать большие пространства. Однако по биомассе в почве они составляют 25% общей биомассы прокариот. В их прогрессе большое значение имеет то, что они обладают мицелиальным ростом, являются активными гидролитиками и образуют разнообразные антибиотики (стрептомицин, тетрациклины, левомицетин и многие другие).

Размеры микроорганизмов имеют важнейшее экологическое значение и по диаметру варьируют в десятки тысяч раз: вирус 200 Å, микоплазма 1000 Å, бактерия 10 тыс. Å (1 мкм), толщина гиф грибов 100 тыс. Å (10 мкм), амеба 1 млн Å (100 мкм). Одни из них благодаря гравитационным силам подвергаются быстрому осаждению, другие из-за броуновского движения вообще не осаждаются. Для осаждения большую роль играет подвижность клеток. Величина клеток имеет большое значение для скорости обменных процессов. В экологии существует общий закон: чем крупнее организм, тем медленнее он размножается. До сих пор неясно, насколько этот закон применим к микроорганизмам, видимо, если он и применим, то только частично. Максимальная удельная скорость роста микроорганизмов запрограммирована генетически.

Ригидность клеточной стенки микробов очень важна для поддержания внутри клетки повышенного осмотического давления. Клетки экстремальных галофилов (архебактерий) находятся в

осмотическом равновесии с окружающей средой. Их клеточные стенки имеют особое строение и стабилизируются ионами калия и натрия.

Большое значение для экологии имеют поверхностные структуры. Гидрофильность или гидрофобность клеточной поверхности определяет местоположение клетки в жидкой среде. Гидрофобные клетки образуют на поверхности пленку, они располагаются на гидрофобных участках поверхности почвенных частиц, а гидрофильные — в водной толще или на дне. Они будут адгезироваться на гидрофильных почвенных частицах. Важен положительный или отрицательный заряд клетки. Правда, в большинстве случаев он мозаичный. На поверхности клеток бактерий часто находятся фимбрии и пили, которые служат для прикрепления или переноса генетического материала. В некоторых случаях адгезия клеток определяется специфическими химическими взаимодействиями адгезина и рецептора по принципу ключ–замок.

Клеточные капсулы предохраняют клетки от действия ферментов и обусловливают устойчивость к неблагоприятным факторам. Капсулы часто служат убежищем для микробов-спутников.

Клетки некоторых бактерий имеют внутриклеточные газовые вакуоли, а другие — внеклеточные газовые баллоны. Они важны для газообмена и для изменения положения клеток в воде, капиллярах и водных пленках.

Особый интерес в последнее десятилетие вызывают магнитобактерии, содержащие в своих клетках магнитосомы с мельчайшими магнитиками (до 100 частиц на клетку). Они дают ориентацию клеткам в магнитном поле Земли. В Северном полушарии клетки должны двигаться к Северному полюсу. Экологическое объяснение этому явлению трудно найти. Однако по линиям магнитного поля клетки должны двигаться не просто на север, но и на дно водоемов, чтобы оказаться в толще ила. Это уже может иметь разумное экологическое объяснение. Магнитобактерии в большом количестве содержатся и в почве. Зачем им нужны магнитные свойства, пока трудно объяснить.

Движение с помощью жгутиков или скользящее движение помогает клеткам выбирать наиболее благоприятную зону, а также способствует их расселению.

Эндоспоры бацилл, клостридий и стадии глубокого анабиоза у других родов бактерий представляют большой интерес для аутэкологии как стадии жизни, в которых не выявляются метаболические процессы. Эти формы устойчивы к экстремальным условиям и отличаются долговечностью.

Особо изучаются половые споры грибов, которые характеризуются специфическими свойствами. Конидии грибов и актиномицетов обладают существенным метаболизмом, но также служат для сохранения вида. Грибы очень долго могут сохранять жизнеспособность в сухом состоянии. Экспериментально показано, что это могут быть тысячи лет, например, в гробницах фараонов, а в замороженном состоянии в вечной мерзлоте — миллионы лет. Вероятно, грибы, как и бактерии, имеют структуры, сохраняющиеся в состоянии глубокого покоя очень долго даже при физиологически благоприятных условиях (влажность, температура, питание), но здесь нужны экспериментальные доказательства.

Имеется еще множество свойств клеток, которые должна рассматривать аутэкология.

ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Экология популяций чистых культур микроорганизмов изучена наиболее досконально по сравнению с животными и растениями. Кинетика роста микробных популяций выражена в математических формулах, установлены многие важные закономерности роста. Однако изучение микробных популяций непосредственно в почве не проводилось, так как не было методов для проведения таких исследований, но в последнее время такие методы появились.

1. Генетическая маркировка. В почву вносится штамм микроорганизма, маркированный по какому-либо свойству, например, антибиотикоустойчивости. Он вносится в почву и затем следят за его судьбой. Для определения численности внесенного микроорганизма на разных этапах развития из почвы делаются высевы на питательную среду с антибиотиком, являющуюся элективной для данного штамма. Колонии дают только клетки внесенного штамма, а собственно почвенные микроорганизмы не растут. Генетическая маркировка проводится также при введении генов, кодирующих образование фермента, расщепляющего бесцветное вещество с освобождением его части, обладающей окраской. Тогда колонии внесенного штамма в отличие от всех остальных оказываются окрашенными, их легко отличить.

2. Микроскопическая иммунолюминесценция (метод флуоресцирующих антител). С помощью люминесцентной микроскопии изучается серологическая реакция между антителами и антигенами, причем до реакции антитела соединяются с флуорохромами.

Метод основан на способности флуорохромов вступать в связь с антителами без ущерба для присущей антителу специфичности в связывании антигена. Для разных объектов эта реакция может быть штаммо-, видо- или родоспецифичной. Для клубеньковых бактерий она использовалась наиболее часто и является штаммоспецифичной.

3. Использование штаммов или видов легко определяемых по своим культуральным свойствам. Это либо специфический вид колоний (бациллы, многие актиномицеты и грибы), либо образование пигмента.

Для изучения динамики популяции был использован актиномицет, образующий люминесцирующий антибиотик гелиомицин. Благодаря наличию антибиотика колонии актиномицета при освещении их ультрафиолетовыми лучами приобретают характерное яркое оранжевое свечение и тогда их легко отличить среди других микроорганизмов, вырастающих на питательной среде. Полевые опыты, продолжавшиеся в течение года, показали (рис. 105), что наблюдается довольно сложная картина раз-

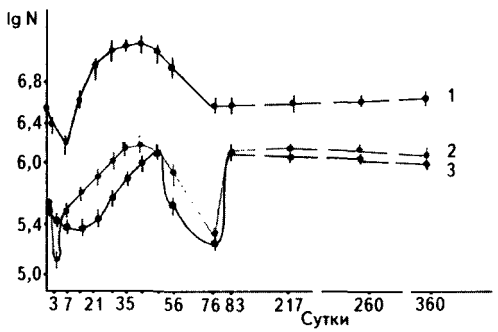


Рис. 105. Динамика популяции *Streptomyces olivocinereus* и аутохтонных актиномицетов в дерново-подзолистой почве (полевой опыт):

1 — аутохтонные актиномицеты; *2* — Str. olivocinereus (внесен мицелий); *3* — Str. olivocinereus (внесены споры); N — численность колоний

вития актиномицета во времени. Резкие колебания численности отмечаются на протяжении первых трех месяцев после внесения. Затем популяционная численность стабилизируется на уровне 10^6 клеток на 1 г и остается постоянной в течение девяти месяцев. Внесенный актиномицет вписывается в общий актиномицетный комплекс почвы и в общих чертах повторяет динамику его развития. Форма внесения актиномицета (споры или мицелий) не оказывает решающего влияния на общую картину динамики.

Динамика популяции этого актиномицета зависит от особенностей типа почвы (рис. 106). В среднеазиатском сероземе, из которого этот актиномицет был выделен, после падения численности он

дает резкий подъем и затем стабилизируется на очень высоком уровне 10^7, а в кислом красноземе он погибает.

В ризосфере пшеницы одни бактерии быстро погибают, другие успешно размножаются (рис. 107).

Популяционная микробиология в почвах наиболее полно изучена на внесенных штаммах микробов и в первую очередь клубеньковых бактерий (рис. 108). После внесения в почву численность клубеньковых бактерий либо возрастает, либо уменьшается, либо они вообще вымирают. Увеличение численности свидетельствует о том, что почва оказалась благоприятной средой, и бактерии в ней активно размножаются. Их численность может увеличиваться в 10–100 раз. В мало благоприятной почве внесенные клубеньковые бактерии сохраняются только в тех микрозонах, которые оказались для них благоприятными и погибают в неблагоприятных микрозонах. Численность благоприятных зон можно увеличить

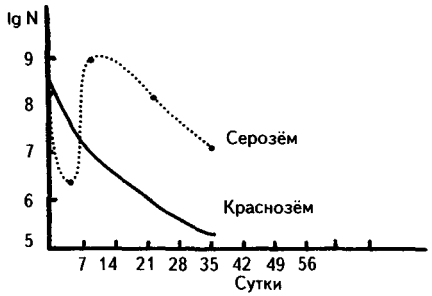


Рис. 106. Динамика популяций *Str. olivocinereus* в различных типах почв

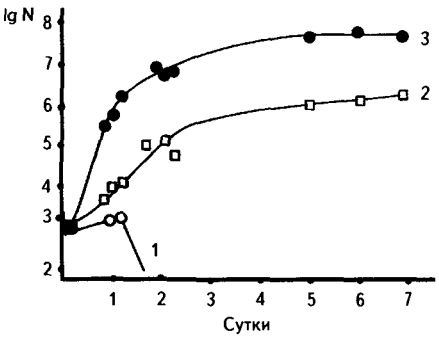


Рис. 107. Динамика популяций *Curtobacterium* (*1*), *Mycoplana* sp. (*2*) и *Pseudomonas* sp. (*3*) в ризосфере пшеницы

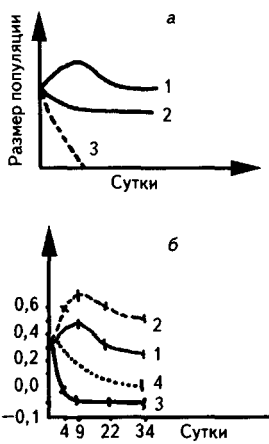


Рис. 108. Динамика популяций клубеньковых бактерий в различных типах почв и в разных условиях:

а: *1* — почва благоприятная для развития клубеньковых бактерий (чернозем); *2* — менее благоприятная почва (дерново-подзолистая); *3* — почва неблагоприятная (сильнокислый подзол); *б*: *1* — почва благоприятная; *2* — улучшение условий развития клубеньковых бактерий в этой почве после внесения глюкозы (0,1%); *3* — почва менее благоприятная; *4* — улучшение условий после внесения глюкозы (0,1%)

например, путем внесения в почву органического вещества (рис. 108, *б 2*, *б 4*). В этом случае клубеньковые бактерии развиваются лучше и, что главное, уровень стабилизации оказывается выше.

Были выявлены следующие закономерности, необычные для животных и растений. Большинство внесенных микроорганизмов сохраняется в почве и их численность стабилизируется на определенном уровне. Обычно это динамическое равновесие, когда число нарастающих клеток равно числу отмирающих клеток, а может быть статическое равновесие, при котором клетки не отмирают и не размножаются, но находятся в состоянии анабиоза. При внесении популяции в почву с множеством неблагоприятных зон общая численность падает, а при внесении в хорошую почву — возрастает. Если внесенный микроорганизм погибает, то это означает, что он является чужеродным для данной почвы (непочвенным). В зависимости от численности внесенной популяции уровень стабилизации будет различным. Чем выше внесенная численность, тем выше уровень стабилизации (рис. 109). Это

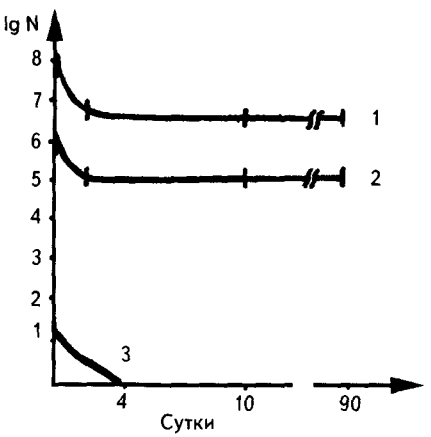


Рис. 109. Влияние начальной численности на уровень стабилизации популяции:

1 — высокая численность, *2* — средняя численность, *3* — низкая численность, популяция исчезает

объясняется тем, что стабилизация или размножение клеток происходят в микрозонах, и не все они благоприятны для микроба. Чем больше клеток, тем больше благоприятных зон окажутся заселенными микроорганизмами. Численность благоприятных зон можно увеличить, например внесением органического вещества, и тогда уровень стабилизации повышается. Для растений и особенно животных устанавливается определенная величина «емкости среды», выше которой численность подниматься не может или вслед за повышением численности наступает катастрофа. Для микробов такой закономерности не существует, так как почва для микробов — это не единая среда обитания, а множество мик-

росред с различными условиями. Более однородной представляется среда ризопланы, где возможен единый уровень стабилизации, не зависящий от уровня внесения. Рост внесенной популяции, конечно, зависит от внесения в почву питательных веществ, изменения влажности почвы и т.д. Он будет различным в зависимости от стадии сукцессии, в которой в данный момент времени находится комплекс почвенных микроорганизмов и других условий.

При достижении популяцией очень высокого уровня начинают действовать механизмы антибиоза со стороны почвенных микроорганизмов, которые приводят к понижению их численности (рис. 110). Это действие хищников (простейших), паразитов (бделловибрионы), микробов антагонистов (продуценты антибиотиков). При низкой численности популяции, напротив, действуют механизмы метабиоза (почвенные гидролазы образуют легкодоступные мономеры), повышающие численность популяции. В результате действия этих механизмов популяции обычно стабилизируются на среднем уровне.

Обнаружено, что внесенная популяция даже на уровне 10^{6-7} на 1 г почвы почти не влияет на численность бактерий, определяемую прямым микроскопическим методом. В то же время, если внести две популяции, например, микроба антагониста и чувствительного к антибиотику микроорганизма или микроба гидролитика и микроба, не обладающего гидролитической активностью (рис. 111), то вторая популяция явно отвечает на внесение первой, т.е. две разные внесенные клетки взаимодействуют, несмотря на то, что они разделены тысячами аборигенных бактерий.

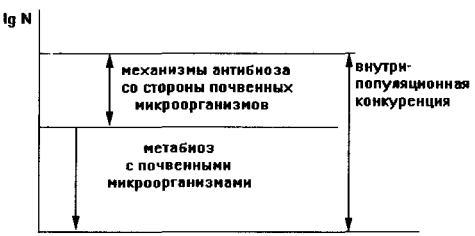


Рис. 110. Механизмы, приводящие к стабилизации популяции на среднем уровне

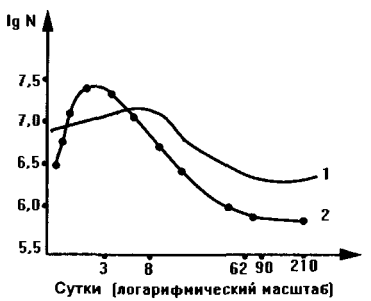


Рис. 111. Динамика популяций клубеньковых бактерий:

1 — с внесением актиномицета гидролитика; *2* — без внесения актиномицета (контроль)

Напомним, что в почве содержится 10^9, а внесли 10^{6-7} клеток. Это связано с тем, что большинство почвенных бактерий находится в неактивном состоянии, а внесенные — в активном.

Для почвенных микробиологов нет ничего более желательного и необходимого, чем управление микробными популяциями в почве. Это могут быть микробы, разлагающие нефть, пестициды, микробы азотфиксаторы, продуценты физиологически активных веществ и др. Обычно ставится задача интенсификации деятельности определенной группы микроорганизмов, но иногда необходимо и подавление. Например, применяются специальные ингибиторы нитрификации для подавления автотрофных нитрификаторов, проводящих первую фазу этого процесса.

Регулируя окружающие условия, можно по намеченной схеме повышать, понижать или поддерживать на определенном уровне численность популяции в почве (рис. 112). Так, внесение простых сахаров дает возможность поднять численность популяции

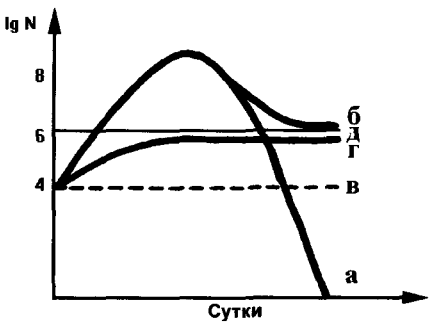


Рис. 112. Динамика популяции внесенного в естественную нестерильную почву микроорганизма:

а — популяция имеет резко выраженный максимум численности, а затем погибает; *б* — популяция имеет резко выраженный максимум численности, а затем стабилизируется на достаточно высоком уровне; *в*, *д* — численность популяции сохраняется на уровне внесения; *г* — уровень популяционной плотности повышается после внесения, и равновесие наступает при высокой популяционной плотности; N — численность клеток на 1 г почвы

на 2–4 и даже 5 порядков, т.е. в 100–100 000 раз. Внесение микробов, обладающих гидролитической активностью, или внесение полимеров (целлюлозы, хитина) дает возможность не только повысить популяционную плотность, но и поддерживать ее на высоком уровне. Принято считать, что популяция бактерий имеет существенное экологическое значение при плотности 10^6 клеток на 1 г почвы; это при условии, что клетки активны. Удержание популяции на очень высоком уровне (10^8–10^{10} клеток на 1 г почвы) представляется трудным и даже невозможным, так как при повышении уровня популяционной плотности клеток выше 10^6 начинают активно действовать механизмы антибиоза (антибиотики, выедание простейшими, действие бделловибрионов). Однако кратковременный пик вполне достижим.

Изучение общих законов поведения микробных популяций в почве, определяемое методом искусственного внесения в почву маркированных популяций, дает ключ к управлению микробными популяциями в почве и особенно в ризоплане растений.

Популяционная экология большое внимание уделяет изучению типов взаимодействия двух популяций (табл. 10).

Таблица 10

Типы межвидовых биотических взаимодействий

Тип взаимодействия	Виды		Общий характер взаимодействия
	1	2	
1. Нейтрализм	0	0	Популяции не влияют друг на друга
2. Конкуренция, непосредственное взаимодействие	–	–	Прямое взаимное подавление обоих видов
3. Конкуренция, взаимодействие из-за ресурсов	–	–	Опосредованное подавление, возникающее, когда появляется недостаток в каком-либо факторе, используемом обоими видами
4. Аменсализм	–	0	Популяция 2 подавляет популяцию 1
5. Паразитизм	+	–	Популяция паразита 1 обычно больше, чем популяция жертвы 2
6. Хищничество	+	–	Особи хищников 1 обычно больше, чем особи жертвы 2
7. Комменсализм	+	0	Пользу от объединения получает только популяция 1
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но оно не обязательно
9. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и оно обязательно

1. Нейтрализм — популяции не влияют друг на друга. Такое явление может наблюдаться, когда популяции разделены в пространстве (в том числе и по микрозонам) или во времени. Если популяции не разделены в пространстве, то такое положение скорее представляется гипотетическим. Однако существуют микроорганизмы с разными потребностями, например целлюлозолитические и нитрификаторы в условиях высокого содержания аммония.

2. Конкуренция (непосредственное взаимодействие) — прямое взаимное подавление обоих видов. Микробы антагонисты образуют антибиотики, действующие друг против друга.

3. Конкуренция из-за ресурсов — опосредованное подавление, возникающее, когда появляется недостаток в каком-либо

факторе, используемом обоими видами. Это наиболее широко распространенный тип конкуренции: за органическое вещество, за источники азота, фосфора и калия, железа, микроэлементы, витамины, за воду, свет и др. Обычно побеждает тот организм, который быстрее растет или тот, который может усваивать вещества из рассеянного состояния. С помощью специфических сидерофоров микроорганизмы борются за железо.

На основе конкурентного исключения основано известное в общей экологии правило Гаузе, которое утверждает, что два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут существовать вместе. Два близкородственных вида инфузорий *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* прекрасно росли отдельно, но при совместном культивировании всегда побеждала *Paramecium aurelia*, а *P. caudatum* погибала (рис. 113). Это обусловлено тем, что первый вид растет быстрее.

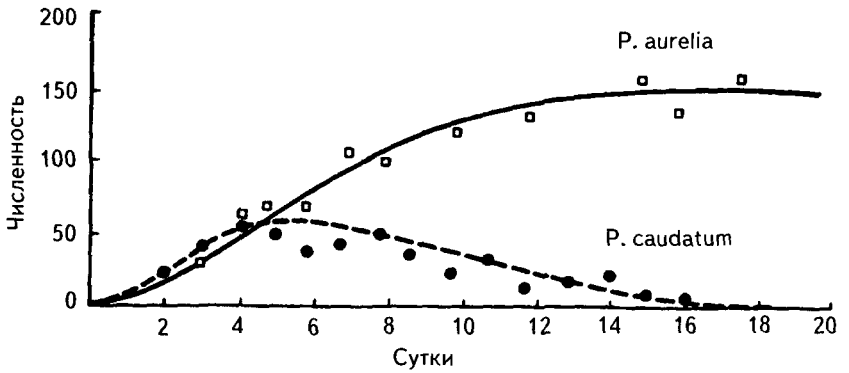


Рис. 113. Динамика популяций двух видов парамеций при их совместном культивировании. Два близкородственных вида не могут занимать одну экологическую нишу (*правило Гаузе*)

4. Аменсализм (не сотрапезники) — одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния (микроб антагонист, образующий антибиотик против другого микроорганизма, и чувствительный микроорганизм).

5. Паразитизм — паразит существует за счет хозяина, иногда убивает его, иногда приносит вред, не убивая. Популяция паразита обычно по численности больше, чем популяция хозяина, и он мельче хозяина. Примером паразитов микроорганизмов могут быть фаги и *Bdellovibrio*. В экологии как паразиты обычно рас-

сматриваются и патогенные для растений и животных микроорганизмы.

6. Хищничество — уничтожение хищником жертвы. Популяция хищника меньше популяции жертвы. Простейшие питаются бактериями и грибами, хищные грибы поедают нематод.

7. Комменсализм — популяция комменсала получает пользу от объединения с популяцией хозяина, для которого это объединение безразлично. В некоторых случаях это метабиоз, т.е. использование одним микроорганизмом продукта метаболизма другого, не вредного для первого. Гидролитики могут отдавать рассеянный мономер, микробы могут отдавать избыток витамина.

8. Протокооперация — взаимодействие друг с другом полезно для обеих популяций, но не является облигатным. Это например взаимодействие целлюлозоразлагающих грибов, дающих бактериям глюкозу и бактерий, фиксирующих для грибов азот.

9. Мутуализм (взаимовыгодный) — облигатное взаимодействие полезное для обеих популяций. В микробиологии этот тип взаимоотношений обычно называют симбиозом. Это симбиоз гриба и водоросли в лишайниках, симбиоз клубеньковых бактерий с бобовыми растениями, симбиоз актиномицетов рода *Franckia* с рядом небобовых растений, симбиоз папоротника азолла с цианобактериями.

Мутуализм иногда обозначают как синтрофные взаимодействия. Синтрофными отношениями называют пищевые связи в том случае, когда субстрат потребляется только смешанными популяциями, не способными к его использованию в чистых культурах. Наиболее широко распространенным механизмом, лежащим в основе синтрофного взаимодействия, является обмен факторами роста. Также часто встречаются синтрофные ассоциации, основанные на обмене субстратами роста или удалении токсических продуктов обмена. Синтрофные отношения могут представлять собой и взаимодействия по линии катаболитного обмена. В результате синтрофных взаимодействий между метанобразующим бактериями и первичными анаэробами метаногенная популяция приобретает способность превращать в метан широкий спектр субстратов, которые в анаэробных условиях недоступны чистым культурам.

Следует подчеркнуть два общих экологических принципа: в ходе эволюции и развития экосистемы существует тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий и увеличению роли положительных, способствующих выживанию взаимодействующих

видов. В новых ассоциациях вероятность возникновения сильных отрицательных взаимодействий больше, чем в старых ассоциациях.

Целую эпоху в микробиологии составило изучение микробов антагонистов и образуемых ими антибиотиков. Из почвенных микроорганизмов были выделены десятки лекарственных веществ — антибиотиков, которые сыграли и играют огромную роль в лечении бактериальных и грибных заболеваний. Был налажен поиск микробов антагонистов и выделение образуемых ими антибиотических веществ. Во всем мире были открыты специальные институты антибиотиков. Эта работа ведется и в настоящее время, но новых эффективных антибиотиков открывают мало. Видимо, уже почти все открыто или еще не нашли тех специфических групп микроорганизмов, которые образуют еще не изученные антибиотики. Широко применяют химические модификации открытых ранее антибиотиков.

Отличительные свойства антибиотиков заключаются в том, что они действуют в низких концентрациях и избирательно на определенные микроорганизмы. Антибиотики имеют характерные спектры действия (набор чувствительных микроорганизмов). История открытия антибиотиков довольно длительна. Сотни микробиологов наблюдали, что на чашках Петри вблизи от некоторых микробных колоний вырастают ущербные колонии других организмов, у которых как бы растворен, отъеден или не вырос обращенный к микробу антагонисту край. Однако очень долго не могли понять, что за этим явлением лежит огромная область возможной борьбы с вредными микроорганизмами. Первым мысль о возможном использовании микробов антагонистов для лечения болезней высказал Л. Пастер, однако, его предположение осталось незамеченным. В 1929 г. англичанин А. Флеминг случайно обнаружил гриб пеницилл, который подавлял развитие грамположительных бактерий. На протяжении многих лет он пытался лечить раневые инфекции с помощью плесени, причем с успешными результатами. Коренной перелом в проблеме наступил только тогда, когда из гриба было выделено активное вещество, названное пенициллином. Во время Второй мировой войны его производство было налажено в США, а авторы открытия, спасшего миллионы жизней, были удостоены Нобелевской премии. Это были А. Флеминг, Х. Флори и Е. Чейн. Затем поиск микробов продуцентов антибиотиков увенчался успехом в другой области. С. Ваксман, Б. Буги и А. Шац выделили стрептомицин из почвенного актиномицета, т.е. из совершенно другой

группы микроорганизмов. Это открытие также было удостоено Нобелевской премии. Стрептомицин спас миллионы людей, особенно больных туберкулезом. В дальнейшем оказалось, что многие микроорганизмы продуцируют антибиотики, различные по спектрам действия на микроорганизмы и по механизмам действия. Выделены и охарактеризованы тысячи антибиотиков. Очень много антибиотиков образуют актиномицеты, среди бактерий — бациллы, многие грибы. К сожалению, в медицине могут применяться только некоторые, так как большинство обладает сильным токсичным действием не только на патогенные микроорганизмы, но и на человека. Все-таки в медицине в настоящее время используются многие десятки антибиотиков, т.е. сложные органические вещества, образуемые микроорганизмами и оказывающие микробоцидное или микробостатическое действие на другие микроорганизмы. Токсинами называют подобные же вещества, но оказывающие подавляющее действие на растения или животных. Часто одно и то же вещество оказывается и антибиотиком, и токсином. Вообще все вещества в высоких концентрациях оказываются токсичными. Поэтому наиболее безвредными являются те антибиотики, для которых лечебная доза по концентрации резко отличается от токсичной. Механизмы действия антибиотиков резко различаются. Пенициллин и цефалоспорин подавляют синтез бактериальной клеточной стенки (пептидогликана). Макролиды (эритромицин) подавляют функцию 50 S-субъединиц рибосомы. Аминогликозиды (стрептомицин, неомицин) прекращают работу 30 S-субъединицы рибосомы. Полимиксин разрушает цитоплазматическую мембрану и т.д. Антибиотики относятся к разным классам химических соединений: β-лактамы, макролиды, аминогликозиды, тетрациклины, полипептиды, полиеновые антибиотики и др.

Большая неожиданная неприятность в применении антибиотиков обнаружилась постепенно. Она заключается в том, что патогенные микробы довольно быстро дают резистентные формы и дозы антибиотиков для лечения приходится увеличивать, а затем переходить на другой антибиотик. Создались условия соревнования: микробиологи быстрее повысят продуктивность штаммов и найдут новые антибиотики или микробы приспособятся к ним. На помощь микробиологам пришли химики, которые стали создавать химические модификации антибиотиков. Микробы какое-то время оставались чувствительными к ним. Однако в общей гонке пока побеждают микробы. Антибиотики первого поколения стали неэффективными, так как заражение людей происходит

резистентными формами. Приходится выделять от больного возбудитель заболевания и в лаборатории на питательных средах выяснять, какой антибиотик на него действует. Но нас больше интересует экологический, а не медицинский аспект проблемы. С. Ваксман был крупнейшим американским почвенным микробиологом, издавшим два учебника по почвенной микробиологии. Он хорошо разбирался в вопросах экологии. После открытия способности почвенных микроорганизмов синтезировать антибиотики встал вопрос об их возможной экологической роли как регулятора микробоценоза почв. Как это не парадоксально, С. Ваксман ответил на этот вопрос отрицательно. Он привел много доказательств в пользу своей гипотезы. Отметим только самое веское из них. Если бы антибиотики играли существенную роль в природе, то в окружающей среде должны были бы преобладать резистентные формы микроорганизмов, а этого не наблюдается. Действительно резистентные формы микроорганизмов из почв выделяются, но их немного и они устойчивы к малым концентрациям антибиотиков. Русский ученый Н.А. Красильников развивал противоположную гипотезу и доказывал, что в почве антибиотики имеют существенное значение в формировании микробоценозов. Он обнаружил образование антибиотиков в почвах, правда, только при искусственном внесении в нее продуцента или достаточного количества питательных веществ. В таких условиях образовывались и токсины, которые резко подавляли рост растений. Ограничения в распространении резистентных форм в природе он объяснял микрозональностью в развитии микробов, небольшими размерами их колоний и малой вероятностью появления среди них мутантов. Клиническая практика широкого применения антибиотиков изменила эту обстановку в популяции народонаселения, но насколько известно существенно не повлияла на почвенные микроорганизмы. Отметим, что затронутые вопросы нуждаются в тщательном экспериментальном изучении и, возможно, касаются фундаментальных основ функционирования микробоценозов и их изменения под влиянием антропогенного фактора.

ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ

Долгое время почвенные микробиологи считали, что именно характеристика микробного сообщества даст наиболее точное и правильное представление о почвенных организмах и тех изменениях в микробиологических свойствах почвы, которые проис-

ходят под действием тех или иных факторов. Эту задачу решали методом посева на агаризованные среды: мясо-пептонный агар (МПА), крахмало-аммиачную среду, среду Эшби, почвенный агар для учета так называемого «общего» количества бактерий и актиномицетов и на сусло-агар или подкисленную (для предотвращения роста бактерий) среду Чапека для учета грибов. В разных почвенных горизонтах и разных типах почв определяется разное количество микроорганизмов. Оно резко изменяется при различных антропогенных воздействиях (распашка почвы, внесение удобрений, известкование, орошение, осушение и др.). Было принято общее положение «чем больше микробов, тем лучше». Примитивными методами изучался и качественный состав микроорганизмов в основном по морфологии колоний. Хотя такой подход и давал некоторые ценные сведения, он оставался далек от совершенства. Во-первых, на указанных средах вырастает лишь малая часть микроорганизмов, находящихся в почве (указанные среды являются узкоэлективными и пригодны только для определенных микробов). Во-вторых, остается неизвестным, какие из них находились в почве в активном состоянии, а какие — в анабиозе. Вообще целью эколога является выяснение вопроса о том, какой микроорганизм и с какой скоростью ведет тот или иной процесс, причем не на питательной среде, а непосредственно в почве. Численность и активность для микробов являются двумя разными характеристиками.

Широкое распространение получило определение так называемых физиологических групп микроорганизмов в почве (сахаролитиков, целлюлозоразлагающих, пектинолитических, крахмалолитических, хитинолитических, азотфиксаторов, денитрификаторов, аммонификаторов, нитрификаторов, сульфатредуцирующих бактерий, метаногенов, метанотрофов, термофилов, психрофилов, ацидофилов, алкалофилов и др.). Часто проводились качественные и только иногда делались попытки провести количественные определения. Интенсивность процессов, как правило, определялась только в лаборатории в почвенных образцах, т.е. не реальная, а потенциальная. Вообще следует четко различать реальную (актуальную, полевую) биологическую активность и потенциальную (лабораторную, максимальную). Реальную активность можно определять всего по нескольким показателям (в основном это газовый анализ). Такие определения очень трудоемки из-за пестроты почвенного покрова и временных колебаний, т.е. определения необходимо проводить в нескольких точках в разные часы в течение суток, в разные сутки, месяцы и

годы. Нет такого показателя, который характеризовал бы общую активность всех организмов. Однако показательными являются такие процéссы как выделение CO_2, скорость азотфиксации (определение выделения этилена ацетиленовым методом), определение скорости выделения и поглощения окиси и закиси азота, образования и поглощения метана, поглощения угарного газа (CO). Реальную активность неплохо определяют аппликационные методы, когда в почву помещают кусок льняной ткани и после продолжительной экспозиции (10–30 дней) определяют убыль в весе, т.е. разложение целлюлозы, а также накопление аминокислот и белков нингидриновым методом.

Все остальные методы определяют только потенциальную активность почв, которая, как правило, в десятки и сотни раз выше реальной. Это в первую очередь относится к газовым анализам, проводимым в лаборатории на почвенных образцах, помещенных в оптимальные условия температуры, влажности и др. Потенциальная активность различна для разных почв и разных состояний почвы и дает ценную информацию об этой почве. К определению потенциальной активности следует отнести все методы определения численности микроорганизмов методом посева и прямыми микроскопическими методами, а также определение ферментативной активности почв (в настоящее время определяют активность в почве 50 ферментов или даже групп ферментов). Таксономическая характеристика также слабо связана с активностью в реальных условиях.

Микробиология добилась огромных успехов в изучении процессов и превращений веществ, которые могут осуществлять микроорганизмы. Вероятно подавляющее большинство из них известно, но какой микроорганизм или группа микроорганизмов играют главную роль в данной почве в осуществлении определенного процесса, обычно остается неизвестным, хотя ясно, что главную роль в разложении целлюлозы и лигнина во всех почвах играют грибы, а в азотфиксации под бобовыми культурами — клубеньковые бактерии.

Характеристика биологической активности почв (биологических свойств почв) и микробных сообществ нужна для: 1) понимания генезиса почв, объяснения роли организмов (биологического фактора) в образовании почв разных типов, 2) понимания роли почвенных микроорганизмов в круговороте веществ, 3) выяснения роли почвенных организмов в биосферных функциях почв, 4) определения законов и принципов функционирования комплекса почвенных организмов, 5) биодиагностики и биоиндикации почв, 6) увеличения продукции растений и повышения

ее качества, 7) устранения вредных антропогенных воздействий на почву, 8) рационального ведения сельского хозяйства, 9) управления микробиологическими (биологическими процессами) в почве, 10) оценки степени воздействия антропогенного фактора на почвы и их продуктивность.

Микробные системы играют первостепенную роль в круговороте веществ и потоках энергии в биогеоценозах, они, в конечном счете, определяют гомеостаз экосистем. В природе есть экосистемы, состоящие из одних микроорганизмов, но нет экосистем, включающих только высшие организмы. Следовательно, один из центральных вопросов экологии — организация и устойчивость биологических систем — не может быть решен без привлечения данных, касающихся структурно-функциональной организации микробных сообществ. Чтобы понять и оценить, как организованы в пространстве и времени микробные сообщества, необходим системный подход. Именно такой подход является приоритетом отечественного естествознания. Один из выдающихся русских ученых, создатель новой отрасли естествознания — почвоведения, В.В. Докучаев был первым ученым, который открыл закономерную связь между мертвой и живой природой, между растительным, животным и минеральным царствами. Он «предвосхитил, в сущности, главный принцип системного метода исследования, который получил широкое распространение только в середине 20-го века» (Добровольский, 1996).

Созданное В.В. Докучаевым учение о географической зональности природы получило дальнейшее развитие в трудах многих русских ученых, основоположников научных школ и новых дисциплин, появившихся на стыке наук: В.Н. Сукачева, Н.В. Дылиса, В.М. Лавренко (биогеоценология), Н.А. Северцова, В.Н. Беклемишева, Ю.И. Чернова, И.В. Стебаева (экологическая биогеография и зоогеография), И.К. Пачоского, Л.Г. Раменского, Т.А. Работнова (ботаническая география и фитоценология) и др.

Методологические подходы к изучению структурно-функциональной организации микробных сообществ в наземных экосистемах

ЛОКУСНЫЙ ПОДХОД

В любой почве имеются различные локусы для развития микроорганизмов. Они различаются по условиям, в них развиваются микробные сообщества с различными доминантами. В качестве

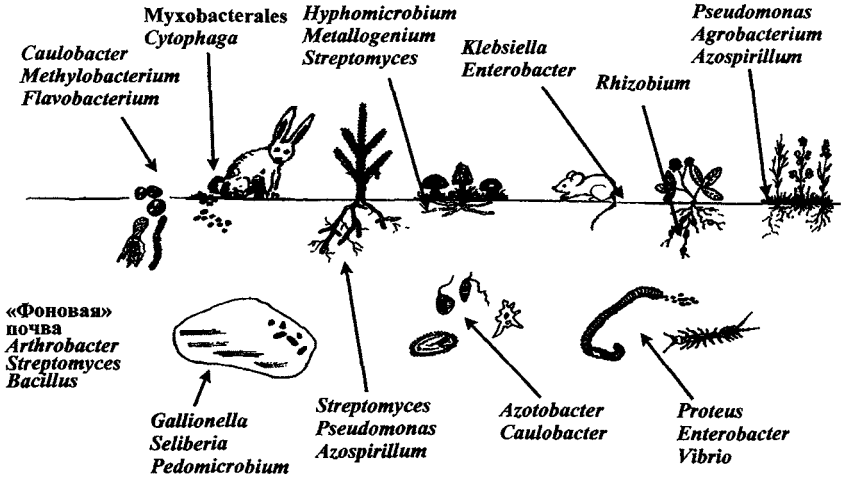


Рис. 114. Различие бактериальных сообществ в разных почвенных локусах

примера приведем доминирующие роды бактерий в различных локусах (рис. 114). Это поверхность водорослей, экскременты животных, ризосфера древесных пород, мицелий и плодовые тела высших грибов, бобовые и злаковые растения, «фоновая» почва, содержащая из органических веществ только гумус, железо-марганцевые конкреции, простейшие животные, пищеварительный тракт различных беспозвоночных животных и их экскременты. Видно, что везде доминируют разные микроорганизмы. На рис. 114 дана упрощенная схема. В действительности картина еще сложнее.

ВЕРТИКАЛЬНО-ЯРУСНЫЙ ПОДХОД

Вертикально-ярусный подход заключается в одновременном исследовании микробных комплексов в пределах всех ярусов экосистемы: надземном (филлоплана древесных и травянистых растений), наземном (подстилки, моховой и лишайниковый покровы, напочвенные разрастания водорослей), почвенном (включая все генетические горизонты) (рис. 115). Для изложения данных по стратификации микробных сообществ главным является то, что растительные сообщества благодаря вертикально-ярусной организации в целом определяют пространственную организацию микробных сообществ в экосистемах. Это следует рассматривать в эволюционном аспекте взаимоотношений микроорганизмов и растений.

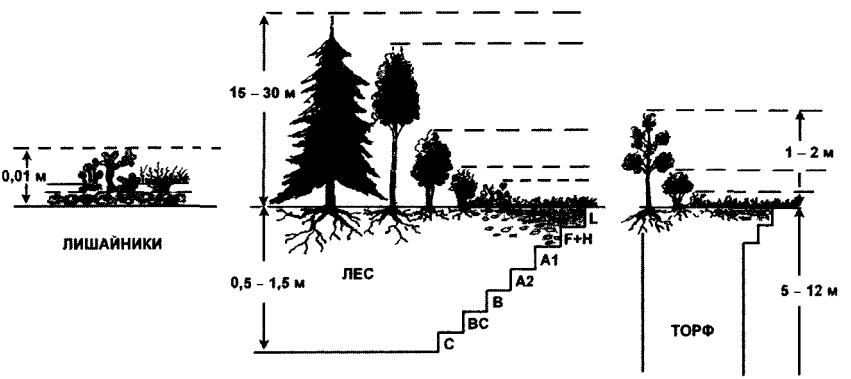


Рис. 115. Вертикальная стратификация в наземных экосистемах

Стратификация микробоценозов выражена уже в альгобактериальных матах и корочках напочвенных разрастаний водорослей, толщина которых достигает 1–3 см, и в лесных биомах, где толщина биогеоценотического покрова достигает десятков метров. Микробные сообщества входят в каждый из ярусов или слоев в качестве постоянного и необходимого компонента. Как в альгобактериальных сообществах, так и в сложных фитоценозах с высшими растениями, существуют ярусы, четко различающиеся по функциям и таксономической структуре. Так, в галофильных матах слои оксигенного фотосинтеза, аноксигенного фотосинтеза и деструкционной зоны характеризуются специфическими таксонами. Это цианобактерии верхнего слоя, пурпурные и зеленые бактерии во втором слое, сульфатредукторы и метанобразующие бактерии в третьем.

В напочвенных разрастаниях водорослей в самом верхнем слое доминируют грамотрицательные аэробные бактерии и стрептомицеты, устойчивые к метаболитам водорослей и использующие их экссудаты в качестве питательных веществ; микроаэрофилы-азотфиксаторы (азоспириллы) — во втором ярусе, и бациллы и коринеподобные бактерии, питающиеся уже отмершими остатками водорослей, в третьем ярусе. Рост этих бактерий ингибируется прижизненными выделениями водорослей.

Аналогичная картина наблюдается в лесных и степных подстилках, где чередование слоев отражает сукцессию микроорганизмов, складывающуюся в процессе переработки растительного субстрата: в верхнем слое — это грамотрицательные аэробные и факультативно-анаэробные бактерии, начинающие процесс

деструкции растительных остатков и использующие водорастворимые мономеры; при переходе к нижележащим слоям происходит нарастание доли сапробионтов, представленных миксобактериями, бациллами, актиномицетами, осуществляющими гидролиз сложных растительных полимеров. В почвенном ярусе доминантами являются такие типичные педобионты, как артробактер и стрептомицеты.

Следует отметить, что с живыми растениями, метаболитами которых питаются бактерии, либо с начальными этапами деструкции растительных остатков наиболее тесно связан класс протеобактерий. В циано- и альгобактериальных матах они представлены α-, β- и γ-подклассами. В напочвенных разрастаниях водорослей большинство таксонов верхних слоев, связанных трофически с живыми водорослями, относятся в основном к β-ветви протеобактерий — экологической группировке копиотрофов. Этот же комплекс бактерий характерен для фитопланы высших растений.

Гидролиз мертвых растительных остатков осуществляется как таксономически, так и функционально отличной от ассоциированных с живыми растениями группой бактерий, относящихся к ветви грамположительных прокариот. Это как аэробные (бациллы), так и анаэробные (клостридии) спорообразующие бактерии, а также различные представители класса актиномицетов, куда входят и корине- и нокардиоподобные бактерии. Все они в отличие от класса протеобактерий (микрофлора рассеяния) обладают гидролазами, благодаря которым осуществляется деструкция сложных растительных полимеров.

Для функционирования любой экосистемы, определяемой взаимоотношениями автотрофного продуцента — растения с микроорганизмами — редуцентами, необходимы все экологические группировки микроорганизмов, так как устойчивое сообщество должно быть полифункциональным.

Заселение суши высшими растениями могло быть только при условии, что на ней уже существовала микробная система деградации биомассы. В противном случае после первоначальной колонизации система должна была прекратить существование. Первоначально эту роль выполняли бактерии, сопровождавшие все стадии жизни растения начиная от прорастания семени и заканчивая отмершими растительными остатками.

Особую роль в жизни растений сыграли мицелиальные микроорганизмы. Теория коэволюционного освоения суши предполагает существенную роль симбиотической ассоциации грибов и

водорослей в виде лишайников, растений и грибов в виде микориз в становлении наземной флоры. Прокариотные мицелиальные организмы также способны образовывать микоризу на корнях многих кустарников и трав. Актиномицетный мицелий был обнаружен на древних водорослях — вендотениях. Такое партнерство позволило решить проблемы питания на суше. Все основные экологические группы растений (кроме цветковых) сложились уже в девоне, т.е. наблюдался быстрый скачок от водорослей ордовика до развитой флоры девона благодаря симбиотическим ассоциациям грибов и актиномицетов с растениями. Это партнерство сохранилось и до сих пор — 9/10 видов всех растений микотрофны, т.е. на корнях имеют микоризу. Более 160 видов растений на корнях имеют актиноризу. В основе симбиоза лежит снабжение растения актиномицетами рода *Franckia* связанным азотом в обмен на получаемые продукты фотосинтеза. Грибы распространялись на сушу не только в виде различных микориз. Наиболее ранние наземные сапротрофные грибы известны с позднего силура и раннего девона. Поступление растительных остатков, содержащих лигноцеллюлозу, способствовало выходу на первый план активных деструкторов этих сложных полимеров, т.е. грибов. Таким образом, прежняя деструкционная бактериальная цепь, сложившаяся во времена господства цианобактерий, была заменена на комплекс сапротрофных грибов — разрушителей лигноцеллюлозы. Именно грибы, по последним данным, составляют 90% и более от общих запасов микробной биомассы во всех типах почв. Благодаря их деятельности в комплексе с другими группами микроорганизмов осуществляется конвейерная переработка растительного опада, наглядным отражением которой являются стратифицированные слои подстилок и почвенных горизонтов.

Таким образом, растения и микроорганизмы прошли длительный путь коэволюции, и в настоящее время продолжается их тесная взаимосвязь на разных иерархических уровнях.

В микробиологии такое направление, связанное прежде всего с ярусной организацией растительных сообществ, до последнего времени почти не развивалось, и при сравнении микробных сообществ разных природных зон анализировали в основном лишь гумусовый горизонт (A1) почвенного профиля. При таком подходе учитывалась весьма незначительная и большей частью не очень активная доля микробного населения почв. Так, из бактерий высевались из усредненных почвенных образцов в основном бациллы и актиномицеты, т.е. те формы, которые находятся в почве большей частью в виде покоящихся спор и конидий.

Стратиграфический анализ микробных сообществ в разных типах биомов позволил выявить ряд закономерностей в пространственной организации микробных комплексов, показав, что принципы вертикальной дифференциации сообществ, выявленные на примере растений и животных, распространяются и на микроорганизмы.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Географический подход к изучению микробных сообществ был впервые предложен академиком Е.Н. Мишустиным, показавшим, что закон географической зональности применим и к микроорганизмам. Основными объектами, на которых были установлены закономерности в географическом распределении видов в почвах, были спорообразующие аэробные бактерии — бациллы. Идентификация до вида проводилась визуально на основании культурально-морфологических особенностей колоний на специально подобранной среде. В результате было показано, что видовой состав доминирующих бацилл меняется при переходе от северных почв к южным.

В течение длительного периода времени в литературе не появлялось новых сообщений, подтверждающих либо опровергающих приуроченность отдельных видов микроорганизмов к определенным географическим зонам и типам почв. Это связано с тем, что накопление фактического материала, пригодного для географического анализа, в микробиологии происходит очень медленно с огромными затратами труда и времени, связанными прежде всего с трудностями количественного учета и видовой идентификации микроорганизмов, особенно бактерий.

Смена парадигмы, касающейся эволюции микробного мира, привела к осознанию необходимости изучения не географической приуроченности отдельных видов, а соответствия ландшафта и микробного сообщества, развивающегося в нем в соответствии с климатическими и другими условиями. Именно с этих позиций микробной биогеографии и анализируется структура микробоценозов в почвах разных природно-климатических зон.

СУКЦЕССИОННЫЙ ПОДХОД

Микробные сообщества постоянно претерпевают сукцессионные изменения. В течение годового цикла происходит сукцессия почвенных микроорганизмов, например, последовательная смена групп и видовых популяций микроорганизмов при разложе-

нии растительного опада. При этом флуктуирует и суммарная биомасса, и таксономический состав почвенной микробиоты. Существенные изменения в соотношении численности различных групп микроорганизмов в значительной мере определяют изменения в направленности и интенсивности проводимых почвенной микробиотой процессов. Характер сукцессии определяется как внешними воздействиями, такими как обогащение почвы органическим веществом, внесение удобрений, попадание загрязнителей, оттаивание и замерзание почвы, увлажнение сухой почвы, так и внутренней логикой процесса, когда предыдущие сукцессионные события создают необходимые предпосылки для последующих. Сам процесс почвообразования (как и процесс деградации) также сопровождается микробной сукцессией.

Использование разработанных подходов и методов для экологической оценки микробных сообществ наземных экосистем

СТРУКТУРА МИКРОБОЦЕНОЗОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ: ВЕРТИКАЛЬНО-ЯРУСНЫЙ ПОДХОД

Для наземных экосистем основным фактором, определяющим вертикальное распределение микроорганизмов, является характер субстрата, обеспечивающего определенный тип питания микробиоты. Так, в филлоплане это прижизненные выделения растений, представляющие собой водорастворимые органические соединения (сахара, органические кислоты, аминокислоты). В лесных и степных подстилках это различные полимеры: крахмал, целлюлоза, ксиланы, лигнин, содержащиеся в растительном опаде; в почве — гумусовые вещества, минеральные компоненты. Температура, освещенность и концентрация кислорода не имеют такого значения для вертикальной стратификации микробных сообществ наземных биогеоценозов, как для водных экосистем.

В лесных экосистемах при переходе от надземного яруса (филлоплана растений) к наземному (подстилка) наблюдается резкое увеличение численности всех групп микроорганизмов. Если для дрожжей и грибов это увеличение составляет около одного порядка, то для бактерий оно может измеряться двумя-тремя порядками.

В этом специфическом горизонте происходит ежегодное пополнение органическим веществом за счет хвои, шишек, веточек, листьев деревьев и кустарников, цветков, семян и ягод лесных

растений, остатков животных и продуктов их жизнедеятельности. В отличие от почвенных горизонтов подстилка динамична: ее мощность и запасы (масса) резко изменяются в течение года́ и по слоям. В этом наиболее подвижном биогеоценотическом горизонте наблюдаются и наибольшие сезонные колебания численности микроорганизмов. Самые высокие показатели соответствуют влажным и часто холодным периодам года (весна, осень, зима) и большей частью приходятся на верхний слой подстилки (табл. 11).

Таблица 11

Численность дрожжей (тыс./г) в лесных подстилках и почвах в разные сезоны года (Московская обл.)

Тип леса	Горизонт	Май	Июнь	Июль	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Березняк	01 (L)	1010	94	50	3400	1710	2210
	02+03 (F+H)	–	442	31	4370	–	840
	A1	270	78	12	185	147	181
	A2	105	52	–	20	65	230
Ельник	01 (L)	–	–	–	–	–	–
	02+03 (F+H)	5000	907	2100	2500	40	1800
	A1	208	178	10	130	34	300
	A2	195	57	1	11	7	76

При переходе к почвенному ярусу наблюдается снижение плотности популяций как бактерий, так и грибов и дрожжей, причем численность этих групп может падать на один-два порядка. Распределение прокариотных мицелиальных микроорганизмов по ярусам лесных биомов носит особый характер: наблюдается постепенное, довольно плавное увеличение численности от верхнего к нижним слоям подстилки и далее к почвенным горизонтам. Максимум численности актиномицетов приходится на верхний гумусированный горизонт A1. Почва является тем природным субстратом, из которого актиномицеты выделяются в наибольшем количестве и разнообразии, составляя четвертую часть от всех бактерий, выделяемых из почвы на синтетических питательных средах. Однако представители некоторых родов актиномицетов (*Streptoverticillium*, *Micromonospora*) обнаруживаются в подстилке в значительно большем количестве, чем в почве. Так, для стрептовертициллов число КОЕ/г субстрата на порядок выше в слое подстилки (F+H), чем в горизонте A1 (табл. 12).

Распределение микроорганизмов в пределах почвенного профиля имеет общий для всех групп биоты характер: снижение плот-

Таблица 12

Численность представителей разных родов актиномицетов в подстилке и дерново-подзолистой почве (тыс. КОЕ/г субстрата)

Горизонт	Глубина, см	*Streptomyces*	*Streptoverticillium*	*Streptosporangium*	*Micromonospora*	*Nocardia*
01 (L) 02+03 (F+H)	0–2	300±150	2,0±0,9	6,3±3,1	10,5±2,7	10±7,3
	2–3	800±350	40±25	12±8,3	26±9,6	8±3,9
A1	3–12	1300±600	2,5±1,1	31±18,2	8,1±2,7	12±7,2

ности популяций по мере перехода от гумусированного к минеральным горизонтам почв. Так, в подзолистом горизонте A2 численность как прокариотных, так и эукариотных микроорганизмов на порядок ниже, чем в вышележащем горизонте A1.

Таким образом, по вертикальной структуре лесных биогеоценозов от надземного яруса к наземному прослеживается увеличение плотности заселения субстрата всеми микроскопическими обитателями. В почвенном ярусе происходит довольно резкое снижение численности всех групп микроорганизмов, кроме актиномицетов.

Следовательно, ярусом с максимальной концентрацией жизни микроскопических существ являются лесные подстилки. В этом же ярусе сосредоточены и разнообразные группировки мелких членистоногих и простейших. В лесных подстилках значительно выше и ферментативная активность по сравнению с почвенными горизонтами.

Бактерии. В надземном ярусе лесов бактерии обнаруживаются на поверхности листьев и трав, на коре, шишках, цветках и плодах, в почках и семенах, т.е. на всех органах растений (рис. 116, 117, табл. 13). Живое растение представляет собой совокупность специализированных экониш бактерий. Распределение микроорганизмов по поверхности различных органов носит ярко выраженный микролокусный характер. Существенной экологической особенностью эпифитных бактерий является их способность развиваться в прикрепленном состоянии. При этом в механизме адгезии значительную роль играют слизистые выделения как бактерий, так и растений. Защитную роль от световых лучей выполняют каротиноидные пигменты, образуемые большинством эпифитных бактерий и составляющие всю гамму желто-оранжево-красных тонов.

Большинство обитателей филлопланы живет за счет прижизненных выделений растений. Эти бактерии составляют основное

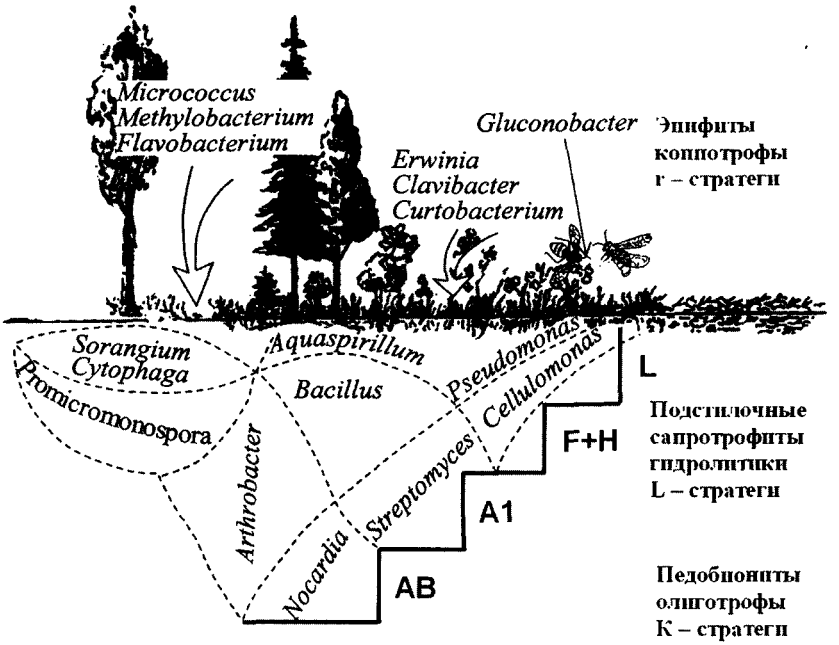


Рис. 116. Распределение бактерий по ярусам лесного биогеоценоза

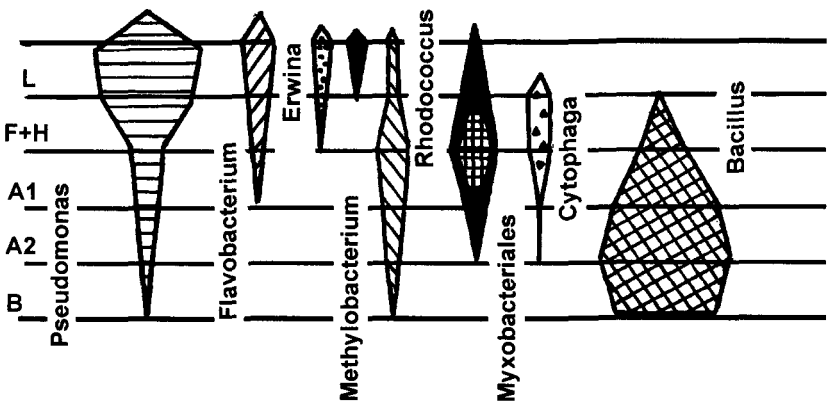


Рис. 117. Распределение бактерий по горизонтам дерново-подзолистой почвы

Таблица 13

Доминирующие роды бактерий в разных ярусах лесного биогеоценоза

Ярус	Горизонт, субстрат	Род	Функционально-трофические группы
Надземный	Кора ели, шишки, хвоя, листья деревьев и кустарников	*Aquaspirillum* *Micrococcus* *Rhodococcus* *Flavobacterium*	Эккрисотрофы, копиотрофы
	Травы, злаки, осоки	*Erwinia* *Methylobacterium* *Clavibacter-Curtobacterium*	
Наземный	01 (L)	*Cellulomonas* *Cytophaga* Myxobacterales	Подстилочные сапротрофы
	02+03 (F+H)	*Bacillus* *Streptomyces* *Rhodococcus* *Cellulomonas* Myxobacterales	Гидролитики
Почвенный	A1	*Streptomyces* *Bacillus* *Nocardia* *Rhodococcus*	Педобионты-сапротрофы, гидролитики
		Группа почкующихся и стебельковых олиготрофных бактерий	Олиготрофы

трофическое окружение центрального ядра, т.е. растения-продуцента, и принадлежат к классу протеобактерий.

По кинетическим параметрам роста бактерии филлопланы относятся к популяциям, характеризующимся низкой инерционностью, высокими скоростями роста, но и быстрым отмиранием клеток при прекращении поступления питательных веществ, слабой конкурентной способностью, что позволяет отнести их к r-стратегам.

Протеобактерии являются доминирующей группировкой и в подстилке, особенно в ее верхнем слое L, куда они попадают с опадом. В этом ярусе они переходят с эккрисотрофного на сапротрофное питание, используя водорастворимые мономеры, содержащиеся в растительных остатках, и начиная тем самым процесс деструкции растительных остатков. Набор таксонов, входящих в класс протеобактерий, в подстилке (в ее верхнем слое) тот же, что и в филлоплане.

В нижних слоях подстилки (F+H) появляются спорообразующие бактерии (*Bacillus*), цитофаги и миксобактерии; увеличивается доля стрептомицетов и целлюломонад. Все они принадлежат к функциональной группе гидролитиков, а по типу экологической стратегии являются L- и K-стратегами. Известно, что миксобактерии, цитофаги и целлюломонады способны разрушать целлюлозу, бациллы — крахмал и пектин, стрептомицеты — хитин. Таким образом, в нижних слоях подстилки происходит более глубокая переработка растительных остатков, в результате которой расщепляются сложные полимеры. Следует помнить, что основную функцию по деструкции растительных остатков в лесных биогеоценозах играют грибы. Однако нахождение бактерий в значительных количествах в тех биотопах, где идет активная переработка растительного опада, позволяет говорить об активном участии и бактериального компонента биоты в этих процессах. В целом подстилка является тем биотопом, где сосредоточено максимальное разнообразие бактерий, осуществляющих различные функции. Здесь есть и копиотрофы, и гидролитики, и олиготрофы, представленные разными родами. Подстилку можно рассматривать как экотон — переход между четко различающимися сообществами, богатыми видами, так как он включает представителей обоих сообществ (фитопланы и почвы) и формы, свойственные самому экотону (подстилке).

При переходе от наземного к почвенному ярусу уменьшается не только численность бактерий, но и их таксономическое разнообразие. В сапротрофном комплексе бактерий остаются главным образом стрептомицеты (их доля увеличивается), родококки, бациллы, появляются нокардии. Типичными обитателями почвенного яруса, не обнаруживаемыми в других субстратах, являются такие олиготрофы, как *Pedomicrobium*, *Metallogenium*, *Seliberia*, *Gallionella*. Эти организмы в профиле почв образуют мощные разрастания и создают обогащенные окисным железом и марганцем очаги и прослойки (ортштейны, ортзанды). Часто они развиваются на поверхности грибных гиф. Однако все перечисленные выше организмы — олиготрофы — не выделяются обычными методами посева из разведений на общепринятые питательные среды; требуются специальные методы для их выделения из почв. Это же относится к другой группе специфических олиготрофных бактерий — простекобактерий, включающих уникальные по морфологии роды. Все эти бактерии способны расти при низких концентрациях питательных веществ, усваивая их из рассеянного состояния, т.е. принадлежат к «микрофлоре рассея-

ния». Они характеризуются экономным обменом, приспособлены к условиям конкуренции с другими организмами, обнаруживаются на поздних стадиях сукцессии, что позволяет отнести их к К-стратегам. К этой же экологической группе относятся и представители коринеподобных бактерий — артробактер и родококки. Однако артробактер — типичный обитатель большинства почв — не обнаруживается в кислых лесных подзолистых почвах.

Таким образом, по вертикальной структуре лесного биогеоценоза меняется как таксономическая структура бактериального комплекса, так и принадлежность к определенным функциональным группам и типам экологический стратегий (см. табл. 13). Смена таксономического состава бактериоценоза происходит путем последовательного обогащения каждого из горизонтов новыми формами с сохранением таксонов, характерных для вышележащих горизонтов. Так, в подстилке при сохранении бактерий, типичных для филлопланы, появляются бациллы и стрептомицеты, которые становятся доминирующими в почвенном ярусе. По вертикали лесного биогеоценоза наблюдается природный континуум бактериальных сообществ, создаваемый теми таксонами, которые ассоциированы с живыми растениями или растительными остатками и практически обнаруживаются во всех ярусах. Это эккрисотрофы, переходящие в сапротрофный ярус, представленные спириллами, флавобактериями, цитофагами, микрококками. Они же обнаруживаются в почвенном ярусе в ризоплане растений и кишечнике почвенных беспозвоночных. На их фоне происходит смена групп бактерий, осуществляющих поэтапно процессы разложения растительных остатков. Доминирующие на определенной стадии сукцессии бактериальные таксоны (ярусные доминанты) позволяют говорить о стратификации и дискретности бактериальных сообществ в вертикальной структуре биогеоценоза.

Смена трофических групп по вертикали биогеоценоза отражает процесс сукцессии при разложении растительных остатков от псевдомонад и бацилл к актиномицетам, нокардиям и облигатным олиготрофам — факт, установленный в модельных опытах. В соответствии со сменой трофических групп меняется и тип стратегии. Следует отметить, однако, что подобное разделение условно и отражает лишь тенденцию к смене эккрисотрофов r-стратегов на растениях — олиготрофами К-стратегами — в почвенных горизонтах. При этом в таком сложном биокосном теле, как почва, условно выделяется лишь качественно новый по сравнению с вышележащими биогеоценотическими горизонтами

субстрат — минеральный компонент почв. Именно в этом субстрате способны обитать олиготрофные бактерии.

Однако это не означает, что каждому из компонентов биогеоценоза должна строго соответствовать только одна группа микроорганизмов со специфическими функциями и типом стратегий. Так в подстилке, где зарегистрированы максимальная численность и максимальное разнообразие бактерий эпифитносапротрофного комплекса, одновременно функционируют и копиотрофы, и гидролитики, и олиготрофы. В почвенном ярусе сосредоточены не только олиготрофы: копиотрофы обитают в ризоплане растений, там же постоянно обнаруживаются гидролитики, представленные как бациллами, так и бактериями актиномицетной линии. Разные группировки микроорганизмов особенно четко раскрываются в процессе микробной сукцессии.

Разнообразие экологических и трофических группировок бактерий во всех ярусах лесных биогеоценозов обеспечивает осуществление ими разнообразных функций.

Актиномицеты. В лесных экосистемах наблюдается следующая закономерность: при переходе от надземного яруса (филлосфера растений) к наземному (подстилка) наблюдается резкое увеличение численности актиномицетов Если в надземном ярусе численность актиномицетов не превышает сотен тысяч КОЕ/г субстрата, то в подстилке, особенно в слое F+H, верхний предел численности актиномицетов достигает миллиона КОЕ/г почвы.

Известно и экспериментально доказано участие актиномицетов в минерализации растительных остатков, разложении гумусовых соединений. Неоднократно подтверждалось участие актиномицетов в деградации труднодоступных растительных полимеров, прежде всего целлюлозы. Внесение растительных остатков в почву часто сопровождается увеличением количества актиномицетов, учитываемых методом посева. Деструкция органического вещества начинается в лесных биогеоценозах с подстилки. Следовательно, вполне закономерно ожидать заселения этого местообитания представителями порядка Actinomycetales.

При переходе от наземного к почвенному ярусу в хвойных и лиственных лесах наблюдается либо снижение численности актиномицетов (там, где почвы отличаются низким содержанием гумуса, низкими значениями pH, являются бедными по содержанию биофильных элементов), либо численность актиномицетов в почве сопоставима с количеством этих организмов в лесной подстилке.

В минеральных горизонтах обследованных лесных почв вниз по профилю численность актиномицетов постепенно уменьша-

ется. Это особенно заметно при анализе профильного распределения актиномицетов по их минимальным значениям. В экологическом смысле нижний предел численности отражает пул микроорганизмов в почве. Величина пула не зависит от сезона, а определяется типом почвы. При сравнении различий биогеоценотических горизонтов по максимальным значениям численности мицелиальных прокариот наблюдается сглаживание различий между горизонтами почвенного профиля, и лишь нижние слои подстилки и верхний почвенный горизонт отличаются от остальных более высокой численностью актиномицетов.

Таким образом, горизонтами с максимальной концентрацией актиномицетов являются лесные подстилки и верхние почвенные горизонты (А1). Для малогумусированных бедных минеральными элементами песчаных подзолистых почв хвойных лесов подстилка является ярусом, максимально насыщенным актиномицетами.

По вертикально-ярусной структуре лесных биогеоценозов изменяется не только численность, но и таксономический состав актиномицетов (рис. 118, 119).

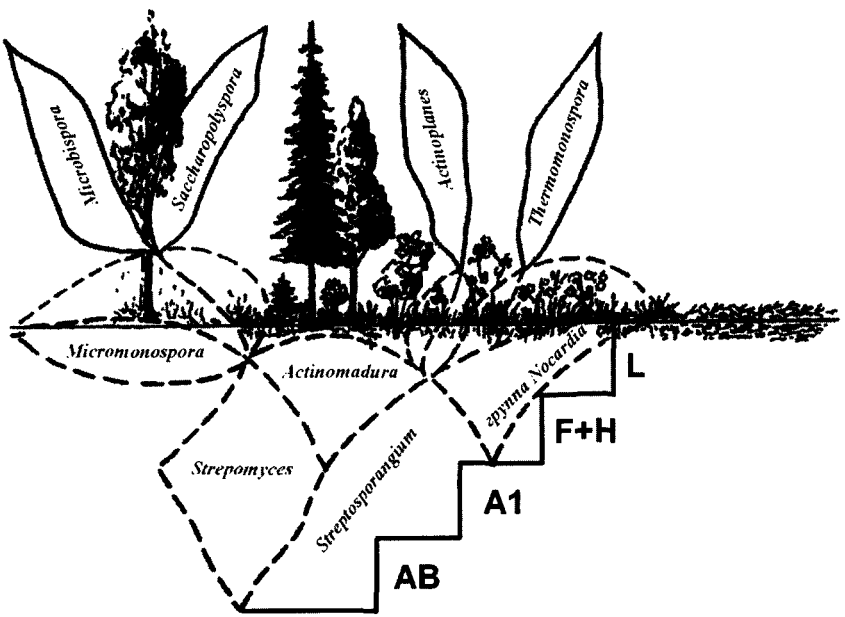


Рис. 118. Распределение актиномицетов по ярусам лесного биогеоценоза

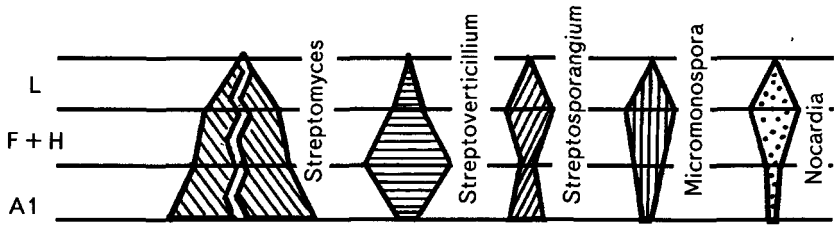


Рис. 119. Распределение актиномицетов по горизонтам дерново-подзолистой почвы

В филлосфере лесных растений обитают представители родов *Streptomyces*, *Actinoplanes*, *Thermomonospora*, *Saccharopolyspora*, *Microbispora*, *Actinomadura*, *Micromonospora*. Очевидно, актиномицеты нельзя считать постоянными обитателями филлосферы, что связано с экологической стратегией, присущей актиномицетам, которые при наличии в субстрате легкодоступных веществ не оказываются в первом эшелоне r-стратегов и для которых значительное количественное увеличение, а иногда и явное доминирование отдельных представителей, наблюдается обычно тогда, когда создаются условия для использования сравнительно труднодоступных (медленно разлагаемых) субстратов. С другой стороны, актиномицеты, являясь, как все прокариотные организмы, потомками древних обитателей Земли, несомненно, имели возможность вступать в разнообразные взаимоотношения с высшими формами жизни, в первую очередь с растениями на всех стадиях эволюции последних. Многие представители группы актиноплан способны усваивать растительные пентозаны в качестве единственных источников углерода.

Доминантами среди актиномицетов во всех ярусах лесных биомов являются стрептомицеты. Исключение составляют слои моховой подстилки ельников и нижние горизонты (F и H) подстилки в лесных биогеоценозах, где доля микромоноспор в актиномицетном комплексе сопоставима с долей стрептомицетов. Представители родов *Streptoverticillium*, *Micromonospora*, *Nocardia* обнаруживаются в подстилке чаще, чем в минеральных горизонтах почвы. В лесной подстилке обнаружены представители рода *Actinomadura*.

Низкие значения pH лесных подзолистых почв способствуют развитию в них актиномицетов рода *Streptosporangium*, многие представители которых выдерживают кислые условия среды.

Использование показателей экологического разнообразия — частоты встречаемости и доминирования — выявило, что стрептомицеты встречаются повсеместно во всех ярусах лесных биогеоценозов, микромоноспоры — часто во мхах и нижних слоях лесной подстилки, где они могут доминировать; стрептоспорангиальные актиномицеты выявляются в основном в почвенных горизонтах, что, очевидно, связано с их фенотипическими признаками, в частности, способностью сохраняться в условиях низких значений pH среды.

Видовой спектр доминирующих в лесных биомах стрептомицетов наиболее разнообразен в нижних слоях лесной подстилки. Здесь доминируют стрептомицетные виды, относящиеся к секции *Cinereus* серии *Achromogenes*; секции *Albus* серий *Albus* и *Albocoloratus*; секции *Helvoloflavus* серии *Helvolus*; секции *Imperfectus*.

Виды почвенных актиномицетов лесных биогеоценозов функционируют в условиях, где основными средообразующими факторами являются низкие значения pH среды и невысокое содержание органических веществ. Эти условия определяют заполнение основной части пространства экологических возможностей (65%) в почве леса только стрептомицетами секции *Cinereus* серии *Achromogenes*. Для почвы характерны стрептомицеты видов, принадлежащие к секции *Cinereus* серии *Chrysomallus*, секции и серии *Albus Albus*, секции *Imperfectus*.

В лесной подстилке чаще обнаруживаются представители *Micromonospora fulvopurpurea*, а в почве — *Micromonospora aurantiaca* и *M. fulvopurpurea*.

Результаты исследования актиномицетных комплексов лесных экосистем позволяют сделать заключение о специфичности комплексов, отличающей их от комплексов мицелиальных прокариот других ландшафтов гумидной и аридной зон (рис. 120).

1. Главной сферой обитания актиномицетов в лесных биогеоценозах являются слои подстилки и верхние горизонты почвы. Сравнивая лесные экосистемы с другими ландшафтами, можно отметить, что в аридной зоне в степных и пустынных биогеоценозах наблюдается иная картина. Степной биогеоценоз на черноземе характеризуется тем, что наибольшее количество актиномицетов приурочено к почвенному ярусу. Для пустынных ландшафтов обычно концентрирование актиномицетов в верхнем горизонте (A1), покрытом водорослями и мхами.

2. В почвенных ярусах лесных биогеоценозов наблюдается постепенное снижение численности актиномицетов вниз по профилю, в то время как в степных и пустынных биогеоценозах не

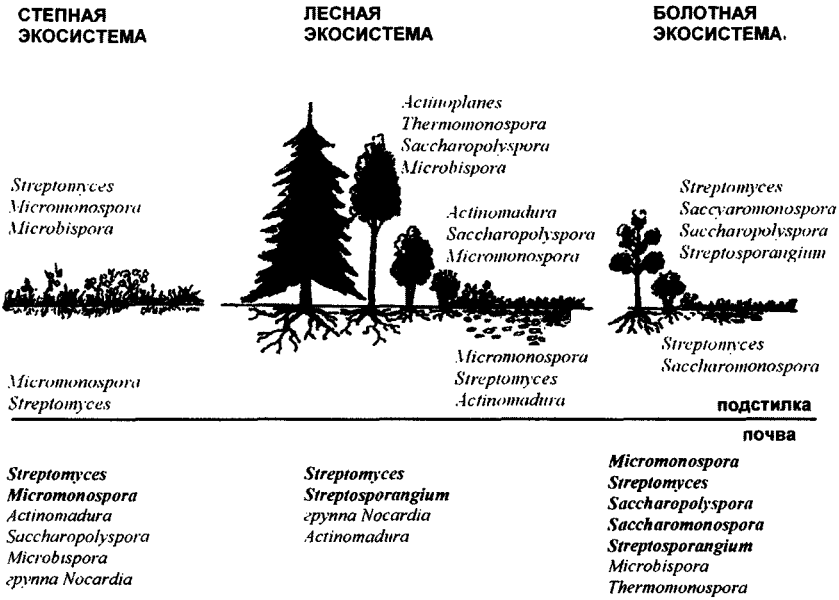


Рис. 120. Распределение актиномицетов по ярусам разных наземных экосистем

наблюдается заметного уменьшения плотности актиномицетов в нижних горизонтах почвы.

3. Характерной чертой лесных биогеоценозов является постоянное присутствие во всех ярусах стрептомицетов, которые и определяют здесь непрерывность в распределении актиномицетов. Представители рода *Micromonospora* выделяются из почвы непостоянно и с низкой частотой встречаемости, доминируя в актиномицетном комплексе в мохостое и подстилке лесных биомов. В степных и пустынных биогеоценозах микромоноспоры постоянно выделяются из всех ярусов и приурочены, как правило, к растительным субстратам — сухим частям растений и опаду, разрастаниям мха, к поверхностному корковому горизонту почвы под растениями, к корням некоторых пустынных растений. Представители *Streptosporangium* в лесных биомах приурочены к почвенным горизонтам, оставаясь минорными компонентами актиномицетных комплексов. В почвах степей стрептоспорангии также составляют минорный компонент актиномицетного комплекса, а в пустынных системах не обнаруживаются. Из различных почв лесных биогеоценозов выделяются представители родов *Streptoverticillium* и *Nocardia*.

Изучение таксономической структуры почвенных актиномицетных комплексов позволило вскрыть различия этих комплексов в почвах основных биоклиматических зон (см. рис. 120). Показано, что в подзолистых, серых и бурых лесных почвах доминируют в комплексе актиномицеты рода *Streptomyces* и присутствуют спорангиальные актиномицеты (*Streptosporangium*), которые обнаруживаются в количествах, сопоставимых со стрептомицетами. В черноземах, каштановых и серо-бурых почвах доминируют стрептомицеты и микромоноспоры. В интразональных торфяных почвах микромоноспоры численно преобладают над стрептомицетами, и доминантными в комплексе, кроме этих двух родов, являются актиномицеты родов *Streptosporangium*, *Saccharopolyspora*, *Saccharomonospora*.

Редкими в актиномицетном комплексе в лесных почвах являются актиномицеты группы *Nocardia* и рода *Actinomadura*. В почвах степей редки олигоспоровые актиномицеты, доля которых не превышает 13%. Среди олигоспоровых форм в черноземе наиболее распространены представители рода *Actinomadura*.

Грибы (микромицеты). На поверхности живых растений как древесных (листьях и хвое), так и травянистых существует специфический комплекс микромицетов, представленный эккрисотрофами, патогенами и сапротрофами.

Эпифитные мицелиальные грибы, обитающие на поверхности листьев и хвои древесных пород, обычно немногочисленны и характеризуются невысоким разнообразием. Среди эпифитов хвойных пород мицелиальные грибы представлены всего тремя-четырьмя видами.

Наиболее типичны среди эпифитов на многих хвойных и лиственных породах деревьев, растущих в умеренном климате, темноцветные дейтеромицеты семейства Dematiaceae родов *Alternaria*, *Cladosporium* и *Epicoccum nigrum*, но особенно широко там представлены мицелиальные грибы рода *Aureobasidium*, имеющие дрожжевую стадию. Часто на поверхности хвои ели они являются единственными ее обитателями.

Состав видов микромицетов на листьях березы более разнообразен. Кроме *Aureobasidium pullulans*, *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum* встречаются значительно реже *Fusarium sporotrichiella*, *Botrytis cinerea*, *Acremonium roseum*, *Gliocladium catenulatum*, *Trichoderma koningii*.

Для эпифитных грибов характерна малая специализация по отношению к различным породам деревьев. Их преимущественно объединяет устойчивость к интенсивному облучению, обусловленная

наличием в мицелии этих грибов меланинов и каротиноидов, которые служат защитой от облучения на поверхности растений. Эти грибы характеризуются также способностью к быстрому прорастанию спор при низкой влажности.

На травянистых растениях эпифиты мало специализированы и преимущественно представлены темноцветными дейтеромицетами, такими как *C. herbarum*, *E. nigrum*, *A. alternata* и сумчатыми грибами *Leptosphaerica microsporica*, *L. nigricans*, часто им сопутствуют *A. pullulans*.

При попадании свежих листьев и хвои в подстилку на них какое-то время сохраняются грибы, присущие только поверхности листьев и хвои, но затем они постепенно вытесняются типичными подстилочными сапротрофами.

В результате временной смены видов происходит распределение грибов в пространстве по слоям подстилки (рис. 121, табл. 14). Смену видов в лесной подстилке лиственных пород в соответствии с делением ее на слои можно представить следующим образом: сразу после опадания листьев на растительном опаде, т.е. в слое L, еще некоторое время продолжают развиваться грибы эпифиты, среди которых преобладают *A. pullulans*, *C. herbarum*, *E. nigrum*, многие из которых обладают пектинолитической активностью, осуществляя разложение пектина межклеточных пространств.

Через 6 месяцев в слое F (ферментационном) в большом количестве появляются *Mycogone nigra*, *Humicola grisea*, *Apospheria*

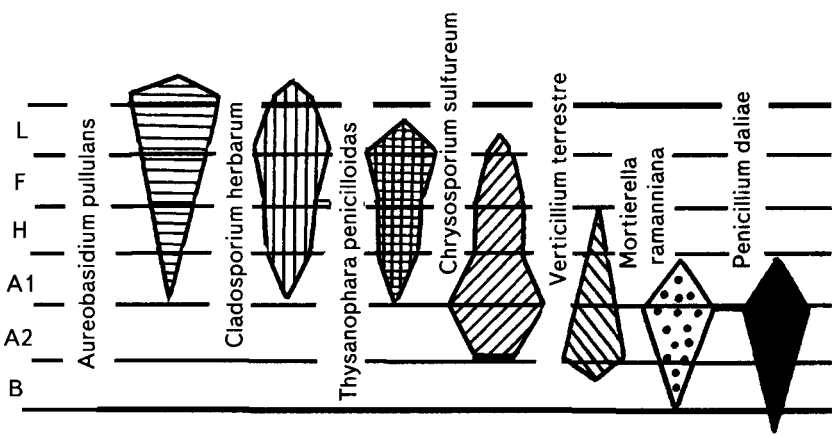


Рис. 121. Распределение грибов по горизонтам дерново-подзолистой почвы

Таблица 14

Доминирующие виды мицелиальных грибов в разных ярусах ельника волосисто-осокового

Ярус	Горизонт, субстрат	Вид	Функционально-трофические группы
Надземный	Хвоя	*Aureobasidium pullulans var. pullulans* *Aureobasidium pullulans var. melanigenum* *Cladosporium herbarum*	Эккрисотрофы, копиотрофы
Наземный	01 (L)	*Aureobasidium pullulans var. melanigenum* *Aposphaeria pulviscula* *Cladosporium herbarum* *Trichoderma hamatum*	Подстилочные сапротрофы, гидролитики
	02+03 (F+H)	*Aureobasidium pullulans var. melanigenum* *Cladosporium herbarum* *Chrysosporium sulfureum* *Penicillium frequentans* *Penicillium cyclopium* *Trichoderma koningii* *Verticillium terrestre*	То же
Почвенный	A1	*Chrysosporium sulfureum* *Mortierella ramanniana* *Verticillium terrestre* *Penicillium dalie* *Penicillium frequentans* *Penicillium simplicissium* *Trichoderma koningii*	Педобионты, олиготрофы
	A2	*Chrysosporium sulfereum* *Mortierella ramanniana* *Penicillium dalie* *Penicillium frequentans* *Verticillium terrestre*	Педобионты, олиготрофы

pulviscula, грибы родов *Trichoderma*, *Fusarium*, *Penicillium* (*P. frequentans*, *P. thomii*) — активные гидролитики, разлагающие целлюлозу, которые могут развиваться параллельно с быстрорастущими копиотрофами, представленными мукоровыми. Последние снова сменяются медленнорастущими целлюлолитиками — грибами рода *Chaetomium*, а затем лигнинразрушающими грибами — подстилочными сапротрофами, представленными преимущественно базидиальными грибами родов *Collybia*, *Marasmius*, *Mycena* и другими с сильноразвитым в подстилке мицелием. Типичными для этого слоя подстилки хвойного опада являются грибы родов *Phialophora*, *Thysanophora*, *Mucor*, *Trichoderma*.

Кроме того, к основным деструкторам того или иного субстрата на всех стадиях разложения подключаются грибы, довольствующиеся малым содержанием доступных сахаров со своеобразными кинетическими параметрами — грибы олиготрофы или так называемая «микрофлора рассеяния». Это преимущественно *Mortierella ramanniana*, *Mucor hiemalis*, *M. plumbeus*.

Своеобразный организм подстилки хвойных и лиственных пород, который может быть обнаружен на всех стадиях ее разложения, — *A. pulviscola*, имеет низкую, почти равную скорость роста в широком диапазоне концентраций сахаров без выраженного максимума.

В основном смена видов по горизонтам подстилки и почвы происходит при обогащении каждого последующего горизонта формами из вышележащего горизонта, хотя многие из форм, поступающих из верхних слоев, могут оказаться в нижележащих горизонтах в неактивном состоянии в виде спор и начнут развиваться только при поступлении дополнительного органического вещества.

Многие виды грибов различных слоев подстилки, переходя в верхние горизонты почвы, тем самым дополняют набор видов, типичных для почвы, который в результате этого характеризуется большим богатством и разнообразием.

Набор видов, который можно выделить из почвы, очень разнообразен. В зависимости от числа взятых проб из почвы можно выделить несколько сотен видов, поскольку помимо собственно почвенных в нее попадают споры из подстилки, с поверхности растений, из воздуха. Однако комплекс постоянно встречающихся типичных видов для определенной почвы ограничивается 15–20 видами, разными для разных почв. Для подзолистых почв ельника с наибольшей частотой встречаются виды: *Chrysosporium pannorum*, *C. herbarum*, *M. ramanniana*, *T. alba*, *Thysanophora penicilloides*, *Verticillium terrestre*.

Таким образом, если рассматривать вертикальное распределение мицелиальных грибов по разным экологическим нишам, то для них характерно нарастание числа видов в ряду: поверхность растений–подстилка–почва. Однако численность грибных зародышей и биомасса их грибного мицелия достигают максимальных значений в подстилке и значительно снижаются в почве.

Из этого следует, что подстилка является именно тем субстратом, в котором происходит основная активная деятельность грибов в лесном биогеоценозе. В почве при большем их видо-

вом разнообразии многие грибы находятся, видимо, в неактивном состоянии, преимущественно в виде спор, составляя так называемый общий микробный пул почвы. Максимальное количество грибных зародышей находится в верхнем горизонте почвы, для подзолистых почв в горизонте А1, а в горизонте А2 наблюдается снижение как численности, так и разнообразия видов грибов.

Основная активная деятельность грибов в подстилке сводится к следующему: грибы осуществляют почти полную минерализацию листьев, хвои и древесины, и представляют собой основные агенты разложения опада в лесах, разлагая его лигноцеллюлозный комплекс.

Многие грибы обладают всем комплексом целлюлолитических ферментов и осуществляют многоступенчатый процесс разложения целлюлозы до конечных продуктов. Это в первую очередь высшие базидиальные грибы — подстилочные сапротрофы, такие как грибы родов *Marasmius*, *Mycena*, *Collybia*, а также некоторые сумчатые виды *Chaetomium*, *Talaromyces*, *Eupenicillium* и дейтеромицеты — виды *Trichoderma*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Penicillium*, *Fusarium*.

Грибам подстилки принадлежит значительная роль в разложении гемицеллюлозы, ксилана, арабана, а также пектиновых веществ, образующих межклеточное вещество растительных клеток. В частности, высокой пектинолитической активностью обладают грибы *A. pullulans*, виды *Cladosporium*, *Alternaria*, *Aposphaeria*, т.е. значительная часть грибов подстилки составляет группу гидролитиков. Кроме того, грибам подстилки принадлежит уникальная роль в разложении лигнина до конечных продуктов с разрушением ароматического кольца. Этот процесс осуществляют только базидиальные дереворазрушающие грибы — *Coriolus versicolor*, *Fomes fomentarius* и подстилочные сапротрофы — *Mycena*, *Marasmius*. Многие несовершенные грибы осуществляют отдельные стадии разложения лигнина. Обладая активными полифенолоксидазами, они превращают продукты распада лигнина (различные фенольные соединения) в хиноны. Такие процессы осуществляют грибы *C. herbarum*, *Idriella lunata*, *T. koningii*, *T. harzianum* и др. Среди грибов подстилки есть виды, появляющиеся на ранних стадиях ее разложения, использующие легкодоступные сахара, характеризующиеся высокими скоростями роста при высоких концентрациях субстрата, т.е. грибы-копиотрофы, которые условно можно отнести к r-стратегам. Это некоторые

виды *Mucor*, *Rhizopus*, *Absidia*. В то же время на всех стадиях разложения подстилки обнаруживаются грибы, как это было сказано выше, с высокой экономичностью обмена, медленнорастущие, однако имеющие максимальную скорость роста при низких концентрациях субстрата, т.е. грибы олиготрофы.

В целом можно сказать, что большинство грибов подстилки отличается полифункциональностью, т.е. одни и те же виды могут осуществлять разнообразные процессы.

Дрожжи. Под термином «дрожжи» понимают все одноклеточные формы грибов, независимо от родства с аско- или базидиомицетами и способностью или неспособностью образовывать половые структуры. При таком подходе к дрожжам отнесены те грибы, которые: 1) вегетируют только в одноклеточной форме — гаплоидной или диплоидной — и размножаются почкованием или делением, 2) в одноклеточной форме находятся только в гаплоидном состоянии, а дикариотическая стадия представлена мицелием, 3) могут быть одноклеточными или мицелиальными в зависимости от условий роста.

В природе дрожжи, как и другие сахаролитические грибы, наиболее обильно заселяют растения и различные растительные субстраты (рис. 122). Фитобионтные дрожжи адаптированы к обитанию на поверхности живых частей растений и, как правило, образуют каротиноидные пигменты. В цикле развития у них часто встречаются хламидоспоры или хламидоспороподобные клетки, устойчивые к высушиванию. Характерный признак многих видов — образование баллистоспор, рассеивающихся токами воздуха. Наиболее типичны представители фитобионтов — роды *Sporobolomyces* и *Sporidiobolus*, некоторые виды родов *Rhodotorula* и *Cryptococcus* (особенно *C. laurentii*).

К педобионтам можно отнести виды дрожжей, наиболее приспособленные к обитанию на твердых поверхностях почвенных частиц. Они обладают слизистыми капсулами, которые создают межклеточную среду, сохраняющую благоприятный режим влагообмена и питания в условиях временного иссушения почвы. Эти дрожжи — олиготрофы, способные накапливать большое количество запасных веществ, главным образом в форме липидов. Типичными представителями педобионтов являются все виды рода *Lipomyces* и некоторые криптококки.

Сапробионты по совокупности морфологических адаптаций несут черты как фитобионтов, так и педобионтов, в частности, для них характерно образование капсул и/или хламидоспоропо-

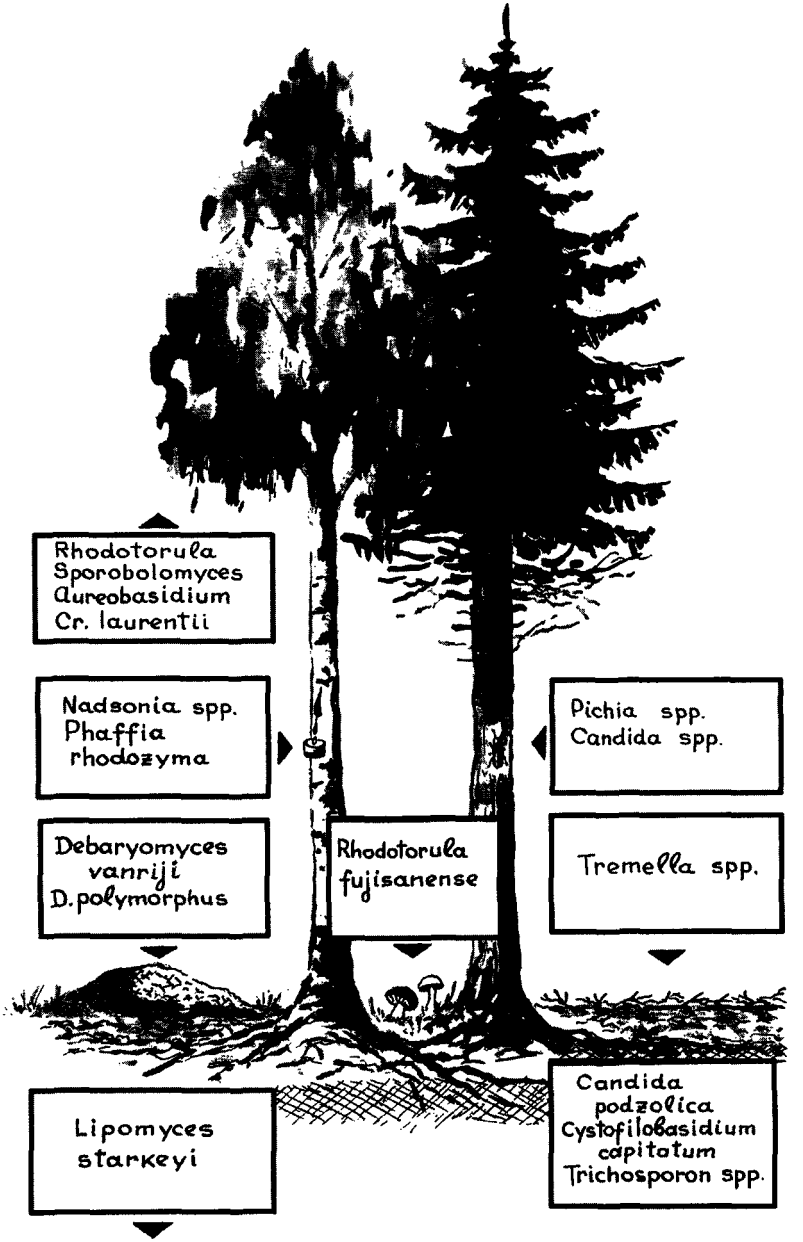


Рис. 122. Распределение дрожжей в лесной экосистеме

добных клеток. Особенностью их также является мицелиальная форма роста. Многие из видов сапробионтов обладают высокой гидролитической активностью. Это виды *Trichosporon pullulans*, *Cystofilobasidium capitatum*, группа несовершенных видов базидиомицетного аффинитета с неопределенным таксономическим статусом, в настоящее время классифицируемых в роде *Cryptococcus* (*C. podzolicus, C. humicolus, C. curvatus*).

По преобладанию представителей той или иной жизненной формы в природных сообществах дрожжей можно выделять соответствующие адаптивные комплексы: эпифитный, подстилочный и почвенный. В лесных экосистемах хорошо выражены все три комплекса дрожжевых грибов, в отличие от тундры или пустыни, где распространены только виды эпифитного комплекса, переходящие в подстилку, если она формируется, и в верхние горизонты почвы. Ниже подробно рассмотрены основные характеристики адаптивных комплексов дрожжевых грибов в лесном биогеоценозе.

Эпифитный дрожжевой комплекс леса по составу доминантов мало отличается от эпифитного комплекса дрожжей других экосистем. Обычно доминирующим видом на листьях является *C. laurentii*, несколько реже *C. albidus*, *Sporobolomyces roseus* или черные дрожжеподобные грибы *A. pullulans*. Однако в отличие от эпифитных дрожжевых популяций, например тундры, в лесу гораздо более редки облигатно-психрофильные виды из рода *Leucosporidium*, которые чаще всего представлены видом *L. scottii*. Кроме того, на листьях лесных растений в качестве минорных видов обычны аскомицетовые дрожжи из родов *Debaryomyces*, *Pichia*, *Metschnikowia*, имеющие анаморфы в роде *Candida*. Постоянное присутствие аскомицетовых дрожжей — характерная черта растительных субстратов леса. Использование методов накопительных культур позволяет выявить большое разнообразие аскомицетовых дрожжей в специфических растительных лесных субстратах.

Подстилочный комплекс дрожжей особенно характерен для лесных биогеоценозов. В лесу наибольшее разнообразие и высокая численность дрожжевых грибов обнаруживается именно в подстилках (рис. 123, табл. 15). Значительное разнообразие подстилочного комплекса дрожжей складывается за счет следующих компонентов.

1. Виды, относящиеся к собственно подстилочным сапробионтам, несомненно играющие важную функциональную роль в

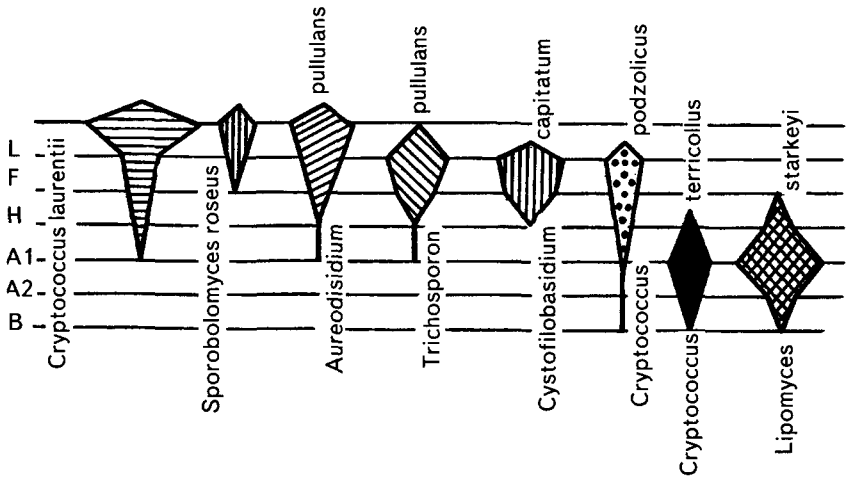


Рис. 123. Распределение дрожжей по горизонтам дерново-подзолистой почвы

Таблица 15

Доминирующие виды дрожжевых грибов в разных ярусах лесного биогеоценоза

Ярус	Вид	Функционально-трофические группы
Надземный (филлоярус)	*Cryptococcus laurentii* *Sporobolomyces roseus* *Rhodotorula glutinis*	Эккрисотрофы, копиотрофы
Наземный (подстилка)	*Trichosporon pullulans* *Cystofilobasidium capitatum* *Cryptococcus podzolicus* *Cryptococcus humicolus* *Tremella* spp.	Подстилочные сапротрофы, гидролитики
Почвенный	*Lipomyces starkeyi* *Waltomyces lipofer* *Cryptococcus terricolus*	Педобионты, сапротрофы, олиготрофы

разложении растительного опада за счет высокой гидролитической активности, по крайней мере потенциальной. Это прежде всего виды мицелиальных дрожжеподобных грибов базидиомицетового аффинитета, представленных анаморфами или телеоморфами: *T. pullulans*, *C. capitatum*, *C. podzolicus*, *C. humicolus*.

2. Типичные эпифитные виды: *C. laurentii*, *Rhodotorula glutinis*, *S. roseus*, черные дрожжи. Попадая на поверхность почвы с опа-

дающими листьями, эти виды могут вести себя в дальнейшем поразному. Одни из них, например *R. glutinis*, не выдерживают конкуренции с типичными подстилочными сапротрофами, такими как актиномицеты или бациллы, и лизируются этими микроорганизмами, обладающими сильной гидролитической активностью. Другие, например *A. pullulans*, продолжают развиваться в новом субстрате, так как устойчивы к лизирующим факторам. При этом последние могут иметь иную жизненную форму, что при смене местообитаний хорошо известно для многих диморфных грибов. Обе ситуации были продемонстрированы в модельных экспериментах.

3. Виды собственно почвенного комплекса, рассматриваемые ниже, также постоянно выделяются из лесных подстилок. Подстилки обогащаются этими дрожжами в основном за счет деятельности почвообитающих животных, прежде всего дождевых червей.

4. Кроме того, в состав дрожжевой флоры подстилок входит большое количество видов дрожжей и дрожжеподобных грибов, обычно четко выраженного базидиомицетного аффинитета, многие из которых невозможно идентифицировать по имеющимся определителям дрожжей. Большинство из них близко к таким группам, как *Tremellales*, *Ustilaginales*, *Protomycetales*. Таксономия дрожжеподобных анаморф очень плохо разработана, что затрудняет анализ дрожжевого населения лесных субстратов, где они наиболее обильны. Возможно, что такие неидентифицируемые дрожжеподобные грибы на самом деле представляют собой либо анаморфы банальных лесных грибов, часто образующих плодовые тела на мертвых древесных субстратах (например, *Tremellales*), либо они входят в группу грибов — микофилов. Не исключено также, что некоторые постоянно обнаруживаемые в лесу виды дрожжей (*C. laurentii*, *C. podzolicus*) в действительности также представляют собой анаморфы базидиальных грибов, ассоциированных с растениями.

В лесных подзолистых, дерново-подзолистых почвах, а также в интразональных почвах гидроморфного ряда (луговых, болотных и др.) четко выражен почвенный комплекс дрожжей. Прежде всего следует отметить роль в этом комплексе липомицетов. Это типичные почвенные дрожжи, адаптированные к существованию в минеральной части почв и не встречающиеся в других субстратах. Из лесных почв постоянно выделяется один из видов липомицетов — *Lipomyces starkeyi*. В распределении их по профи-

лю подзолистых почв наиболее высокая численность отмечается не в подстилке, как для остальных видов дрожжей, а в гумусовом горизонте А1, а иногда даже в горизонте А2.

Функции липомицетов в почвах лесов многообразны. Они могут представлять собой важное трофическое звено в питании почвенных беспозвоночных. В скоплениях липомицетов, обрастающих комочки почвы на питательной среде, можно наблюдать развитие амеб, нематод, клещей. Некоторые амебы легко переваривают клетки липомицетов. Роль липомицетов в процессах деструкции растительных остатков в лесных почвах, несмотря на их высокую потенциальную гидролитическую активность, по-видимому, невелика из-за слабой конкурентной способности с быстрорастущими мицелиальными грибами. Скорее всего, они выступают как спутники основных деструкторов. Известна также способность липомицетов синтезировать и экскретировать полисахариды. Обсуждалась роль этих полисахаридов как факторов создания водопрочной структуры почв, а также источников углерода в смешанных ассоциациях дрожжей с диазотрофными бактериями.

Кроме липомицетов, из лесных почв постоянно выделяются представители подстилочного комплекса (*C. podzolicus*, *T. pullulans*), а также банальные виды криптококков — *C. laurentii*, *C. albidus*.

Исходя из особенностей видовой структуры дрожжевого населения основных вертикальных ярусов лесной экосистемы можно условно оценить значение дрожжей в жизни всего сообщества и функции их в разных частях биогеоценоза. Эти функции неоднозначны в любом местообитании, однако, для каждого яруса можно выделить основные.

В надземном и наземном зеленых ярусах дрожжи эпифитного комплекса представлены видами, характеризующимися экологической стратегией r-типа. Это виды с окислительным обменом, не способные к брожению. Они питаются за счет экскретируемых листьями органических веществ и выполняют функции «мусорщиков». Показано также, что дрожжи филлосферы оказывают влияние на активность диазотрофных бактерий, использующих полисахаридные выделения дрожжевых клеток. Высокая окислительная активность дрожжей на поверхности листовой пластинки приводит к локальному снижению парциального давления кислорода в межклеточной среде, что способствует повышению азотфиксирующей активности бактерий.

В подстилке функциональное значение приобретают популяции видов K-стратегии, противостоящие конкуренции и способные к использованию трудноразлагаемых субстратов, входящих в состав мертвых растительных тканей. Для таких видов характерен активный поиск «пищи» за счет апикального роста и передвижения гиф по твердому субстрату. Значительная биомасса дрожжей в этом ярусе имеет, по-видимому, и существенное значение в пищевых цепях, так как дрожжи охотно поедаются многими почвенными микроскопическими беспозвоночными. При численности 10 млн клеток в 1 г дрожжевая биомасса составляет 0,1% веса субстрата.

У некоторых представителей подстилочной мезофауны дрожжи входят как постоянные симбионты в состав кишечной микробиоты. Установлено, что в кишечнике кивсяков имеется комплекс видов дрожжей, участвующих в сложном процессе переваривания и усвоения пищи. На конечном этапе этого процесса они реутилизируют мочевую кислоту — продукт азотного обмена этих беспозвоночных. Не исключена возможность участия «подстилочных» дрожжей в превращениях азота — в повышении активности бактериальной азотфиксации и проведении процесса гетеротрофной нитрификации.

В почвенных минеральных горизонтах доминируют виды смешанной L–K-стратегии. Наряду со способностью противостоять стрессовым ситуациям в условиях голодания (благодаря экономному обмену и низким тратам на поддержание) эти дрожжи в благоприятные периоды могут активно синтезировать внеклеточные и внутриклеточные сложные соединения типа липидов и полисахаридов, которые оказывают локальное влияние на формирование микросообществ в почвенной толще и образование биополимеров, которые включаются в синтез гумусовых веществ.

Таким образом, экологические функции дрожжевых грибов в ярусной структуре лесного биогеоценоза меняются в зависимости от смены видов с разной жизненной стратегией в надземном, подстилочном и почвенном ярусах. При этом наиболее значима их роль в ярусе подстилки, где в основном проявляется деструкционная функция дрожжевых грибов на первых стадиях разложения растительного опада. Доля участия дрожжей в этом процессе усиливается в холодные и влажные периоды, когда снижается конкуренция со стороны других членов микроскопической биоты.

Общие закономерности вертикальной стратификации микробных сообществ

Анализ распределения микроорганизмов по компонентам вертикальной структуры биогеоценоза позволил выявить общие закономерности в пространственном размещении и организации микробных сообществ: 1) изменение численности и таксономической структуры всех групп микроорганизмов по ярусам биогеоценоза, 2) максимальную концентрацию биоты в лесных подстилках, 3) отражение в стратификации подстилок этапов сукцессии, связанной с конвейерной переработкой растительного опада микроорганизмами, 4) корреляцию между местоположением микроорганизмов в вертикальной структуре биогеоценоза, их функциями, местом в сукцессии, типом экологической стратегии. Все эти закономерности подтверждают, что явление вертикальной дифференциации природных сообществ распространяется и на микроорганизмы.

Рассмотренные группы биоты составляют основной сапротрофный блок, осуществляющий совместно с почвенными животными биогенную деструкцию органического вещества в лесных биомах. Ферменты, выделяемые микроорганизмами, столь разнообразны, что позволяют осуществлять деструкцию всех сложных полимеров, входящих в состав растительных и животных остатков — лигнина, целлюлозы, гемицеллюлозы, хитина, пектиновых веществ, крахмала и др.

Центром основной деятельности микроорганизмов по переработке растительного опада является лесная подстилка и примыкающий к ней верхний гумусированный почвенный горизонт. В этих биогеоценотических горизонтах сосредоточены все группы микроорганизмов, которые тесно связаны в единые детритные пищевые цепи. Причем стратификация этих горизонтов является отражением конвейерной переработки растительного опада и соответствует определенным стадиям сукцессии. В верхнем слое подстилки, состоящем из почти ненарушенных листьев, трав, хвои, мхов, происходит использование водорастворимых мономеров, вымываемых из опада либо образующихся в результате расщепления сложных растительных полимеров. Здесь же происходит разложение белков, крахмала, пектиновых веществ.

В ферментационном слое подстилки начинается расщепление одного из главных полимеров, входящих в состав растительных клеток — целлюлозы. Оно осуществляется прежде всего грибами-целлюлолитиками. В деструкции целлюлозы участвуют также бактерии, представленные как аэробными, так и анаэробными формами. Все эти организмы являются типичными гидролитиками,

способными к синтезу комплекса целлюлазных ферментов. Это L-стратеги, образующие различные покоящиеся формы для выживания — споры, конидии, цисты.

В подстилке гидролизуется один из самых труднодоступных полимеров — лигнин. Его деструкцию осуществляют в основном базидиальные грибы, а также некоторые виды стрептомицетов. Промежуточные продукты распада лигнина — различные фенольные соединения типа ванилиновой и оксибензойной кислот, сиреневого альдегида и другие используются такими бактериями, как родококки, псевдомонады, азотобактер.

В почвенном горизонте А1, где сосредоточено множество грибов, клеточные стенки которых инкрустированы хитином, сконцентрированы актиномицеты — организмы, образующие внеклеточные хитиназы, способные разрушать клеточные стенки грибов. В этом же горизонте происходит деструкция и гумусовых веществ под воздействием стрептомицетов, микромоноспор, нокардий.

На гифах грибов поселяются типичные олиготрофные бактерии — К-стратеги, относящиеся к «микрофлоре рассеяния». Они медленно растут и с трудом культивируются на искусственных питательных средах. В качестве источников питания они извлекают из рассеянного состояния различные мономеры, освобождающиеся в процессе разложения полимеров гидролитиками. В почвенном ярусе (горизонты А и В) обнаруживаются олиготрофные бактерии, среди дрожжей — липомицеты.

Итак, при переходе от одного биогеоценотического горизонта к другому наблюдается изменение типа субстрата. Как результат конвейерной переработки растительного опада микроорганизмами, эти изменения определяют ход микробной сукцессии.

Таким образом, процесс разложения растительных остатков осуществляется в результате сложной, многообразной и многоступенчатой деятельности комплекса редуцентов, состоящего из грибов, бактерий, почвенных животных, тесно связанных между собой.

Сравнение структурно-функциональной организации микробных сообществ различных природных зон: географический подход

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ БАКТЕРИИ

Ведущими экологическими факторами, определяющими структуру конкретной группировки в бактериальных сообществах наземных экосистем, являются физико-химические особенности ее

непосредственного местообитания, которое далее называют «тип субстрата». Влияние типа субстрата на бактериальное разнообразие наиболее четко прослеживается при анализе вертикального распределения бактерий в биогеоценозах в ряду: филлоплана растений — подстилка — почвенные горизонты. Такие вертикальные ряды являются пространственно-сукцессионными, так как отражают смену сообществ во времени в процессе разложения растительных остатков, реализованную в пространстве в виде стратифицированных слоев подстилки и почвенных горизонтов. В таксономическом отношении смена бактериальных ярусных доминант соответствует схеме: псевдомонады–бациллы–бактерии актиномицетной линии–олиготрофы. Такой сукцессионный ряд был выявлен в модельных опытах при деструкции растительного опада. В целом, тенденция к смене бактериальных доминант прослеживается во всех типах зональных почв, однако, в каждой из природно-климатических зон вырисовываются свои детали в структуре бактериальных комплексов разных ярусов, включая почвенный (рис. 124).

Влияние типа субстрата на состав бактериальных сообществ можно также проследить, анализируя соотношение между содержанием органического вещества в почве и встречаемостью некоторых

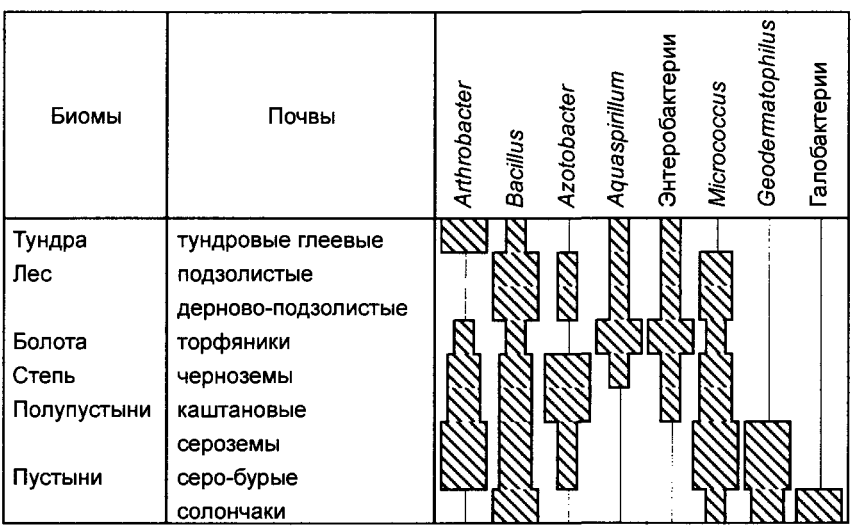


Рис. 124. Распространение доминирующих таксономических групп бактерий в почвах различных биомов (ширина фигуры показывает относительное обилие группы в условных баллах)

бактериальных таксонов. В примитивных почвах, на поверхности которых первоначально поселяются лишь лишайники, пионерами среди бактерий являются представители актиномицетной линии — корине- и нокардиоподобные бактерии. О доминировании этой группы бактерий, объединяемых ранее под названием «микобактерии», в таких примитивных биогеоценозах сообщалось еще в работах Н.А. Красильникова и Н.Н. Сушкиной, которыми была показана роль микобактерий в процессах выветривания и первичного почвообразования. Если перейти на современный уровень таксономического лексикона, то из этой сборной группы следует вычленить род *Arthrobacter* как организм, доминирующий в олиготрофных местообитаниях. Это было подтверждено и при изучении бактериальных комплексов в почвах тундры Западного Таймыра. Бактерии рода *Arthrobacter* преобладали на поверхности голых пятен, в глеевых горизонтах, осадочных породах, т.е. в олиготрофных эконишах. В диаметрально противоположных биотопах по содержанию органического вещества — очес мха, торфянистые почвы трещин — доминировали спорообразующие бактерии рода *Bacillus*. Встречаемость артробактера и бацилл в зависимости от типа субстрата была прослежена при исследовании бактериальных сообществ в почвах сухих субтропиков. Было показано, что артробактер — типичный обитатель примитивных каменистых почв и почв пустынь, его доля составляла 55–80% от общего числа бактерий сапротрофного блока. При переходе к более гумусированным серокоричневым и коричневым почвам содержание артробактера падало, а доля бацилл значительно увеличивалась. Из других форм коринеподобных бактерий в почвах сухих субтропиков были обнаружены бактерии родов *Rhodococcus* и *Micrococcus*. Однако их процентное содержание составляло не более 2–10%. В почвах тундр артробактер был единственным представителем группы коринеподобных бактерий.

Другая пара родов, контрастных по местообитанию и физиологии, — *Arthrobacter* и *Pseudomonas*. Если обратиться к тундровым почвам, то для псевдомонад в качестве благоприятных местообитаний называются влажные почвы со слаборазложившимся опадом — осоково-моховые и ерниково-моховые тундры, а для артробактера — щебнистые, лишайниковые и куртинные тундры с почвами, лишенными моховой дернины. Доминирование артробактера в почвах или горизонтах, характеризующихся низким содержанием органического вещества, объясняется его способностью не только выживать в условиях голодания, но и функцио-

нировать за счет экономного энергетического обмена. Наблюдается корреляция между местообитанием коринеподобных бактерий и их жизненной стратегией.

Влажность также определяет качественное разнообразие бактериальных комплексов почв. Наиболее наглядно это демонстрируется при сравнении бактериальных сообществ в почвах, расположенных в контрастных по влажности биомах: болотах и пустынях. В почвах с постоянным переувлажнением — торфяниках — и сопряженных с ними почвах окраин болот доминируют грамотрицательные формы бактерий, выделенные недавно в самостоятельный класс Proteobacteriae. Это подвижные, палочковидные либо спиральные и вибриоидные формы бактерий, апигментные, с простым жизненным циклом. Большинство протеобактерий, обитающих в торфяниках, представлены спириллами либо факультативно-анаэробными формами, относящимися к пяти родам из семейств Enterobacteriaceae и Vibrionaceae, т.е. типичными гидробионтами. В почвах пустынь и опаде пустынных растений доминируют бактерии актиномицетной линии — континентальная ветвь прокариот. Это бактерии со сложным жизненным циклом, характеризующиеся мицелиальной стадией хотя бы на одной из стадий развития либо тенденцией к мицелиальному росту, как приспособление к обитанию в твердофазном субстрате. Все они устойчивы к высушиванию и повышенной инсоляции, чему способствует образование ими конидий и каротиноидных и меланоидных пигментов. У большинства представителей родов актинобактерий колонии окрашены в желтые, оранжевые, красные или черные цвета. Бактерии актиномицетной линии — монолитная группа бактерий с высоким содержанием ГЦ в ДНК — 60–75%. Считается, что генофоры, содержащие ДНК ГЦ-типа, более устойчивы к УФ-облучению.

Все перечисленные признаки бактерий можно рассматривать в качестве адаптивных к окружающим условиям среды. Недаром в спектрах потенциальных доминант болотных и пустынных экосистем почти нет общих групп (табл. 16). Представляется, что бактериальные комплексы этих контрастных экосистем можно рассматривать как сообщества, отражающие ступени эволюции микробного мира при переходе от водного образа жизни к наземному. Следует напомнить, что самые древние из амфибиальных ландшафтов — это прибрежные цианобактериальные маты докембрия, в которых в качестве постоянных симбионтов были обнаружены протеобактерии, т.е. те группы, которые и сейчас доминируют в современных амфибиальных экосистемах.

Пустыни являются примером ландшафтов, где адаптация организмов к условиям суши выражена наиболее резко. Актиномицеты и родственные им бактерии служат примером приспособления к наземному существованию на прокариотном уровне.

Таблица 16

Спектры потенциальных доминант в сообществах бактерий пустынь и болот

Группа	Болота	Пустыни
Протеобактерии		
Enterobacteriaceae		
Enterobacter	+	
Klebsiella	+	
Proteus	+	
Vibrionaceae		
Aeromonas	+	
Plesiomonas	+	
Vibrio	+	
Spirillaceae		
Aquaspirillum	+	
Скользящие бактерии		
Flavobacterium-Cytophaga	+	+
Myxobacterales		+
Актинобактерии		
Streptomyces	+	+
Arthrobacter		+
Cellulomonas		+
Clavibacter		+
Geodermatophilus		+
Micrococcus		+
Rhodococcus		+

Влажность определяет и сезонные изменения в таксономическом составе бактериальных комплексов почв, расположенных в пределах одной природно-климатической зоны. Изучение динамики структуры бактериальных сообществ в почвах Центрального лесного биосферного государственного заповедника и в почвах Окского биосферного заповедника показало, что в периоды длительного переувлажнения почв (затяжные дожди) преобладают типичные представители водной фазы почв, т.е. гидробионты. Они представлены большей частью спириллами, миксобактериями и другими формами подвижных грамотрицательных бактерий. И наоборот, при иссушении почв доминантами становились бациллы и бактерии актиномицетной линии. Таким образом, в одном и том же типе почв в зависимости от степени насыщенности почв влагой таксономический состав бактериальных комплексов будет разным. Поэтому сравнивать разные почвы по составу бактериальных сообществ и делать выводы о различиях в их бактериальном разнообразии следует с большой осторожностью и только на основании сезонных наблюдений с обязательным отбором образцов во влажные и сухие периоды года.

Кислотность почв — селективный фактор, который ограничивает либо способствует распространению бактерий определенных таксономических групп. Азотобактер обнаруживается только в нейтральных либо слабощелочных почвах, его нет ни в почвах тундр, ни в болотных, ни в подзолистых почвах. Максимальная концентрация бактерий этого рода зарегистрирована в богатых, с нейтральной реакцией среды почвах (черноземах и каштановых). Артробактер также чувствителен к низким значениям pH среды и не обнаруживается в подзолистых почвах и торфяниках. В то же время спириллы и факультативно-анаэробные бактерии с успехом развиваются и часто доминируют в кислых почвах таежной зоны.

Многие формы бактерий чувствительны к повышенной концентрации солей в почве. В солончаках, где концентрация солей достигает наивысших значений, бактериальные комплексы характеризуются небольшим разнообразием. Галотолерантными являются лишь бациллы, микрококки и некоторые стрептомицеты. Из этих биотопов выделяются и экстремальные галофилы — архебактерии, требующие для роста 20–25% соли в среде. Это представители родов *Halobacterium, Haloferax, Haloarcula*, *Halococcus* и др.

Таким образом, бактериальное разнообразие разных типов почв определяется многими экологическими факторами: содержанием органического вещества, влажностью, кислотностью среды, концентрацией солей. От сочетания этих факторов, определяющих тип почвообразования, зависит соотношение таксонов в бактериальных комплексах почв. Температура определяет лишь интенсивность и скорость биологических процессов. Известно также, что в южных почвах, по сравнению с северными, максимальные температуры роста многих групп бактерий выше.

Характеристика бактериального разнообразия почв на видовом уровне осложняется прежде всего трудностями, существующими в видовой идентификации бактерий. Дифференциация видов на основании физиолого-биохимических признаков по таблицам, приводимым в определителях Берджи (1997), представляется весьма условной, так как многие виды по этим признакам практически невозможно разделить. Сложные генетические методы, которые представляются наиболее надежными при установлении видового диагноза бактерий, невозможно использовать в экологических исследованиях в связи с их трудоемкостью, необходимостью привлечения к работе специалистов-генетиков и др. Видовая дифференциация несколько упрощается лишь в тех группах бактерий, где первоначальное деление на группы видов

возможно на основании сочетаний простых признаков, таких как цвет колоний и некоторые микроморфологические особенности цикла развития (коринеподобные бактерии). Например, удалось охарактеризовать на видовом уровне сообщество коринеподобных бактерий чернозема типичного (табл. 17). Максимальное разнообразие бактерий этой группы обнаруживается в подстилке, где происходит интенсивное накопление и разложение растительного материала. К этому ярусу биогеоценоза приурочены представители четырех родов коринеподобных бактерий, окрашенные в желто-оранжево-красные тона. Обращает на себя внимание значительная доля среди коринеподобных бактерий представителей рода *Mycobacterium*. О широком распространении микобактерий, представленных видами *M. fortuitum*, *M. smegmatis*, *M. phlei* в степных почвах Украины, известно от разных исследователей. В нижележащем дерновом горизонте микобактерии практически не обнаруживались, здесь наиболее часто встречались артробактерии, представленные тремя видами, родококки и представители родов *Cellulomonas* и *Promicromonospora*. В почвенных горизонтах доминировали бактерии рода *Arthrobacter*. Следует отметить, что в подстилке и дерновом горизонте преобладали виды с яркой окраской колоний, в то время как в почвенных горизонтах — апигментные виды артробактера. Таким образом, разные виды приурочены к разным ярусам биогеоценоза.

Таблица 17

Распределение некоторых видов коринеподобных бактерий по профилю чернозема

Ярус	Горизонт	Вид
Наземный (подстилка)	A0	*Mycobacterium phlei* *Mycobacterium fortuitum* *Mycobacterium parafortuitum* *Mycobacterium gordonae* *Rhodococcus luteus* *Rhodococcus erythropolis* *Rhodococcus longus* *Rhodococcus terrae* *Promicromonospora citrea* *Cellulomonas* sp.
Почвенный	Ad	*Arthrobacter aurescens* *Arthrobacter globiformis* *Arthrobacter pascens* *Rhodococcus erythropolis* *Rhodococcus luteus* *Rhodococcus longus* *Promicromonospora citrea* *Cellulomonas* sp.
	A	*Arthrobacter globiformis* *Arthrobacter pascens* *Rhodococcus erythropolis*
	AB B	*Arthrobacter globiformis* *Arthrobacter pascens*

Примечание. Виды в списке расположены в порядке убывания их обилия.

По таксономическому составу бактериальных сообществ можно составить представление об их экологических функциях. Например, доминирование протеобактерий в торфяниках и почвах, испытывающих временное избыточное увлажнение, свидетельствует о замедленной скорости минерализации растительных остатков, так как среди протеобактерий практически отсутствуют гидролитики (кроме скользящих бактерий). Преобладание в пустынных почвах бактерий актиномицетной линии, большинство из которых обладает гидролитической активностью, коррелирует с быстрыми темпами деструкции растительного опада в пустынных экосистемах. В качестве примера корреляции между таксономическим составом бактерий, их местообитанием и функциями могут быть приведены следующие: доминирование представителей родов *Cytophaga*, *Cellulomonas* и порядка Myxobacterales в подстилке свидетельствует об участии бактерий этих таксонов в разрушении целлюлозы; обилие родококков в нижних слоях подстилок связано с их способностью использовать всевозможные ароматические соединения, образующиеся в качестве промежуточных продуктов в процессе деструкции лигнина; обнаружение бактерий рода *Hyphomicrobium* в торфяниках позволяет предположить участие этих бактерий в использовании метанола — продукта окисления метана, образующегося в болотах в результате деятельности метаногенных бактерий; доминирование бацилл в нижних слоях лесных подстилок и верхних почвенных горизонтах связано с их способностью разрушать крахмал, пектин, лизировать клеточные стенки грибов и дрожжей, т.е. реутилизировать микробную биомассу.

Таким образом, изучение бактериального разнообразия в почвах разных природно-климатических зон дает представление о функциях бактериальных сообществ, их участии в процессах разложения растительного опада и круговорота элементов в биогеоценозе. Однако разнообразие бактерий столь велико, а функции их столь многогранны, что собрать всю информацию о составе и функциях бактериального мира почв практически невозможно, так как для этого потребовались бы усилия всех бактериологов специалистов по разным таксономическим группам бактерий. В настоящем учебнике изложены материалы, касающиеся экологии бактерий сапротрофного блока, включающего аэробные и факультативно-анаэробные формы (около 50 родов), характерными обитателями растений, подстилок и почв. Все они растут на среде, предложенной авторами для выделения эпифитных и сапротрофных бактерий из почв и растительных субстратов.

Использование синэкологических методов анализа для оценки таксономической структуры этого деструктивного блока бактерий позволило выявить четкие различия в бактериальном населении почв и сопряженных субстратов в разных типах экосистем, в пределах которых можно обнаружить разнообразные случаи перехода от достаточно простой клеточной дифференцировки к более сложной.

МИЦЕЛИАЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ (АКТИНОМИЦЕТЫ)

Порядок Actinomycetales — обширная группа грамположительных бактерий. Понятие актиномицеты — собирательное, оно объединяет мицелиальные и амицелиальные организмы. Следует отметить, что если генетический (и, возможно, филогенетический) «вес» такого признака, как образование мицелия в настоящее время пересматривается, то внимание к его экологической значимости лишь усиливается. Мицелиальная организация актиномицетов обусловливает схожесть экологических стратегий этих прокариотных организмов с эукариотными микроорганизмами — грибами. Сказанное вынуждает выделить эту группу мицелиальных прокариот среди прочих бактерий и описать пространственно-функциональные закономерности распределения ее в экосистемах.

Широкое распространение актиномицетов в природе определяется их устойчивостью к высушиванию, временному отсутствию питательных веществ в среде обитания и эффективностью расселения их спор. Многие актиномицеты в лабораторных культурах способны медленно расти на водном агаре и других средах с низким содержанием питательных веществ. В почве активно растущий вегетативный мицелий обнаруживается преимущественно в микрозонах с повышенным содержанием органического вещества. Корреляцию между содержанием актиномицетов в почве и количеством органического вещества в ней еще в 1958 г. отмечал Н.А. Красильников. Обладая небольшой скоростью роста, актиномицеты при попадании в почву веществ, легкодоступных многим микроорганизмам, обычно не оказываются в первом эшелоне r-стратегов и доминируют лишь тогда, когда создаются условия для использования сравнительно труднодоступных субстратов. Большинство актиномицетов — нейтрофилы (оптимальные для роста значения pH 6–8), однако, существуют сведения о присутствии в почве ацидофильных и алкалофильных форм.

Представители почти всех известных родов актиномицетов выделены из почвы или обнаружены в почве. Однако закономер-

ности распределения мицелиальных прокариот в почвах до недавнего времени были исследованы только у представителей родов *Streptomyces* и *Streptoverticillium*. Введение понятия комплекса почвенных актиномицетов, структура которого отражает пространственно-временное соотношение отдельных таксонов (родов, видов) мицелиальных прокариотных микроорганизмов, способствовало выявлению общих закономерностей распределения этих организмов в природных субстратах и, в первую очередь, в почве. Структура комплекса почвенных актиномицетов определяется составом и численностью типичных родов и видов и величиной видового спектра. Выделить представителей всех известных в настоящее время родов актиномицетов не представляется возможным, поскольку для выявления многих представителей порядка Actinomycetales требуются специальные методы, включающие ряд селективных приемов, связанных со свойствами как спор, так и мицелия этих организмов, характеризующихся сложными жизненными циклами. Обычно используют традиционный метод поверхностного посева из разведений на плотные питательные среды: казеин-глицериновый агар и среду с пропионатом натрия. В отдельных случаях для выделения некоторых малоизученных родов актиномицетов применяли предпосевную обработку почвенных образцов (нагреванием при 100 °С в течение 1 часа).

Структура комплексов почвенных актиномицетов специфична для каждого биогеоценоза. Лесной биогеоценоз характеризуется наличием одного доминирующего рода *Streptomyces* с типичными доминирующими видами только одной секции и серии. Виды почвенных актиномицетов лесного биогеоценоза функционируют в условиях, где основными средообразующими факторами являются подстилка, невысокое содержание гумуса, низкое значение pH среды. Эти условия определяют заполнение основной части пространства экологических возможностей (65%) в лесной почве только стрептомицетами секции и серии *Cinereus Achromogenes*. Показано, что экологические ниши изученных актиномицетных популяций дерново-подзолистой почвы не разобщены полностью, а в той или иной мере перекрываются. Виды секций и серий *Cinereus Achromogenes* и *Albus Albus* имеют сходные экологические позиции, степень перекрывания их экологических ниш более 70%. То же можно сказать о видах секций и серий *Roseus Lavendulae-roseus* и *Cinereus Chromogenes*. Если степень перекрывания ниш рассматривать как коэффициент конкуренции видов, то конкурентные взаимоотношения в почве наиболее вероятны между представителями секций и серий *Cinereus*

Achromogenes и *Albus Albus*; *Roseus Lavendulae-roseus* и *Cinereus Chromogenes*. Следует напомнить, что концепция экологической ниши как многомерного пространства, в пределах которого возможно существование вида, широко используется в общей экологии для характеристики экологических различий между популяциями.

Почва является тем природным субстратом, из которого актиномицеты выделяются в наибольшем количестве и разнообразии (рис. 125). Однако представители некоторых родов актиномицетов (*Streptoverticillium*, *Micromonospora*) обнаруживаются в подстилке

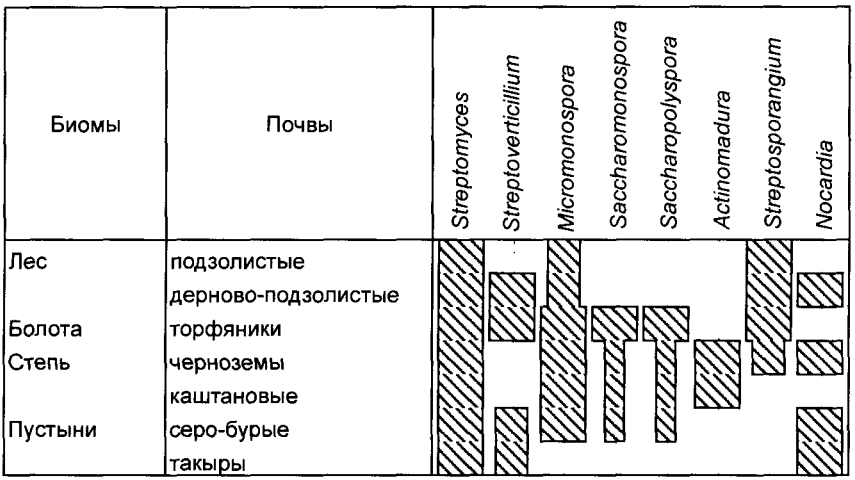


Рис. 125. Распространение доминирующих родов актиномицетов в почвах различных биомов (ширина фигуры показывает относительное обилие группы в условных баллах)

в значительно (на порядок) большем количестве, чем в почве. Что касается представителей рода *Micromonospora*, то в лесных подзолистых, в том числе и дерново-подзолистых почвах, эти актиномицеты являются минорными компонентами актиномицетного комплекса; они становятся доминантами в моховой подстилке ельников, состоящей из листостебельных зеленых мхов, где их доля в актиномицетном комплексе достигает 95% и в нижних слоях лесной подстилки — 80%. Известно, что мхи обладают высокой водоудерживающей способностью, для них характерна теплая забуференная среда. В литературе неоднократно отмечалась особая роль мхов как местообитания азотфиксирующих синезеленых водорослей в тундре, при зарастании пожарищ и вул-

канических пеплов, а в умеренной зоне — на выработанных торфяниках. Для микромоноспор, обладателей гидрофильных спор, так же как и для водорослей, в мохостое создаются благоприятные условия существования. В нижних слоях подстилки — этого специфического биоценотического горизонта, для которого характерно ежегодное пополнение органическим веществом, — требовательные к содержанию питательных элементов в субстрате микромоноспоры также находят оптимальные условия для жизни.

Низкие значения pH лесных подзолистых почв способствуют развитию в них представителей рода *Streptosporangium*, тяготеющих к слабокислым условиям среды. Стрептоспорангии, обычно представляющие минорный компонент актиномицетных комплексов наземных экосистем, в лесных подзолистых почвах достигают 70% от всех актиномицетов.

В лесных биогеоценозах так называемые олигоспоровые актиномицеты (роды *Actinomadura*, *Saccharomonospora*, *Microbispora*, *Saccharopolyspora*, *Termomonospora*, *Nocardia*) обнаружены во всех ярусах — надземном (листья кустарников, трава), наземном (мох, слои подстилки L, F), почвенном (минеральные горизонты почвы). Наиболее благоприятными местообитаниями для олигоспоровых актиномицетов в хвойных лесах оказались листья кустарников, нижние слои подстилки (F) и верхний горизонт почвы, обогащенные растительными остатками разной степени разложенности, где их численность может достигать сотен тысяч колониеобразующих единиц КОЕ на 1 г субстрата, а доля от всех актиномицетов в комплексе составляет 50%. Представители рода *Termomonospora* наибольшую долю в актиномицетном комплексе составляли на листьях растений (47%). Актиномицеты рода *Saccharopolyspora* были обнаружены только на листьях растений и их доля в комплексе не превышала 5%. Исследование распределения актиномадур по вертикально-ярусной структуре лесных биогеоценозов показало, что в хвойных лесных биогеоценозах умеренной зоны максимальная численность (десятки и сотни КОЕ/г субстрата) актиномадур приурочена к органогенным горизонтам — L–F-слоям подстилки, торфяному горизонту и разрастаниям зеленого мха. В этих субстратах численность актиномадур сопоставима со стрептомицетами и микромоноспорами, и доля этих мицелиальных прокариот в актиномицетном комплексе может достигать 47%. В других ярусах хвойных лесов (растительном, в минеральных горизонтах почвы) актиномадуры либо не удавалось выявить, либо доля этих мицелиальных прокариот в актиномицетном комплексе не превышала 10% от всех выявляемых родов.

В торфяниках актиномицеты сосредоточены в дернине на залуженных участках территорий, в нижних слоях лесной подстилки, где идут активные процессы деструкции растительных остатков, в напочвенных разрастаниях водорослей, мхов и лишайников. Специфическая особенность микробных сообществ торфяных почв во многом определяется богатством микромоноспоровых актиномицетов, численность которых, как правило, на 1–2 порядка превышает численность стрептомицетов, в то время как в большинстве зональных типов почв микромоноспоры, как и представители других «редких» родов актиномицетов, по численности уступают стрептомицетам. Типичными доминирующими представителями комплекса во всех рассматриваемых торфяных почвах явились актиномицеты родов *Streptomyces* и *Micromonospora*. Стрептомицеты представлены большим видовым разнообразием, включающим виды секций и серий *Cinereus Achromogenes*, *Cinereus Chromogenes*, *Cinereus Chrysomalus*, *Cinereus Aures*, *Helvolo-flavus Helvolus*. В актиномицетном комплексе целинной торфяной почвы представители почти всех выделяемых на среде с пропионатом натрия родов (*Streptomyces*, *Micromonospora*, *Saccharomonospora*, *Streptosporangium*, *Saccharopolyspora*) доминируют или встречаются часто, исключение составляют актиномицеты рода *Streptoverticillium*, случайные в торфяных почвах. По широте родового спектра комплекс актиномицетов в целинной торфяной почве сходен с комплексом чернозема и резко отличается от комплекса дерново-подзолистой почвы. Другой особенностью таксономического состава актиномицетного комплекса торфяников является доминирование сахаромоноспоровых и сахарополиспоровых актиномицетов, редко встречающихся в почвах зонального типа.

Почвы степных биогеоценозов — черноземные и каштановые — отличаются от подзолистых лесных почв тем, что максимальное количество актиномицетов в них приурочено к почвенному ярусу, причем доминантами кроме представителей рода *Streptomyces* являются представители родов *Micromonospora*, *Actinomadura*, *Nocardia* (в черноземе), меньшую долю составляют представители родов *Saccharomonospora*, *Saccharopolyspora*, *Streptosporangium*. Среди стрептомицетов в черноземных почвах встречаются виды, принадлежащие к секции *Cinereus* сериям *Achromogenes*, *Chromogenes*, *Violaceus* и *Aureus*. На основании изучения динамики численности почвенных актиномицетов в ходе микробных сукцессий в черноземе определены показатели перекрывания экониш и установлены наиболее благоприятные условия для выявления определенных популяций. Наиболее близки оказались эконишы у видов

секции *Cinereus* серий *Violaceus* и *Aureus*, наиболее далекими — у *Cinereus Achromogenes* и *Cinereus Chromogenes*. Установлено, что для большинства видов актиномицетов наиболее благоприятные условия складываются на последних этапах сукцессии.

В противоположность лесным биогеоценозам в степном биогеоценозе на черноземе обыкновенном олигоспоровые актиномицеты не были выявлены в надземном ярусе. В почвенном ярусе разнотравно-злаковой степи олигоспоровые актиномицеты обнаружены во всех генетических горизонтах, их численность колеблется от десятков единиц до десятков тысяч КОЕ на 1 г почвы. Долевое участие олигоспоровых актиномицетов в комплексе мицелиальных прокариот сопоставимо с долей спорангиальных форм и не превышает 13% от всех выявленных актиномицетов. Среди олигоспоровых форм в черноземе преобладают представители рода *Actinomadura*, присутствующие во всех горизонтах почвенного профиля. В карбонатном горизонте (Вса) обнаруживаются нокардии, в горизонте Ad присутствуют представители рода *Microbispora*.

Серо-бурые почвы пустынных ландшафтов обладают специфическими особенностями в отношении распределения актиномицетов. Существует четкая вертикальная стратификация сообществ актиномицетов по ярусам пустынных экосистем с максимальной концентрацией актиномицетов в наземном ярусе — в поверхностной корочке песчаной пустынной почвы, покрытой водорослями и мхами, в ризосфере пустынных растений и в зоогенных субстратах. Для пустынных почв характерно постоянное присутствие в них представителей родов *Streptomyces*, *Streptoverticillium*, *Nocardia*; высокая доля микромоноспоровых актиномицетов; обилие темноокрашенных форм актиномицетов, что можно рассматривать как адаптацию мицелиальных прокариот к пустынным условиям. Серо-бурые пустынные почвы отличаются актиномицетным комплексом с большим разнообразием стрептомицетных форм, принадлежащих почти ко всем известным секциям и сериям.

В мятликово-полынной полупустыне на сероземе светлом олигоспоровые актиномицеты выявлены во всех ярусах биогеоценоза. Наибольшее число этих форм отмечено на сухих растениях полыни (десятки тысяч КОЕ/г субстрата) и в горизонте Аса (тысячи КОЕ/г почвы), где их доля от всех актиномицетов в комплексе достигает 60%. Полупустынные ландшафты отличаются наиболее широким спектром родового разнообразия олигоспоровых актиномицетов. Здесь обнаружены представители родов

Actinomadura, *Saccharopolyspora*, *Termomonospora* и *Microbispora*. В степном и полупустынном биогеоценозах актиномадуры более равномерно распределены по почвенному профилю. Доля актиномадур в актиномицетном комплексе разных субстратов этих биогеоценозов не превышала 3%. Исключение представляет карбонатно-гумусовый горизонт серозема светлого, где доля актиномадур составляет 42% от всех обнаруженных в этом горизонте родов актиномицетов.

Одним из характерных местообитаний актиномицетов являются выходы карбонатных пород. Показано, что в формирующихся на поверхности этих пород альгобактериальных ценозах актиномицеты находятся в активной жизненной форме (в виде мицелия) и вместе с водорослями выполняют роль ценозообразователей. В разных географических регионах (на выходах скальных карбонатных пород в Прибалтике, Приднестровье, на Тянь-Шане, на известняковых карьерах Подмосковья) альгобактериальные ценозы однотипны по таксономическому составу, характеризуются доминированием альгокомпонентов в биомассе ценозов (биомасса водорослей составляет 96% общей массы ценоза) и актиномицетного мицелия в биомассе сапротрофного компонента ценоза (мицелий составляет более 50% биомассы бактерий). Актиномицеты в альгобактериальных ценозах на выходах карбонатных пород представлены родами *Streptomyces* и *Micromonospora*; среди стрептомицетов доминируют представители секций *Helvoloflavus* и *Roseus*. Вместе с другими группами микроорганизмов, входящими в микробные сообщества, складывающиеся на поверхности пород, актиномицеты участвуют в биохимическом выветривании и первичном почвообразовательном процессе.

Актиномицеты представляют собой единое звено в трофической цепи любой экосистемы, осуществляя в ней функции микробов-редуцентов. Основная роль мицелиальных прокариот состоит в разложении таких сложных полимеров как лигнин, хитин, целлюлоза, гумусовые соединения. Актиномицеты участвуют также в накоплении в почве биологически активных веществ и формировании азотного баланса почв. Поскольку большинство актиномицетов гидролитики, с их ферментативной деятельностью связана локализация этих организмов в нижних слоях подстилки, в кишечном тракте почвенных беспозвоночных животных. В почве, где сосредоточена основная масса стрептомицетов, они разлагают не только растительные субстраты, но и гумусовые соединения. Благодаря способности к образованию литических

ферментов актиномицеты реутилизируют микробную биомассу, прежде всего грибную, растут в копролитах беспозвоночных животных, участвуют в деструкции почвенных минералов. Во всех этих случаях актиномицеты проявляют себя либо как L-, либо как K-стратеги.

В почве и подстилке актиномицеты вступают во взаимодействие с животными и растениями, в том числе с водорослями, участвуя в формировании трофических цепей биогеоценозов и симбиотических ассоциаций.

ГРИБЫ И ДРОЖЖИ

Экологическая значимость грибов в разных условиях почвенной среды различается в зависимости от факторов, определяющих их численность, динамику развития, таксономический состав.

Грибы — главные редуценты в экосистемах суши. Эта их основная функция осуществляется в почве. Однако среди почвенных грибов есть специфические группы, занимающие иное положение в трофических цепях: например, грибы-хищники, питающиеся почвенными микроскопическими беспозвоночными, грибы-паразиты, вызывающие корневые гнили и другие болезни растений, факультативные патогены, микоризообразователи и др. Рассмотрим распространение группы микромицетов-сапротрофов (рис. 126), представители которой осуществляют важную



Рис. 126. Распространение доминирующих видов грибов в почвах различных биомов (ширина фигуры показывает относительное обилие группы в условных баллах)



Рис. 127. Распространение доминирующих видов дрожжевых грибов в почвах различных биомов (ширина фигуры показывает относительное обилие группы в условных баллах)

экологическую функцию по разложению органических веществ начиная от самых простых углеводов и кончая такими сложными биополимерами, как целлюлоза, хитин, лигнин, а также дрожжевых грибов (рис. 127).

Почвенные сапротрофные микромицеты чрезвычайно разнообразны как в таксономическом отношении, так и по связи с разными субстратами и по приспособленности к факторам физической среды. Их образ жизни определяется типом роста (одноклеточный или мицелиальный), характером обмена веществ, наличием разного рода приспособительных реакций, связанных с внешними условиями, устойчивостью к стрессовым воздействиям. Основной экологический фактор, определяющий разнообразие грибов, это тип субстрата как среда обитания.

В почвах одного типа, но под разными растительными ассоциациями, комплексы доминантных видов микромицетов могут быть резко различными. Например, в дерново-подзолистой почве под ельником доминирующими видами были *A. pullulans*, *Chrysosporium sulfureum*, *M. ramanniana* и *V. terrestre*, а в почве под березняком — *A. pulviscula*, *C. herbarum*, *P. daleae* и *T. koningii*. Из дрожжевых грибов в почвах под хвойными и смешанными лесами зоны умеренного климата доминируют в подстилках предста-

вители родов *Trichosporon* и *Cystofilobasidium*, в минеральных горизонтах — *L. starkeyi* и некоторые виды рода *Cryptococcus*. В этой же зоне под травянистыми ассоциациями наиболее характерны для почв наряду с криптококками некоторые виды аскоспоровых дрожжей родов *Debaryomyces* и *Williopsis*.

Из других факторов на грибное население почв значительно влияют температурные колебания в верхних слоях почвы. Большинство грибов — мезофилы, облигатные психрофилы описаны только среди дрожжевых грибов и в роде *Acremonium*. И наоборот, среди почвенных дрожжей нет термофильных и термотолерантных видов, но они широко известны среди видов рода *Aspergillus*. Отношение к температуре определяет в значительной степени местообитание многих видов микромицетов или долю их популяций в сообществах в разные периоды года. Так, облигатно-психрофильные дрожжи родов *Mrakia* и *Leucosporidium* в дерново-подзолистых почвах Подмосковья могли быть обнаружены только в холодные периоды года, когда численность их популяций превысила критические значения, а конкуренция со стороны других видов была низкой.

Детальное сравнение структуры грибного населения разных почв удобно сделать на биомах резко различных географических зон — тундровых и пустынных. И те и другие характеризуются отсутствием древесной растительности, но резко различаются тепловым и световым режимами, а также количеством и режимом влаги. В зоне тундр надземная фитомасса значительно превышает подземную ее часть, а отсюда следует и высокая экологическая значимость микробной биоты эпифитного комплекса фитобионтов, в частности, дрожжевых грибов. В основном это виды, обычно развивающиеся на зеленых частях растений либо в подстилках. Все виды — базидиомицетного аффинитета: доминируют криптококки (*Cryptococcus gilvescens*, *Cryptococcus albidus*, *C. laurentii*) и облигатно-психрофильные анаморфы рода *Mrakia*. В почвах тундры полностью отсутствуют не только типичные для многих более южных почв дрожжи рода *Lipomyces*, но и все другие аскоспоровые дрожжи. Во всех почвах тундры, принадлежащих к разным типам, — тундровых глеевых, арктотундровых, арктических, примитивных, торфянистых, дерновых почвах тундровых лугов — формируется один и тот же тип дрожжевого населения с *C. gilvescens* в качестве доминанты и *Mrakia gelida*, *C. albidus* в качестве сопутствующих видов. Среди мицелиальных микромицетов доминантами в почвах тундр Таймыра выступают такие

виды, как *Penicillium kapuscinskii*, *Geomyces pannorum* и *Sporormiella minimoides*, достигающие в некоторых почвах 100% встречаемости, а также *Sporormiella intermedia*, *Podospora tetraspora* и *Mortierella* sp. с встречаемостью 60–80%.

Своеобразие микобиоты тундровых почв состоит в том, что представители многих таксонов, широко распространенные и доминирующие в других районах, здесь отсутствуют. С другой стороны, виды-доминанты в тундре обычны и для почв умеренных широт. Большой процент стерильных форм в Арктике может быть обусловлен неподходящими условиями для споруляции, и различные виды микромицетов могут попадать в группу *Mycelia sterilia*. Собственно педобионтный комплекс видов микромицетов в криоморфных почвах беден и характеризуется высокой долей психротолерантных видов. Таким образом, подводя итоги исследованиям грибного населения тундровых почв, можно отметить следующие характерные для него черты: редукция таксономического состава, выпадение крупных групп (например, аскоспоровых дрожжей), малая представленность собственно почвенных видов, высокая доля психрофильных и психротолерантных форм. Экологические функции грибов в экосистемах тундры сводятся в основном к иммобилизации и трансформации легкодоступных соединений в короткий период вегетации растений. Эти процессы протекают в фитоярусе и на поверхности почв, что приводит к накоплению неразложившихся растительных остатков и торфообразованию.

В почвах полупустынь, пустынь и сухих субтропиков Средней Азии и Южного Казахстана установлены другие закономерности распространения и иные экологические функции микромицетов. Число обнаруженных в почвах мицелиальных грибов значительно выше, чем в тундре, а доля дрожжевых грибов среди них чрезвычайно низка. В составе типичных форм — аспергиллы, пенициллы и темноокрашенные виды. Частота встречаемости типичных форм не превышает 60%. Среди аспергиллов в сероземах доминируют виды *Aspergillus flavus*, *A. ustus*, *A. terreus*, *A. flavus*, *A. fumigatus*. Пенициллы представлены видами секции *Asymmetrica*: *Penicillium simplicissicum*, *P. fellutanum*, *P. verrucosum*, *P. nigricans*. Для зоны сухих субтропиков показательно разнообразие темноокрашенных грибов семейства Dematiaceae. Мукоровые грибы малочисленны, род *Trichoderma* представлен единичными видами, что характерно для засушливых почв.

Из дрожжевых грибов абсолютными доминантами выступают криптококки, представленные в этих регионах почти исключительно видами *C. albidus* var. *diffluens* или *C. laurentii*, а также баллистоспоровые дрожжи, близкие к роду *Bullera*. Психрофильные дрожжи ни в почвах, ни на растениях не обнаружены. Типичные педобионты (липомицеты) в пустынных почвах не найдены.

Сравнение дрожжевых комплексов тундровых и пустынных экосистем выявляет общие и специфические для каждого из биомов особенности. Сходство дрожжевого населения, обусловленное экстремальностью климата на Крайнем Севере и юге, заключается в явном преобладании видов эпифитного комплекса, отсутствием собственно почвенных дрожжей рода *Lipomyces* и абсолютное доминирование криптококков. Отличия в таксономической структуре дрожжевых комплексов определяются разностью в основных лимитирующих факторах в этих регионах — недостатком тепла в тундре, недостатком влаги в пустыне. Отсюда в сходных группировках происходит замена одних видов на другие — таксономически близкие, но экологически разные. По сравнению с такими полноразвитыми экосистемами, как лесные и степные биогеоценозы, экологические функции дрожжевых грибов в экстремальных условиях резко сокращаются, и дрожжи выступают в роли типичных эпифитов, в то время как комплекс гидролитиков и собственно почвенных обитателей (липомицетов) отсутствует.

Таким образом, сравнение различных типов микробных группировок в почвах разных природно-климатических зон показало, что географический фактор в расселении микробных сообществ проявляется через комплекс экологических факторов, таких как влажность, тип субстрата, кислотность, температура, засоленность почв. Следует говорить не о приуроченности отдельных видов микроорганизмов к определенным типам почв, а о специфической структуре микробных сообществ в целом, соотношении таксономических и эколого-трофических групп, о типологии микробных группировок, особенно четко различающихся в контрастных природно-климатических зонах.

Динамика микробных комплексов

Состав доминирующих форм микроорганизмов динамичен и изменяется во времени. При инициировании сукцессий в почве оттаиванием, увлажнением или внесением органических субстратов происходят достаточно закономерные изменения

численности различных групп микроорганизмов. Как правило, сначала повышается численность грибов, затем развиваются бактерии и актиномицеты (рис. 128).

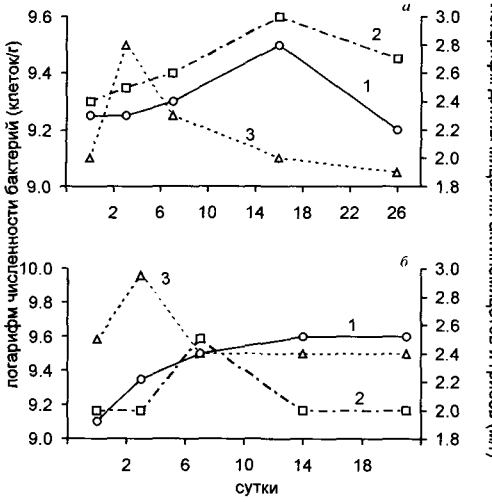


Рис. 128. Ход сукцессии бактерий (*1*), актиномицетов (*2*) и грибов (*3*) в сероземе (*а*) и дерново-подзолистой (*б*) почве (прямой метод учета)

ГРИБЫ

Каждая группа почвенных микроорганизмов в ходе общей сукцессии микробиоты претерпевает собственные сукцессионные изменения. В составе комплекса почвенных грибов можно выделить два крупных блока, различающихся по ряду экологических характеристик — это быстро- и медленнорастущие популяции. Последние преобладают практически на всех стадиях сукцессии (рис. 129). Эти грибы отличаются наибольшей гидролитической активностью и играют ведущую роль в разложении полимеров растительного опада. Быстрорастущие грибы также осуществляют гидролиз, но в силу особенностей кинетики роста способны эффективно перехватывать легкодоступные субстраты, поступающие из зон активного гидролиза, осуществляемого медленнорастущими грибами. Быстрорастущие грибы на протяжении всей сукцессии существенно уступают в численности медленнорастущим грибам. Видовой анализ комплекса почвенных грибов в ходе сукцессии показал, что как среди медленнорастущих, так и среди быстрорастущих грибов происходит постоянная смена доминирующих популяций. Например, в дерново-подзолистой почве комплекс микромицетов был представлен, в первую очередь, видами рода *Penicillium*, встречались представители родов *Fusarium*, *Mucor*, *Trichoderma*. При этом в начале инициированной сукцессии доминировали виды *P. nigricans*, *P. simplicissimum* и *Fusarium solani*. В ходе сукцессии возрастала численность быстрорастущих видов *T. koningii*, *Trichoderma harzianum*. Такие виды, как *F. solani*, *Penicillium chrysogenum*, *P. nigricans*, *P. simplicissimum*, *P. verrucosum*

var. *cyclopium* выделялись на всех стадиях сукцессии. Общее число видов, обнаруженных в процессе сукцессии, достигло 42, в то время как при однократном анализе этой почвы удалось выявить лишь 17 видов. Таким образом, сукцессионный подход позволяет выявить в 3–5 раз больше видов микромицетов и получить информацию об их месте в сукцессии.

При внесении в почву различных субстратов ход сукцессии изменяется: целлюлоза резко повышает численность целлюлозоразрушающих грибов, сахара — грибов-сахаролитиков и др. Так, в ходе микробной сукцессии в черноземе, инициированной простым увлажнением, доминирующим был вид *Penicillium ochrochloron*. При внесении в ту же почву хитина на 6–13-е сутки преобладали *Aspergillus fumigatus*, *Mortierella alpina*, а начиная с 30-х суток абсолютным доминантом становится *M. nigra*. В сукцессии, инициированной увлажнением с внесением целлюлозы, на ранних стадиях доминировали микромицеты из рода *Acremonium*, а с 30-х суток опыта в структуре комплекса почвенных грибов доминирующее положение занимали грибы *M. nigra* и *H. grisea* (рис. 130). Таким образом, четко прослеживается приуроченность развития грибов разных родов и видов к определенным этапам сукцессии. Важно, что при этом в доминанты могут выходить популяции тех видов, которые в обычных условиях не удается выделить из данной почвы. Это позволяет значительно расширить информацию о таксономическом спектре микромицетов, обитающих в исследуемой почве.

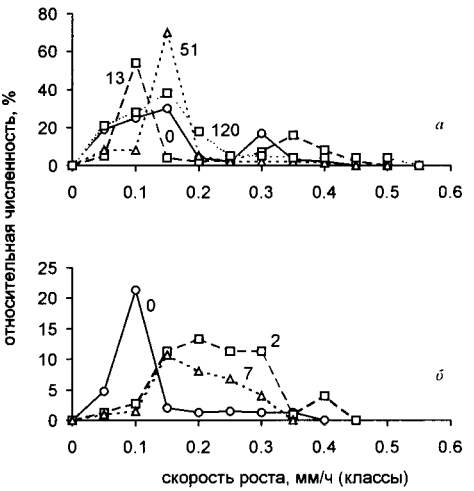


Рис. 129. Распределение колоний микромицетов в черноземе по классам значений радиальной скорости роста после инициации сукцессии увлажнением (*а*) и внесением глюкозы (*б*); цифры у линий — дни наблюдения

БАКТЕРИИ И АКТИНОМИЦЕТЫ

Сукцессия прокариотных микроорганизмов в различных почвах характеризуется, как правило, преобладанием вначале грамотрицательных бактерий и увеличением доли актиномицетов на

более поздних стадиях. Такой же ряд последовательной замены протеобактерий грамположительными бактериями-гидролитиками наблюдается при послойном анализе подстилки и почвы и отражает процесс сукцессии, происходящий при разложении растительных остатков. Увеличение численности актиномицетов наблюдается в тот период, когда биомасса грибов начинает снижаться (см. рис. 128). Можно полагать, что актиномицеты специализируются на использовании отмершего мицелия грибов. Широко представленную у актиномицетов хитиназную активность логично связать с высоким содержанием хитина в клеточной стенке грибного мицелия.

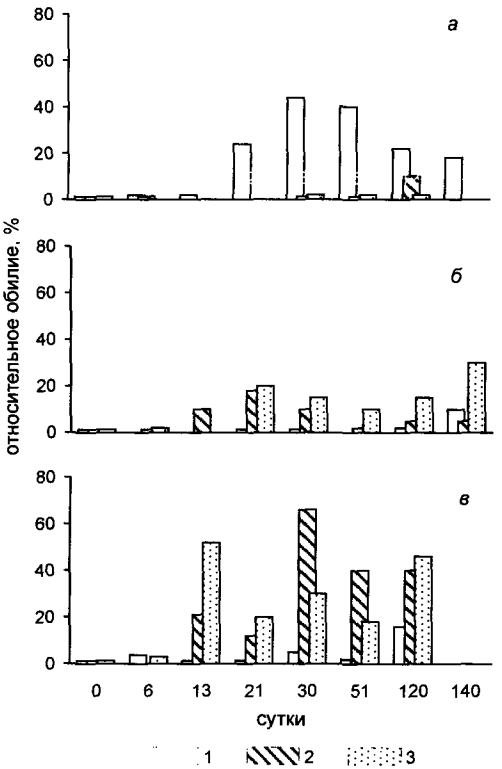


Рис. 130. Динамика численности доминирующих видов грибов при инициации сукцессии увлажнением (*а*), внесением хитина (*б*) и целлюлозы (*в*); виды:
1 — P. ochrochloron, 2 — H. grisea, 3 — M. nigra

На ранних этапах сукцессий, инициированных различными воздействиями на почву, обычно происходит снижение разнообразия актиномицетов, в дальнейшем их разнообразие возрастает. При инициации сукцессии внесением хитина быстрорастущие актиномицеты получают очевидное преимущество, и первоначальное доминирование медленнорастущих популяций сменяется более равномерным распределением радиальной скорости роста по классам и увеличением среднего значения радиальной скорости роста (рис. 131). Наиболее быстрорастущие стрептомицеты удается зарегистрировать лишь к концу опыта. Наблюдаемая картина хорошо иллюстрирует представление о том, что в почве всегда присутствует определенное количество малочисленных микробных популяций, способных быстро увеличивать свою

численность и встраиваться в микробное сообщество, если резко меняются условия или из трофической цепочки выбивается какое-то звено. Существование подобных популяций, т.е. «избыточное многообразие» почвенного микробоценоза, является важным условием его устойчивости.

Популяции актиномицетов, выделяемых на разных этапах сукцессии, различаются не только по радиальной скорости роста и трофическим потребностям, но и по проявлению антибиотической активности. Это позволяет судить о характере межмикробных взаимодействий, происходящих на разных этапах сукцессии.

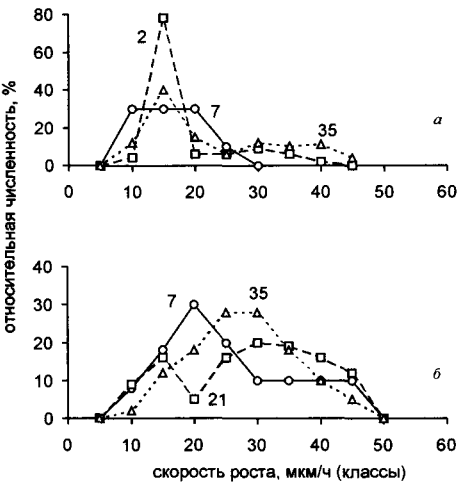


Рис. 131. Распределение значений скорости роста почвенных актиномицетов в темно-сиалитовой почве в ходе сукцессии, инициированной увлажнением (*а*) и увлажнением с внесением хитина (*б*); цифры над линиями — дни наблюдения

Использование рассмотренных подходов для изучения экологии природных микробных сообществ позволяет выявить определенные закономерности в пространственно-временной организации микробоценозов. Показано, что микроорганизмы обнаруживаются во всех ярусах наземных экосистем, их распределение неравномерно; по ярусам меняется как численность, так и таксономический состав микробных сообществ; местоположение микроорганизма в вертикальном ряду неслучайно, оно коррелирует с его функциями и типом экологической стратегии. В разных географических зонах главные сферы микробной жизни сосредоточены в разных ярусах, а набор доминант в них характеризует тип экосистемы и отражает специфичные черты природной зоны.

В каждом типе экосистем существуют специфические очаги, которые являются местообитаниями своеобразных микроорганизмов, практически не обнаруживаемых в «фоновых» субстратах. Примерами таких очагов могут быть почвенные новообразования, экскременты и кишечник почвенных беспозвоночных, гнезда муравьев, разрастания водорослей и др.

Численность и таксономическая структура микробных сообществ изменяется не только в пространстве, но и во времени. Временные изменения в микробном комплексе, которые описываются как микробная сукцессия, неслучайны и обусловлены не только внешними воздействиями, они определяются и внутренними событиями, происходящими в природных субстратах. Биогеоценотические горизонты являются наглядным отражением («фотоснимком») отдельных этапов сукцессии микроорганизмов, складывающейся в процессе разложения растительных остатков. Изучение микробной сукцессии в модельных стабильных условиях позволяет выявить доминанты на всех стадиях сукцессии и определить их экологические функции.

Особенности пространственно-временной организации микробных сообществ подтверждают закономерности, установленные для животных и растений: вертикальную стратификацию природных сообществ, одновременное сочетание дискретности и непрерывности, выраженное в теории континуализма, корреляцию между местоположением организма в вертикальной структуре экосистемы и его функциями, закон географической зональности, выпадение крупных таксономических блоков в районах с экстремальными климатическими условиями.

Что дают подходы и методы анализа микробных сообществ для развития микробиологии и смежных наук?

В экологии и биогеографии эти исследования раскрывают новые аспекты основных законов, сформулированных на основании изучения животных и растений, подтверждая и дополняя их.

В почвоведении и почвенной микробиологии эти исследования способствуют углублению понимания экологических функций почвы, связанных с ее биотой, детализируют такие аспекты экологии почв, как структура почвенных микробных комплексов, их происхождение, трофические связи, баланс элементов питания.

В систематике они способствуют расширению спектра известных видов, заполняя «белые пятна» в таксономии микробов, дают возможность проводить таксономические исследования не на уровне отдельных штаммов, а на популяционном уровне, т.е. с учетом природного внутрипопуляционного разнообразия. Такой подход часто способствует расширению описаний уже известных видов с учетом их природной изменчивости.

В биотехнологии подобные исследования дают исходный материал для инвентаризации ресурсов микробного пула и теоретическое обоснование методов направленного поиска и выделения важных для промышленности микроорганизмов.

В сельскохозяйственной микробиологии сукцессионный подход дает возможность определить оптимальные сроки для внесения микробных популяций, стимулирующих рост сельскохозяйственных культур. Целенаправленная регуляция численности микробных популяций может проводиться на оенове знания сукцессионных изменений, происходящих в почве.

Для решения проблем охраны окружающей среды необходимо изучение эталонных образцов ненарушенной природы со стабильными биотическими сообществами, чтобы иметь возможность выявлять степень разрушения их при различного рода антропогенных воздействиях. Микроорганизмы могут быть чуткими индикаторами таких нарушений.

МИКРОБНАЯ СУКЦЕССИЯ В ПОЧВЕ

Для понимания функционирования комплекса почвенных микроорганизмов все исследования необходимо проводить в динамике. Это относится и к определению количества микроорганизмов, и к определению качественного состава, выделению микробов-продуцентов физиологически активных веществ, и к ферментативной активности почв. Многие показатели биологической активности почв настолько динамичны, что их одноразовое определение только вводит в заблуждение. Показатель полевой биологической активности почв иногда оказывается настолько изменчивым, что один-два раза его вообще не стоит определять, хотя в принципе ясно, что он дает очень тонкую и точную характеристику места и момента исследования. Были сделаны попытки увеличить повторность определений, делать их в различных точках сравнительно большой исследуемой площади и т.д. Все это повышает точность определений, но без учета фактора временной динамики сделать какие-либо серьезные выводы нельзя. В последнее время появилось новое представление о том, что временные изменения не случайны и обусловлены не только внешними воздействиями, но во многом определяются внутренними событиями, происходящими в почве и в комплексе почвенных микроорганизмов. В системе почва–микроорганизмы происходят закономерные и планомерные изменения количества и качества микроорганизмов, направленности и напряженности микробиологических процессов, это и называется микробной сукцессией. Под этим понимаются последовательные закономерные изменения в комплексе почвенных микроорганизмов и в происходящих микробиологических процессах независимо от того, приведут ли

эти изменения (сукцессия) к установлению новой микробной системы или же система вернется в первоначальное состояние. Закономерная микробная сукцессия облегчает изучение временных изменений.

Четкое определение микробной сукцессии в почве в природе достигается с большим трудом из-за появления непрогнозируемых, случайных факторов, которые затрудняют получение общей картины.

В природе микробная сукцессия наиболее четко и просто может быть прослежена в лесной подстилке. Хорошо сформировавшаяся лесная подстилка состоит из трех слоев: L (leafs) — опавшие листья, F — ферментационный и нижний H (humus) — гумусовый. Верхний слой состоит из листьев, опавших в текущем или прошлом году, слой F включает растительные остатки, опавшие два–четыре года тому назад, слой H состоит из материала 5–10-летней давности. Изучая микроорганизмы и процессы в разных слоях, исследователь может единовременно получить картину изменений почвенной биоты и вызываемых ею процессов на протяжении 5–10 лет. Строение лесной подстилки является результатом сменяющих друг друга этапов разложения растительных остатков, обусловленных сменой функционирующих комплексов организмов, т.е. микробной сукцессией. Происходит «конвейерная» переработка растительного материала.

Для слоя L характерно обилие и высокое разнообразие организмов. В этом слое много эпифитов и других организмов, попадающих в подстилку с опадом: высока доля грибов, много макромицетов *Marasmius*, *Mycena* и *Collydia*, много неспороносных бактерий, в большом количестве встречаются нематоды, коллемболы и панцирные клещи — орибатиды. В слое L происходит разложение сахаров, крахмала, пектина и белков.

В слое F отмечается самое активное дыхание за счет очень высокой численности и активности микроорганизмов, разнообразие которых велико. Преобладают базидиальные грибы и микромицеты — представители экологической группы деструкторов целлюлозы: *Chaetomium*, *Trichoderma*, *Mycogonea*. Им сопутствуют бактерии гидролитики. В этом слое особенно много микроартропод — коллембол, клещей. Здесь идет распад устойчивых полимеров (целлюлоза, хитин, ксиланы, лигнин). Одновременно происходит синтез меланинов, входящих в гуминовые кислоты.

В слое H в результате уменьшения содержания доступных органических веществ снижается общая численность организмов. Уменьшается интенсивность дыхания. Снижается разнообразие

грибов. Из бактерий остается много актиномицетов, коринеформных бактерий и бацилл. Здесь завершаются процессы распада сложных полимеров и накапливается гумус. В гумусовом слое большую долю составляют выбросы дождевых червей и других беспозвоночных.

При переходе к минеральным горизонтам почвы резко меняется состав экологических и таксономических групп организмов.

В группе мелких членистоногих (микроартропод) по мере сукцессии происходит смена доминирования поверхностных форм подстилочно-почвенными, а затем почвенными. Наиболее заметна эта смена у нематод, менее — у ногохвосток, еще менее — у панцирных клещей (Н.М. Чернова)

В разных условиях минерализация опада сильно различается. В тропическом лесу, где круглый год держатся высокие температуры и влажность, ежегодный опад полностью разлагается, благодаря чему почва здесь голая, без подстилки. В хвойных лесах Севера с коротким периодом положительных температур опад разлагается медленно и накапливается в силу климатических условий и из-за химического состава хвои.

Изучение сукцессии в почве лучше производить в модельных, более стабильных условиях (по сравнению с природой), что достигается при работе с почвенными образцами (микрокосмами), помещенными в лаборатории в контролируемые условия температуры, влажности и снабжения питательными веществами. Необходимо создать условия, которые дают начало протеканию сукцессии, и затем следить за ней при относительно неизменных внешних условиях. Начало сукцессии может быть наиболее просто задано увлажнением сухого почвенного образца, причем до разных уровней влажности (низкого, среднего, высокого) или внесением в почву различных органических веществ (сахаров, хитина, целлюлозы, лигнина, нефтепродуктов, антибиотиков), минеральных удобрений, тяжелых металлов, пестицидов и др. После изучения простой сукцессии, протекающей при относительно стабильных внешних условиях, часто необходимо вводить в действие дополнительные факторы: температурный стресс, внесение определенной микробной популяции, повторное внесение органического вещества или добавление другого органического вещества.

Сукцессионные изменения проходят вполне закономерно, в определенной последовательности, так что их можно предсказывать. Основная ценность такого изучения состоит в том, что оно дает возможность подойти к разрешению общих проблем регуляции микробиологической активности почв. Однако имеет значение и

определение особенностей протекания сукцессии в почвах разных типов, разной степени окультуренности, установление степени гомеостатичности, проявляющейся в разных почвах при воздействии внешних возмущающих факторов, определение возможных пределов отклонения от нормы и возможности возврата к норме.

Для наблюдения за микробной сукцессией в почве используются различные критерии.

1. Определение в динамике общей численности и биомассы бактерий с помощью люминесцентно-микроскопического метода при окрашивании акридином оранжевым. Определение длины гиф грибов и численности их спор при окрашивании калькофлуором белым (люминесцентная микроскопия) и расчет их биомассы.

2. Определение динамики численности бактерий на питательных средах с помощью чашечного метода.

3. Определение динамики численности микроорганизмов на различных питательных средах для аэробных и анаэробных, литотрофных и гетеротрофных, термофильных, мезофильных и психрофильных бактерий.

4. Расчет коэффициента K, показывающего отношение числа бактерий, определяемых прямым микроскопическим методом, к числу бактерий на питательной среде.

5. Определение численности грибов и актиномицетов методом посева.

6. Определение средней радиальной скорости роста грибов и актиномицетов, выделенных на разных стадиях сукцессии.

7. Метод зондирования, основанный на внесении искусственно маркированных микробных популяций для выяснения их выживания, поведения и динамики численности в ходе сукцессии и взаимодействия с развивающимися в процессе сукцессии почвенными микроорганизмами.

8. Метод зондирования, основанный на внесении двух популяций и изучении их взаимодействия между собой и с комплексом почвенных микроорганизмов.

9. Определение интенсивности определенных процессов в ходе сукцессии (потребление органических источников питания, интенсивности дыхания, азотфиксации, денитрификации, образования летучих жирных кислот и др.).

10. Определение микробов антагонистов на разных этапах сукцессии.

11. Определение доминирующих видов на разных стадиях сукцессии.

12. Определение скорости дыхания, азотфиксации, денитрификации, выделения метана и др.

Сукцессионный подход в почвенной микробиологии использовался мало. Некоторые исследователи пытались проследить сукцессию почвенных микроорганизмов в связи с сукцессией растительности. Получены интересные сведения по изменению видового состава грибов, но такой подход не особенно перспективен при изучении принципов функционирования комплекса почвенных микроорганизмов. Перспективнее изучение сукцессии в мире микроорганизмов, когда в почве одни микробы во времени сменяются другими. Следует учитывать, что микроорганизмы размножаются значительно быстрее растений. Скорость их размножения в десятки и сотни раз больше. Поэтому сукцессионные события, которые для растений длятся десятки и сотни лет, в мире почвенных микроорганизмов происходят за несколько месяцев.

Сукцессионные исследования относятся к разряду биодинамических и во многом объясняют биодинамику почв. Несмотря на микрозональность почв, сукцессионные события проходят синхронно во всей почвенной массе, если агент, вызывающий сукцессию, действует одновременно во всех микрозонах (увлажнение, оттаивание, внесение в почву растворимого органического вещества).

Традиционный подход к изучению сукцессии предполагает исследование характера изменения видового состава, что подробно исследовано для грибов, особенно по разным слоям подстилки (рис. 132, 133). Изучение на видовом уровне дает гораздо более полную информацию, чем изучение на родовом уровне. В нижних горизонтах доминировал не весь род *Mortierella*, а только один из его видов.

Для характеристики микробного комплекса также используются интегральные критерии. Они представляют собой числовые величины, что удобно для сравнения. Микроорганизмы разделяют на группы в соответствии с их экологическими стратегиями. Выделено два крайних варианта экологических стратегий — r- и K-стратегии. Первая свойственна организмам с высокой скоростью роста, стремящимся занять как можно больше пространства, с нечетким стремлением к определенному уровню стабилизации, с относительно широкой нишей, простыми жизненными циклами, слабовыраженной зависимостью скорости роста от популяционной плотности, широким диапазоном уровней стабилизации. Они имеют больше шансов доминировать на ранних, ненасыщенных стадиях колонизации субстрата за счет высокой

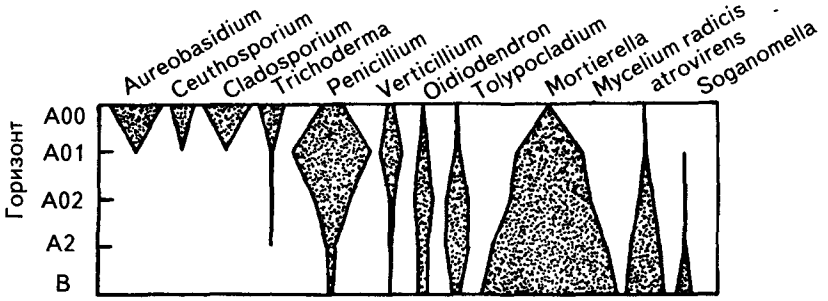


Рис. 132. Распределение разных родов грибов по профилю дерново-подзолистой почвы

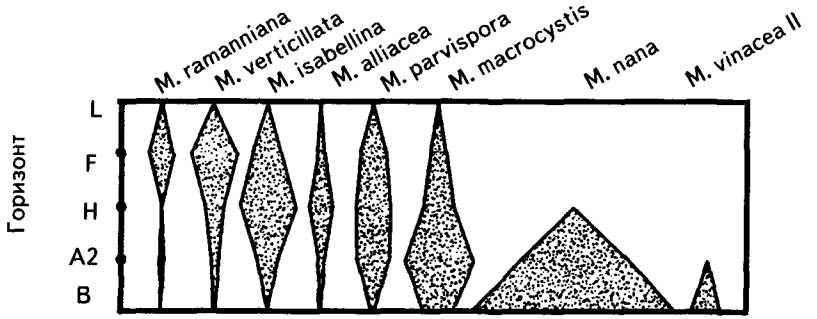


Рис. 133. Распределение разных видов грибов рода *Mortierella* по профилю дерново-подзолистой почвы

продуктивности и широты ниши. В равновесных ситуациях последних стадий сукцессии преимущество получают организмы с более высокой способностью к выживанию в условиях конкуренции, использующие источники питания с высокой эффективностью, с четким стремлением к стабилизации, со сложными жизненными циклами, с ярко выраженной зависимостью скорости роста от популяционной плотности. Это микроорганизмы, обладающие K-стратегией.

Приведем пример изучения сукцессии микроорганизмов в почве с использованием увлажнения: 1) без внесения субстрата, 2) с внесением глюкозы, 3) с внесением целлюлозы.

Классические методы посевов на обычные питательные среды позволяют выявить только небольшую часть почвенных микроорганизмов. Посев дает преимущественно информацию о микроорганизмах с r-стратегией. Это быстрорастущие микроорганизмы, создающие большие колонии за 3–5 дней. Об этом

свидетельствует резкое увеличение численности колоний, учитываемых на МПА, среде Эшби, крахмало-аммиачном агаре и других сходных средах после добавления в почву глюкозы или другого легкодоступного вещества. Микробиологи всегда подчеркивали различия в численности микроорганизмов, вырастающих на обычных питательных средах, перечисленных выше. Однако правильнее подчеркнуть не различия, а их сходство. Отмечается общая закономерность: если при определенном воздействии на почву возрастает количество бактерий, учитываемых на одной среде, то оно увеличивается и на других средах. Явление обусловлено следующими причинами. Все эти среды и условия культивирования сходны, и на разных средах растут одни и те же или близкие виды бактерий, причем на этих средах могут расти только r-стратеги. Были сделаны попытки создания универсальной питательной среды, которая позволила бы учесть максимальное количество почвенных микроорганизмов. В качестве такой среды предлагалась среда с почвенным экстрактом или с почвой. Ясно, что посев на любую среду дает представление о численности только части микроорганизмов, пищевые потребности и кинетика роста которых соответствуют условиям, заданным в эксперименте. Причем метод посева позволяет даже среди микроорганизмов, удовлетворяющих этим требованиям, выделить лишь доминантные формы, так как посев производится из определенного разведения почвенной суспензии и те формы, которых было мало, просто не попадут в чашку с питательной средой. Если же делать посев из малых разведений, то получают сплошной рост микроорганизмов, и редкие формы все равно нельзя учесть. Для их учета нужны специальные элективные среды и условия. Разработкой этих сред и условий заняты микробиологи, изучающие узкие группы микроорганизмов, например «редких» родов актиномицетов, ацидофилов и др. Для каждого рода или даже вида нужно подобрать свои условия, которые были бы наиболее благоприятны для его развития и в наибольшей степени элиминировали бы конкурентов. Это может быть подбор питательных элементов, их концентрации, pH, Eh, добавление различных антибиотиков, предварительное прогревание почвы, обработка ее ультразвуком, поверхностно-активными веществами.

Более полное представление о численности микроорганизмов в почвах дают прямые методы, и в частности метод люминесцентной микроскопии. Электронная микроскопия пока не дает возможности отличать микроорганизмы от коллоидных частиц почвы и не приспособлена для точного количественного учета.

Прямой микроскопический учет малочувствителен к колебаниям численности микробов отдельных групп, определяемых на той или иной питательной среде, так как представляет собой сумму множества таких групп. Обычно численность одной группы увеличивается, другой — уменьшается, а сумма остается довольно стабильной. Отмеченные особенности прямого учета не снижают его ценности. Однако прямой метод и метод посева дают взаимодополняющую информацию.

Различия прямого метода и метода посева вполне естественны, и подбор методов определяется целью исследования. Например, для определения биомассы микробов в почве пригоден только прямой микроскопический метод, а для описания изменений, происходящих под действием удобрений или пестицидов, — метод посева. Более перспективным является совместное использование информации, полученной с помощью обоих методов. Для наглядного представления об информации, которую дают два метода, рассмотрим следующее уравнение:

$$M_1 + M_0 = П_1 + П_2 + П_3 + П_4 + П_5, \ldots,$$

где M_1 — численность бактерий, учитываемых прямым методом; M_0 — частицы, которые ошибочно учтены как клетки; $П_1$ — бактерии, учтенные на определенной питательной среде; $П_2$ — бактерии, которые могут быть учтены на других питательных средах; $П_3$ — медленнорастущие и не учитываемые по этой причине бактерии; $П_4$ — бактерии, которые могут развиваться на используемой питательной среде, но не вырастают из-за того, что находятся в состоянии стресса; $П_5$ — мертвые клетки, которые, однако, учитываются при прямой микроскопии.

Было обнаружено, что сукцессию хорошо характеризует коэффициент K:

$$K = \frac{M_1 + M_0}{П_1}.$$

Для зрелых сообществ коэффициент K будет возрастать, а для молодых — уменьшаться. Коэффициент K возрастает, если растут компоненты, $П_2$ — рост разнообразия микроорганизмов, $П_3$ — возрастание числа медленнорастущих форм, $П_4$ — клетки, находящиеся в состоянии стресса, включая голодание, $П_5$ — число нежизнеспособных клеток. Нарастание всех указанных свойств характерно для зрелых экосистем. Поэтому высокое значение K характеризует поздние стадии микробной сукцессии, где преобладают микроорганизмы с K-стратегией. Низкое значение K указывает на увеличение доли быстрорастущих бактерий (r-стратегов),

что характерно для начальных этапов сукцессии. Результаты изменения коэффициента K (рис. 134, *в*) подтверждают положение о возможности его применения для индикации стадий микробной сукцессии. На седьмые сутки после внесения глюкозы K резко уменьшается, и показатели численности по данным микроскопии и посева различаются не более чем в 10–15 раз, а для почв с внесением целлюлозы и для контрольной почвы данные двух методов различаются в 50–60 раз при первоначальном различии в 220 раз. Показатель K постепенно возрастает, что указывает на

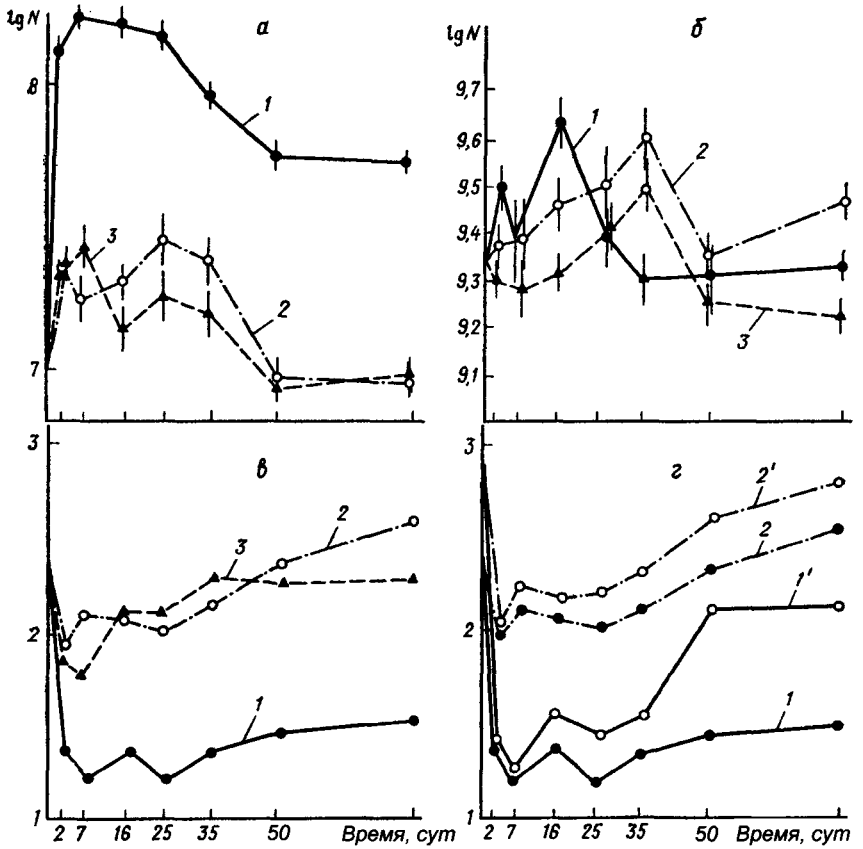


Рис. 134. Динамика численности почвенных бактерий в черноземе:

а — учет на МПА; *б* — данные люминесцентной микроскопии; *в* — динамика коэффициента K; *г* — изменение коэффициента K с учетом спорообразующих бактерий. Внесено: *1* — глюкоза; *2* — целлюлоза; *3* — простое увлажнение. N — численность бактерий. Обозначения со штрихом даны для вариантов с учетом поправки на споры

изменение сообщества и прохождение стадий сукцессии, причем возрастание больше выражено в вариантах с целлюлозой и с увлажнением почвы. Внесение мономера, полимера и даже просто увлажнение привели к омоложению системы, наиболее существенному в варианте с глюкозой.

Для анализа вопроса о более медленном возрастании коэффициента K в варианте с глюкозой на поздних этапах опыта исследовалось отношение количества споровых бактерий к общему числу бактерий, вырастающих при посеве на МПА. Выяснилось, что здесь высок процент спорообразующих бактерий, а их доминирование наиболее сильно проявляется после месячного культивирования почвы с глюкозой.

Очевидно, бактериальные эндоспоры нельзя причислять к микроорганизмам с r-стратегией и при вычислении коэффициента K нужно ввести поправку. От общей суммы бактерий, выделяющихся на богатой питательной среде ($П_1$), необходимо вычесть сумму спор. Измененный коэффициент $K_и$ представлен на рис. 134, *г*. В варианте с целлюлозой, где число спор составляло примерно 30% и практически не изменялось в течение опыта, $K_и$ менялся незначительно.

Иная картина наблюдалась при внесении в почву глюкозы, где после 35 сут. начинается резкое возрастание K, которое можно объяснить, учитывая, что первоначальное внесение глюкозы повлекло за собой увеличение количества бактерий, обнаруживаемых при посеве, в том числе и споровых. В ходе сукцессии количество неспорообразующих бактерий уменьшается, а спорообразующие сохраняются длительное время в виде спор, и их относительное количество возрастает к концу опыта. Поэтому информация о внесении глюкозы отражается в коэффициенте K даже спустя 80 сут. от начала исследования.

Коэффициент K является важным показателем, по которому можно судить о стадии микробной сукцессии в почве. Он также пригоден при сравнении микробных сообществ в различных горизонтах почвенного профиля. Коэффициент K изменяется от подстилки к верхнему почвенному горизонту от 10–15 до 200–300, а в нижних горизонтах возрастает до 1000–1300. Результаты изучения динамики коэффициента K в разных горизонтах чернозема убеждают в том, что микрофлора горизонта $А_{дерн}$ с самого начала более «молодая» по сравнению с горизонтом АВ. Это понятно, поскольку именно в верхние горизонты поступает растительный опад, и скорость размножения микроорганизмов здесь значительно выше по сравнению с нижележащими горизонтами,

что выражается в закономерном увеличении значения K вниз по почвенному профилю. Другими словами, в верхних горизонтах почвенного профиля как бы поддерживаются ранние стадии сукцессии, а внизу профиля существуют более «зрелые» микробные сообщества.

Теоретически возможны несколько типов сукцессий. Рассмотрим некоторые из них, наиболее характерные для почвенных микроорганизмов. Динамика коэффициента K в разных случаях принципиально отличается (рис. 135).

I тип. Численность микроорганизмов, учитываемых методом посева, растет на первых этапах сукцессии и постепенно падает на последующих при почти неизменной численности микроорганизмов, учитываемых прямым методом. В этом случае более высокие значения K наблюдаются в поздние сроки, а более низкие — в начальные. Последнее связано с падением разнообразия микроорганизмов в системе, доминированием r-стратегов (быстро развивающихся форм). Этот тип сукцессии наблюдается в почвах, инициируемых увлажнением или внесением легкодоступного субстрата.

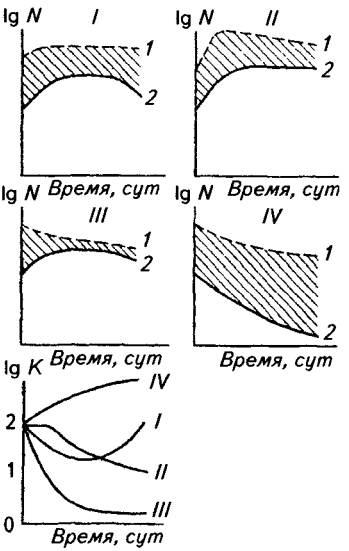


Рис. 135. Четыре типа сукцессий почвенных бактерий (*I–IV*):

N — численность бактерий, учитываемых прямым микроскопическим методом (*1*) и методом посева (*2*); K — отношение численности бактерий по прямому методу к численности бактерий по посеву

II тип. Численность микроорганизмов, учитываемых двумя методами в начальные сроки, возрастает, а затем сближается. В подобных системах «зрелые» стадии сукцессии вообще не достигаются. По этому типу идет сукцессия в ризоплане растений.

III тип. Учитываемая методом посева группа r-стратегов получает селективные преимущества в системе и становится главной, разнообразие в сообществе непрерывно падает, коэффициент K приближается к единице. Такую ситуацию можно наблюдать в экосистеме, где основная масса бактерий подавляется введенным извне антибиотиком, а одна из групп бактерий (r-стратегов) устойчива к нему.

IV тип. Селективное преимущество приобретает группа K-стратегов. Может происходить резкое падение численности всех групп микроорганизмов, но учитываемая методом посева группа r-стратегов падает быстрее, чем общая численность. При этом общее разнообразие микробов в системе уменьшается, а коэффициент K растет. Эта ситуация возникает при воздействии на экосистему экстремальных условий, когда преимущество получают устойчивые формы (например, споры, цисты, некультивируемые формы).

За исключением последней ситуации (IV тип сукцессии), во всех случаях наблюдается взаимосвязь между ростом коэффициента K и увеличением количества K-стратегов, что позволяет применять этот показатель как индикатор изменений, происходящих в комплексе почвенных микроорганизмов.

Однако имеются системы, где отсутствуют «поздние» стадии сукцессии, и нарастание разнообразия здесь связано не с развитием K-стратегов, а с развитием различных групп r-стратегов (ризоплана). Чтобы иметь точное представление о направлении сукцессии, нужно знать динамику коэффициента K во времени. Для анализа различных экосистем сопоставление коэффициентов K должно проводиться с указанием абсолютных значений численности микроорганизмов и этапа сукцессий, к которым относятся сопоставляемые значения.

Охарактеризовать изменение грибов в процессе сукцессии очень важно, так как они часто являются главным активным компонентом почвенной биоты. Актиномицеты объединяются с грибами; обе группы являются мицелиальными микроорганизмами и в их экологии много общего.

Методы изучения грибов и актиномицетов, как и бактерий, связаны либо с прямой микроскопией почвы, либо с посевами на питательные среды.

Учет длины гиф актиномицетов проводится на препаратах, окрашенных акридином оранжевым вместе с бактериями. Гифы грибов и их споры учитываются в люминесцентном микроскопе при их окрашивании калькофлуором белым.

Посев грибов обычно производят на подкисленную среду Чапека, сусло-агар или другие среды для грибов. Основная трудность при интерпретации метода посева состоит в том, что нельзя разграничить колонии, выросшие из мицелия или из спор. Очень информативным оказалось совокупное использование данных прямого микроскопического метода и посева на питательную среду.

Необходимо отметить большое (в 5 раз) возрастание длины мицелия грибов в течение первой недели после внесения в почву глюкозы. В остальных вариантах наблюдается 1,5–2-кратное увеличение длины мицелия.

Возрастание числа колоний по посеву наступает либо почти сразу (со вторых суток), либо после небольшого снижения показателя численности, которое можно объяснить тем, что в исследованном образце до его увлажнения и внесения питательных веществ грибы находились в состоянии спор.

Чем больше возрастает численность грибов по посеву после внесения питательных веществ, тем медленнее происходит или не происходит ее снижение на поздних этапах сукцессии. При резком уменьшении длины мицелия грибов по прямому методу это может свидетельствовать о начале процесса массового спорообразования, приуроченного к более поздним стадиям микробной сукцессии.

Одному и тому же числу колоний по методу посева могут соответствовать различные «состояния» комплекса почвенных грибов, а сам метод посева недостаточно характеризует их сукцессию, если иметь в виду определение численности.

С помощью посева с успехом изучают видовой состав почвенных грибов. По мере прохождения сукцессии в почвах на растительных остатках и корнях растений выделяются различные группы грибов. Микологи сделали много подобных описаний. Кроме простой констатации факта наличия тех или иных видов на различных стадиях сукцессии в почве проводится оценка структуры комплекса почвенных грибов по ряду параметров: частоте встречаемости, обилию видов, наличию доминантных и случайных форм для каждой стадии сукцессии, индексу видового разнообразия, сходству и др. Все эти подходы трудоемки и требуют наличия специалиста по систематике грибов, к тому же видовая структура не вскрывает закономерностей функционирования почвенных грибов. Анализ специфики видового состава — это лишь один из возможных подходов в исследовании сукцессий. Смена видов — следствие изменения природы процессов, происходящих в почве.

Для понимания стратегии грибов в почве большую ценность имеет знание параметров кинетики их роста.

Существует мнение, что грибы с высокой скоростью роста являются типичными первичными колонизаторами новых субстратов. Однако детально, с привлечением конкретных показателей роста этот вопрос почти не обсуждался. Методика определения обычных параметров кинетики роста бактерий разработана.

Гораздо сложнее обстоит дело с мицелиальными микроорганизмами, рост которых происходит в жидкой среде в виде комочков мицелия, что не позволяет определять удельную скорость роста μ и концентрацию субстрата, обеспечивающую половину максимальной удельной скорости роста K_s. Было предложено определять параметры кинетики роста грибов и актиномицетов на твердой среде. Этот способ привлекает исследователей еще и тем, что рост на твердых средах (формирование колоний) в адгезированном состоянии типичен для микроорганизмов, развивающихся в почве, а в настоящее время установлено изменение параметров роста микроорганизмов при переходе из свободного в адгезированное состояние.

Грибная колония после непродолжительного промежутка экспоненциального роста переходит к линейному росту, который осуществляется за счет активной зоны, расположенной аналогично индивидуальной гифе на периферии колонии. Перт предложил модель для количественной характеристики роста колоний мицелиальных микроорганизмов, выделив в их строении две зоны: центральную и периферическую (ω). Рост колонии идет за счет периферической зоны (ω) так, что колония увеличивается в длину с постоянной скоростью (K_r):

$$K_r = \mu \cdot \omega,$$

где μ — удельная скорость роста, ω — ширина зоны активного роста колонии, K_r — радиальная скорость роста колонии, которая определяется изменением радиуса колонии за единицу времени.

Для установления ценности экологических исследований показателя K_r изучали рост грибов с различными экологическими свойствами: *Mortierella ramanniana* и *Mucor circinelloides*. *M. circinelloides* встречается на первых стадиях разложения подстилки и преобладает в почвах с высоким содержанием органического вещества. *Mort. ramanniana* выделяется в конце разложения подстилки и из верхних почвенных горизонтов. Максимальная радиальная скорость роста у *M. circinelloides* была на порядок выше (0,530 мм/ч), чем у *Mort. ramanniana* (0,054 мм/ч). Наблюдается зависимость скорости роста грибов от концентрации субстрата. Так, максимальная радиальная скорость роста у *M. circinelloides* наблюдалась при 10%, а для *Mort. ramanniana* — при 0,005% глюкозы в среде, т.е. при резко различных концентрациях субстрата.

Таким образом, показатели скорости роста, определенные для *M. circinelloides* и *Mort. ramanniana*, соответствуют свойствам, проявляемым этими грибами в природе.

Интегральный показатель радиальной скорости роста комплекса почвенных грибов, выделяющихся на разных этапах сукцессии, также может служить индикатором стадии сукцессии. Результаты изучения динамики показателя K_r для сахаролитических и целлюлозолитических грибов различны (рис. 136). Внесение в почву глюкозы вызывает 4–5-кратное увеличение K_r сахаролитических грибов, а внесение целлюлозы несколько сокращает скорость роста данной группы, но в 2–3 раза увеличивает

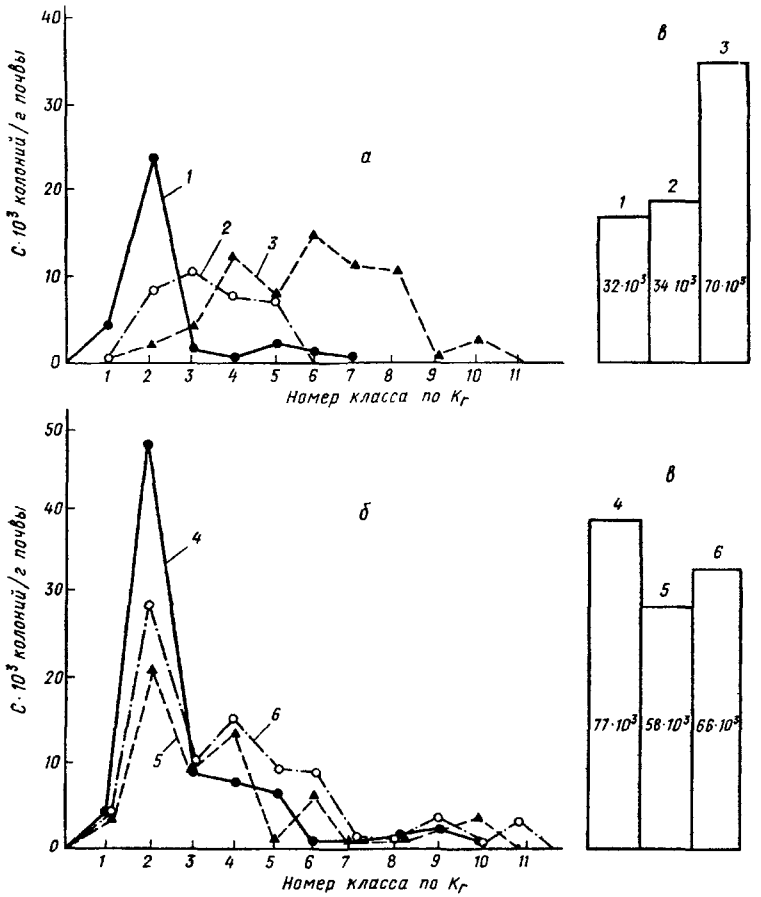


Рис. 136. Распределение колоний микромицетов в черноземе (*а*) и в дерново-подзолистой почве (*б*) по классам значений радиальной скорости роста и общее число колоний грибов в 1 г почвы (*в*). Варианты:

1, *4* — начальный момент сукцессии; *2* — 7-е сутки после увлажнения; *3*, *5* — 2-е сутки после внесения глюкозы; *6* — 7-е сутки после внесения глюкозы

скорость роста целлюлозолитических грибов. Однако K_r целлюлозолитиков значительно ниже, чем у группы сахаролитических грибов. В ходе сукцессии происходят истощение питательных субстратов и активизация развития иных группировок, что ведет к относительному снижению роли двух упомянутых групп грибов и понижает среднюю радиальную скорость роста. Следовательно, K_r является параметром весьма чувствительным к варьированию условий среды и характеризует изменение комплекса почвенных грибов во времени, являясь еще одним важным показателем стадий микробной сукцессии в почве. Оказалось, что влияние внесения глюкозы в разных типах почв проявляется поразному. Так, при внесении глюкозы в чернозем K_r увеличивается в 4–5 раз, а при внесении в дерново-подзолистую почву — только в 1,5 раза. Скорее всего это объясняется тем, что эквивалентное по весу внесение легкодоступного субстрата в различные почвы приводит к мобилизации имеющихся в них неэквивалентных резервов питания. Известно, что запас органического вещества в черноземе значительно больше, чем в дерново-подзолистой почве. Кроме того, глюкоза при внесении в почву в рассматриваемой концентрации (0,1%) расходуется очень быстро — за 1 сутки. Максимальный рост мицелия грибов наблюдается значительно позднее — на 3–7-е сутки. Глюкоза является более эффективной «затравкой», чем простое увлажнение или внесение целлюлозы. В процесс также включается использование собственных почвенных органических веществ. Большая эффективность глюкозы означает, что в ее присутствии в почве создаются более высокие концентрации простых органических соединений, которые и благоприятствуют интенсивному развитию грибов с высокими значениями радиальной скорости роста. Поэтому внесение 1%-го раствора глюкозы в чернозем и дерново-подзолистую почву вызывает одинаковый по направлению, но разный по абсолютной величине сдвиг средней радиальной скорости роста комплекса почвенных микромицетов.

При этом происходит перестройка структуры комплекса, причем одному и тому же значению K_r в двух почвах может соответствовать разное распределение микромицетов по скоростям роста. Для того чтобы изучить это распределение, было выбрано 15 классов значений радиальной скорости роста колоний грибов, которые захватывали весь диапазон встретившихся в опыте K_r отдельных колоний

Сопоставление K_r с распределением микромицетов по скоростям роста показывает, что одному и тому же $K_r = 0{,}25$ мм/ч, ко-

торое наблюдается в черноземе на 7-е сутки после увлажнения, а в дерново-подзолистой почве — на 7-е сутки после увлажнения и внесения глюкозы, соответствует разное распределение грибов по классам (см. рис. 136). В дерново-подзолистой-почве доминирует класс с низкими значениями $K_r = 0{,}10$ мм/ч, а в черноземе — класс с более высокими $K_r = 0{,}22$ мм/ч, что совпадает со средним K_r. Следовательно, в двух различных типах почв отмечается неодинаковая структура комплексов микромицетов по показателям скорости роста. Кроме того, было выяснено, что низкие значения K_r связаны с преобладанием одного или нескольких классов медленнорастущих грибов (рис. 136, *б*, *в*). Эта общая для обеих почв закономерность изменяется при переходе K_r в область высоких значений. В этом случае распределение колоний по классам в черноземе становится более равномерным. Среднее значение K_r совпадает или близко к значению K_r класса, имеющего максимум колоний (рис. 136, *б*).

В обеих почвах была выявлена тенденция к усложнению структуры, увеличению разнообразия при повышении среднего K_r. Оценку разнообразия сообщества проводили с помощью коэффициента Шеннона по формуле:

$$H = -\sum p_i \frac{\lg p_i}{\lg 2},$$

где $p_i = \dfrac{N_i}{\sum N_i}$, N — доля колоний микромицетов i-го класса.

Более высокому значению K_r соответствует более высокое значение коэффициента Шеннона (рис. 137).

При посеве на питательную среду учитывается суммарное количество грибных зачатков (споры, мицелий). Для того чтобы определить, происходит ли при повышении разнообразия сообщества развитие всех грибов или только тех, у которых высокие значения K_r, необходимо знать общую численность грибов, определяемую по методу посева, и распределение колоний по скорости роста в последовательные промежутки времени. Часто даже может и не происходить изменений в общем количестве грибов, но перестройка в комплексе микромицетов тем не менее наблюдается: снижается численность микромицетов с низкими значениями K_r, а с высокими — увеличивается (см. рис. 136). При инициации сукцессии происходит прорастание грибных зачатков всех микромицетов, затем грибы с низкими значениями K_r подавляются тем сильнее, чем выше нарастает численность грибов с высокими значениями K_r.

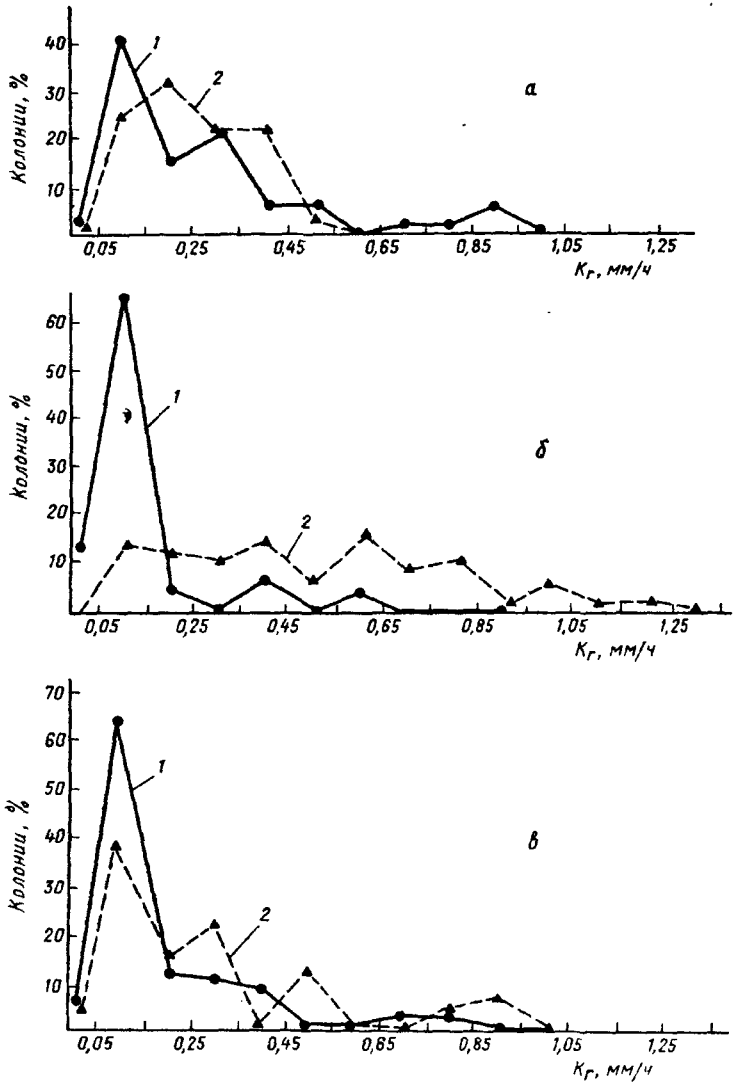


Рис. 137. Показатели развития микромицетов:

а — распределение микромицетов по значениям радиальных скоростей роста в дерново-подзолистой почве на 7-е сутки после внесения глюкозы (*1*) и в черноземе после увлажнения (*2*). Структура комплекса почвенных грибов при внесении глюкозы в черноземе (*б*) и в дерново-подзолистой почве (*в*) по показателям радиальной скорости роста в начальный момент времени (*1*) и при максимальном значении $K_{г.ср}$ (*2*); для *б*: *1* — $K_{г.ср} = 0{,}13$ мм/ч, $H = 1{,}3$; *2* — $K_{г.ср} = 0{,}54$ мм/ч, $H = 3{,}3$; для *в*: *1* — $K_{г.ср} = 0{,}16$ мм/ч, $H = 1{,}5$; *2* — $K_{г.ср} = 0{,}26$ мм/ч, $H = 2{,}3$

В ходе общей сукцессии микроорганизмов в почве после обильного развития грибов происходит развитие комплекса почвенных бактерий и актиномицетов (рис. 138). Почвенные грибы развиваются на первых этапах микробной сукцессии, и их максимальная биомасса на два порядка превышает биомассу почвенных бактерий и

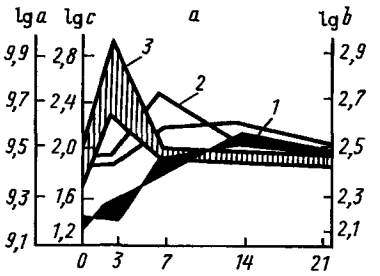


Рис. 138. Сукцессия бактерий (*1*), актиномицетов (*2*) и грибов (*3*) в двух разновидностях дерново-подзолистой почвы:

а — число клеток бактерий на 1 г почвы, *б* — длина мицелия грибов (м/г), *с* — длина мицелия актиномицетов (м/г)

актиномицетов, что позволяет считать грибы абсолютными доминантами. Грибной мицелий обладает на 1–2 порядка большей линейной скоростью роста (50–1000 мкм/ч) по сравнению с актиномицетами (1–10 мкм/ч), грибы более эффективно колонизуют субстрат. Развитие бактерий и актиномицетов на поздних этапах сукцессии обеспечивается за счет использования отмирающего грибного мицелия. Широко распространенную у актиномицетов хитиназную активность логично связывать с высоким содержанием хитина в клеточной стенке грибного мицелия.

Все подходы, использованные для грибов, в настоящее время применяются для актиномицетов. Отметим, что актиномицеты — очень своеобразная и особая в экологическом отношении группа почвенных микроорганизмов, хотя в систематическом отношении они в настоящее время занимают довольно скромное положение как ветвь грамположительных бактерий. Мицелиальное строение придает им особые экологические особенности и делает их отличными от прочих прокариот. От грибов их отличает то, что они являются прокариотами с более тонким мицелием (тоньше в 5–10 раз) и относительно низкой скоростью роста.

Таким образом, K и K_r являются важными количественными критериями, которые позволяют регистрировать сукцессионные изменения в комплексе почвенных микроорганизмов. С помощью этих показателей и анализа динамики микробных группировок оказалось возможным показать, что после внесения различных органических веществ в одной и той же почве могут складываться сообщества разной степени зрелости. Внесение глюкозы создает наиболее незрелую стадию микробной сукцессии,

внесение целлюлозы — более зрелую. По мере удаления от момента внесения органического вещества в почву возникает все более зрелая система.

Рассмотрим группировки микроорганизмов и характерные показатели для почвы, в которую внесены глюкоза или целлюлоза. Показаны границы варьирования численности микроорганизмов различных групп, минимумы и максимумы численности разных групп микроорганизмов (табл. 18). Видно, что I и II группы резко различны по всем показателям. В этих группах скорость роста также различна (табл. 19). Результаты определений показали, что I группа обладает признаками r-стратегии: высокими показателями удельной скорости роста, приуроченностью максимума развития к начальным этапам (отсутствие фазы задержки роста), широкой амплитудой колебаний численности, приуроченностью максимума численности к одному промежутку времени, которая может рассматриваться как отсутствие жесткой конкуренции между ними, активным освоением легкодоступного субстрата, быстротой роста на обычных питательных средах.

Таблица 18

Особенности развития двух групп микроорганизмов, выделенных из чернозема типичного в процессе сукцессии

Признак	I группа	II группа
Размах варьирования численности	более высокий при внесении в почву глюкозы; абсолютный размах варьирования более высокий	более высокий при внесении в почву целлюлозы; абсолютный размах варьирования более низкий
Отношение размахов варьирования численности при внесении простых и сложных веществ	более высокое (2,1–7,7)	более низкое (0,4–0,54)
Субстрат, при котором достигается максимум численности группы	простое, легкодоступное вещество (глюкоза)	полимер (целлюлоза)
Соотношение максимумов численности, достигаемых при внесении простого и сложного веществ	более высокое (2,5–6,5)	более низкое (0,47–0,63)
Временная приуроченность максимума	при внесении глюкозы — начальные этапы, при внесении целлюлозы — поздние этапы	поздние этапы после внесения глюкозы и целлюлозы

Таблица 19

Удельная скорость роста бактерий μ ($ч^{-1}$) и радиальная скорость роста грибов K_r (мм/ч) при внесении целлюлозы и глюкозы

Группа микроорганизмов	Целлюлоза	Глюкоза
	μ	
Бактерии (среда МПА)	0,021	0,057
Целлюлозоразлагающие бактерии	0,041	0,021
	K_r	
Сахаролитические грибы (среда Чапека)	0,230	0,540
Целлюлозоразлагающие грибы	0,320	0,200

Микроорганизмы II группы проявляют свойства, присущие организмам с K-стратегией.

Показатели K и K_r, преимущественное развитие r-стратегов указывают на то, что внесение глюкозы сразу же создает более «молодую» стадию сукцессии в почве по сравнению с целлюлозой, если проводить сравнение комплексов почвенных микроорганизмов в начальные моменты времени после внесения органических веществ. Глюкоза способствует развитию ограниченного числа преобладающих групп, которые создают наибольшую биомассу. Внесение целлюлозы вызывает развитие более разнообразного сообщества, о чем можно судить по всем приведенным показателям.

Указанные количественные критерии могут использоваться в качестве индикаторов состояния микробного комплекса и этапов сукцессии. Например, изменения показателя K во времени не совпадают для сукцессии в почве с внесением глюкозы и целлюлозы. Вместе с тем наблюдаемая общая картина в обоих вариантах в полной мере согласуется с представлениями о зависимости K от времени. Более низкие значения K регистрируются на первых этапах сукцессии, когда система относительно проста и идет r-отбор микроорганизмов с высокими скоростями размножения, о чем, в частности, свидетельствует высокое значение K_r. Затем наблюдается увеличение K в результате усложнения системы с проявлением активности другими популяциями. При этом снижается скорость размножения и соответственно K_r убывает. Тот факт, что используемые показатели в вариантах с мономером и полимером численно резко различаются, указывает на их высокую вариабельность. Таким образом, появляется реальная возможность целенаправленного создания в почве определенного этапа микробной сукцессии.

МЕЖОРГАНИЗМЕННЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Взаимодействие микроорганизмов с растениями

В результате проявления разного типа взаимоотношений между живыми членами биогеоценоза создаются особые функциональные единицы, названные консорциями. Учение о них было создано в 50-е годы XX в. ботаником Л.Г. Раменским и зоологом В.Н. Беклемишевым. Под консорцией в биогеоценологии понимают совокупность популяций, жизнедеятельность которых определяется центральным видом — эдификатором. Обычно это автотрофный организм — растение, которое образует ядро консорции. С ним связаны разные гетеротрофные организмы, образующие вокруг центра круги 1-, 2-, 3-го порядка и др. (концентры) в зависимости от степени их связи с эдификатором консорции. Консорты разных кругов последовательно разрушают органические вещества, созданные центральным видом и другими автотрофами, и используют заключенную в них энергию. Они зависят от основного вида либо энергетически, либо топически, либо от того и другого вместе. Среди консортов различают следующие функциональные группы (по Т.А. Работнову): биотрофы питаются тканями живого растения, эккрисотрофы используют выделения живого растения через корни и листья, сапротрофы разлагают мертвые ткани растения. Кроме того, в удаленных концентрах есть паразиты животных и паразиты паразитов.

Растения всегда тесно взаимодействуют с различными группами микроорганизмов (бактерии, актиномицеты, грибы, дрожжи). Осуществляется тесное взаимодействие с беспозвоночными и позвоночными животными.

Основные группы микроорганизмов: 1) симбиотические, 2) патогенные, 3) ризосферные и ризоплановые, 4) эпифитные.

СИМБИОТИЧЕСКИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ АЗОТФИКСАТОРЫ

Наиболее подробно в почвенной микробиологии изучались клубеньковые бактерии. 20% всех работ посвящено клубеньковым бактериям в основном из-за их большого практического значения в азотном питании растений и в связи с приготовлением бактериального препарата — нитрагина (ризоторфина) для инокуляции бобовых сельскохозяйственных культур. Повышение урожая от применения нитрагина изменяется от 20 до 200%. Подробнее о клубеньковых бактериях см. в разделе о круговороте

азота (с. 177). Здесь отметим некоторые важные моменты. Клубеньковые бактерии могут жить в почве, ризосфере и ризоплане. Обычно в почве в большом количестве они сохраняются 3–4 года после посева соответствующего бобового растения, а затем их титр резко падает, хотя в виде минорных компонентов комплекса почвенных микроорганизмов они могут сохраняться десятки лет. К сожалению, нет достаточно хорошей элективной среды для учета количества клубеньковых бактерий в почве. В бобовые растения клубеньковые бактерии проникают через корневые волоски и формируют клубеньки (рис. 139, 140). Наличие небольшого количества крупных розовых от леггемоглобина клубеньков свидетельствует об установлении эффективного симбиоза между растением и бактериями и о том, что азотфиксация будет проходить успешно. Образование мощных клубеньков предотвращает дальнейшее их формирование. Если клубеньков очень много, они мелкие и не имеют розовой окраски, что свидетельствует о переходе бактерий к паразитическому существованию.

Заражение растения происходит при соприкосновении клубеньковых бактерий с корневыми волосками в период прорастания семян (рис. 140). Это взаимодействие генетически запрограммировано и определяется специфическими метаболитами,



Рис. 139. Клубеньки на корнях гороха

которые образуют как бактерии, так и растения. Там же представлены последовательные этапы образования клубенька и его строение. Около корневого волоска формируется микроколония из клеток клубеньковых бактерий. Корневой волосок приобретает форму ручки зонтика. Затем происходит впячивание растительной клеточной стенки и формирование инфекционной нити, содержащей клетки бактерий и уходящей в глубь корня. Инфекционная нить формируется со скоростью 100–200 мкм за сутки. При соприкосновении с тетраплоидными клетками коры

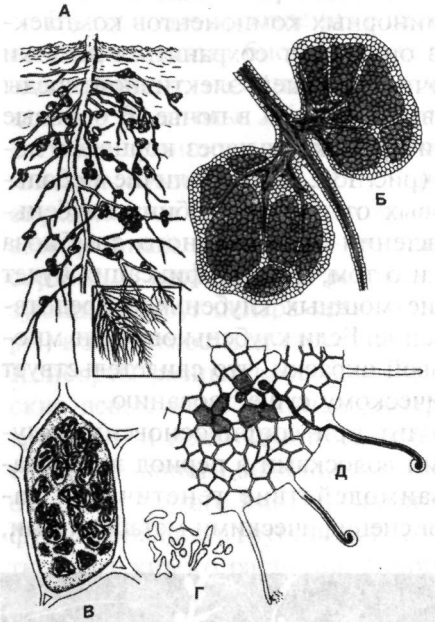


Рис. 140. Клубеньки бобовых растений.

А — корень гороха с клубеньками; *Б* — клубеньки в разрезе; *В* — растительная клетка (в разрезе), заполненная бактериями; *Г* — бактероиды; *Д* — внедрение бактерий через кончики корневых волосков и рост инфекционных нитей

нить стимулирует деление как самой этой клетки, так и соседних диплоидных клеток. Инфекционная нить разветвляется, и бактерии распределяются по тетраплоидным клеткам. В результате разрастания тканей, вызванного клубеньковыми бактериями при участии ростовых веществ, происходит образование клубеньков. Бактерии в клубеньках размножаются очень быстро и образуют крупные клетки неправильной формы (бактероиды), объем которых может в 10 раз превышать объем свободноживущих клеток. Бактероиды располагаются по отдельности или группами (рис. 141). Леггемоглобин обеспечивает диффузию кислорода через клетку растения к бактероиду. Благодаря особым свойствам леггемоглобина бактероиды снабжаются кислородом в количестве достаточном для их роста и для получения энергии, но в то же время не создается слишком высокое парциальное давление кислорода, неблагоприятное для фиксации азота бактероидами. В сформировавшемся клубеньке бактероиды не растут, и вся энергия идет на азотфиксацию. Поэтому клубеньки фиксируют азот очень эффективно по сравнению со свободноживущими бактериями, у

которых азотфиксация сопровождается активным ростом клеток. На одном растении клубеньки одновременно могут образовываться разными видами или штаммами клубеньковых бактерий. Поэтому вносимый штамм должен обладать конкурентоспособностью, т.е. именно он должен образовывать клубеньки в противоположность местным менее активным штаммам.

К симбиотическим азотфиксирующим микроорганизмам относится и актиноризa, которая может фиксировать десятки и даже сотни килограммов N на 1 га. В

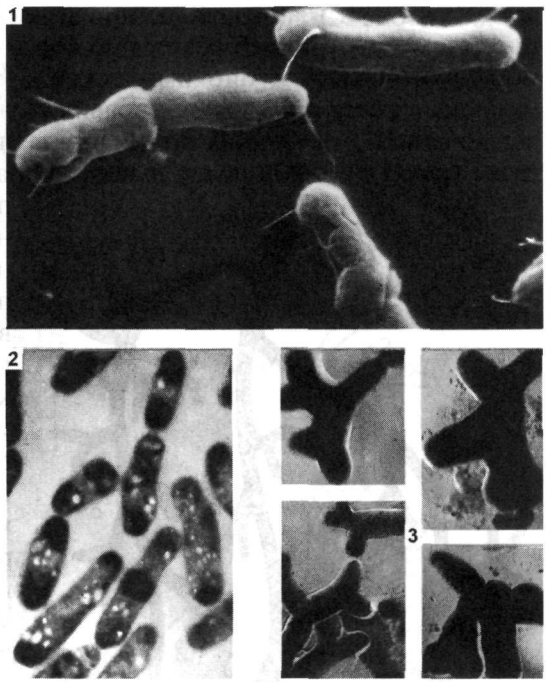


Рис. 141. Клубеньковые бактерии: клетки в сканирующем электронном (*1*) и световом микроскопе (*2*), бактероиды (*3*)

этом случае коралловидные клубеньки образуют актиномицеты рода *Franckia*. Клубеньки образуются на растениях из разных семейств. Они распространены по всему земному шару и первыми появляются в местах, где идет почвообразование и породы бедны азотом. Актиноризой обладают ольха, лох, куропаточья трава, казуарина, облепиха и др. Поскольку эти растения не имеют особого хозяйственного значения, актинориза исследовалась мало.

Третий вид азотфиксирующего симбиоза — это взаимодействие цианобактерий с водным папоротником *Azolla*, растущим на поверхности воды рисовых полей и других тропических водоемов. Цианобактерия *Anabaena azollae* содержится в полостях листьев этого растения. Она имеет очень много гетероцист, в которых осуществляется активная азотфиксация (150–300 кг N на 1 га за год), что полностью обеспечивает растения риса азотом.

Четвертый вид симбиотической азотфиксации осуществляется в лишайниках, включающих цианобактерии.

МИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ

Грибы — микоризообразователи вступают в симбиоз с высшими растениями и образуют микоризу (грибокорень). В экологии этот тип взаимоотношений (взаимовыгодный) называют термином мутуализм. В результате корень претерпевает большие морфологические и биохимические изменения. Образование микориз у растений является правилом, их отсутствие — редким исключением, т.е. корни почти всегда покрыты гифами гриба, гифы уходят далеко в почву и таким образом резко увеличивают поверхность соприкосновения корня и почвенных частиц. Почти все питательные вещества и вода сначала попадают в гифы и только потом в корень. В искусственных условиях без микоризы растения растут очень плохо, а некоторые (орхидеи) вообще не могут развиваться, так как они получают от гриба витамины. Различают много вариантов микориз. Рассмотрим только два наиболее отличающихся. Это эндотрофная везикулярно-арбускулярная (ВАМ) или просто арбускулярная микориза, характерная для большинства сельскохозяйственных культур, в том числе злаков и бобовых и эктотрофную, характерную для многих деревьев. Эндотрофную микоризу образуют представители зигомицетов, чаще всего виды родов *Endogone*, *Pythium*.

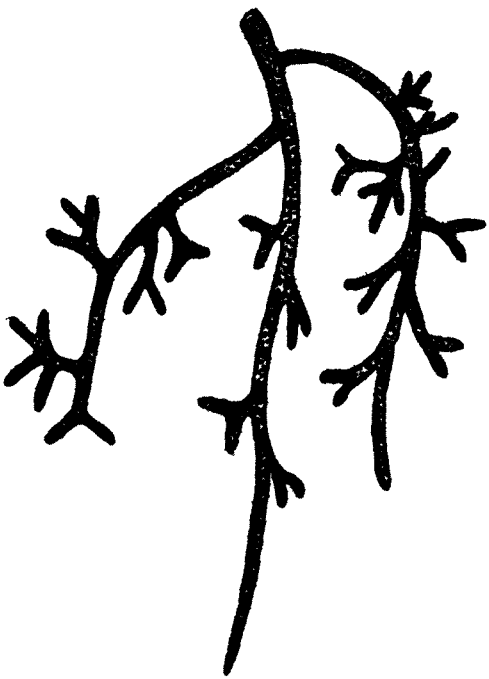


Рис. 142. Общий вид корневых окончаний сосны с вильчатой микоризой

При эктотрофной микоризе гриб оплетает корень, оставаясь на его поверхности и образуя чехол из гиф (рис. 142, 143). От этого переплетения мицелия в почву простираются многочисленные гифы, а корневые волоски не образуются (рис. 144). Гифы

гриба проходят между клетками корневого эпидермиса и формируют так называемую «сеть Гартига». Образуют эту микоризу главным образом шляпочные грибы — гименомицетовые из класса Basidiomycetes: подосиновики, подберезовики, белые, маслята,

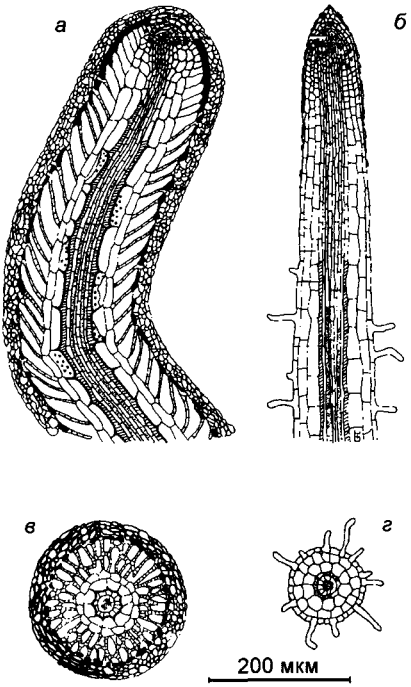


Рис. 143. Эктомикориза:

а, в — корень с чехлом из гиф гриба в продольном и поперечном разрезе; *б, г* — корень без микоризы

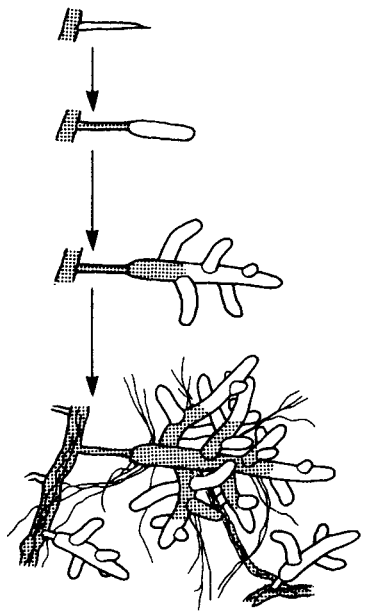


Рис. 144. Формирование микоризного узла на корне

сыроежки, мухоморы и др. (роды *Boletus*, *Russula*, *Amanita*). Опята не являются микоризными грибами: они разрушают мертвую древесину.

Везикулярно-арбускулярная микориза (ВАМ) характеризуется тем, что гифы проникают в глубь корня, образуют характерные гребенкоподобные структуры (арбускулы), формируют также шаровидные структуры (везикулы). Гифы идут во все стороны от корня (рис. 145), на их концах возникают покоящиеся споры.

Способ культивирования микоризных грибов, особенно ВАМ, в лаборатории в чистой культуре до сих пор не разработан, что очень затрудняет исследования, селекцию и получение мутантов. Разработка такого способа является первоочередной задачей

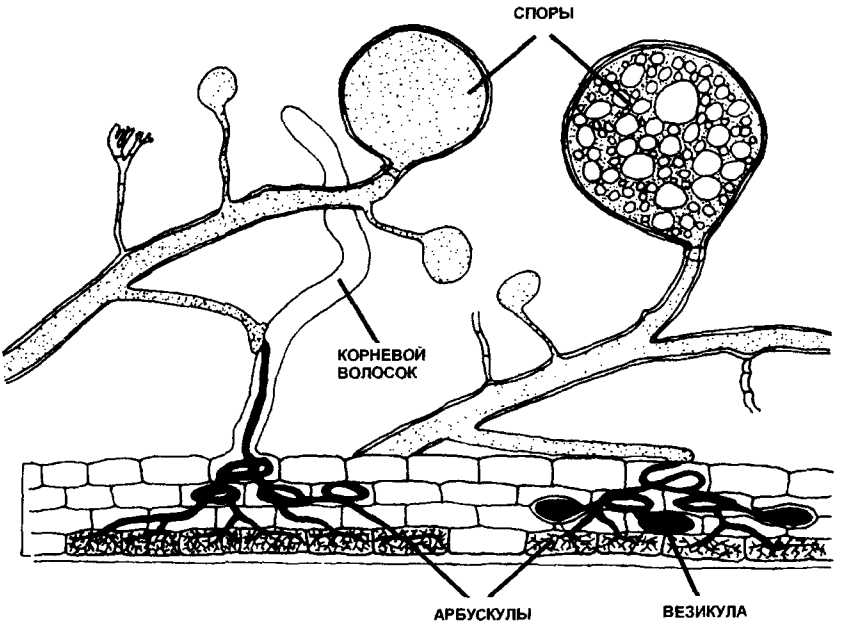


Рис. 145. Везикулярно-арбускулярная микориза

микологов, так как можно было бы создавать более активные штаммы.

Растения без ВАМ в лабораторных опытах потребляют в 10 раз меньше фосфора, в несколько раз меньше азота, калия, железа и других элементов, хуже обеспечиваются водой. Казалось бы, искусственная микоризация должна давать сильный положительный результат. Однако этого не происходит, так как в почве почти всегда присутствуют споры микоризных грибов. Они крупные (200 мкм), имеют характерную морфологию и довольно легко выделяются, возможен и подсчет их численности, но не культивирование. Искусственная микоризация дает ощутимые результаты на почвах, подвергшихся обработке фунгицидами (для уничтожения фитопатогенных грибов) или на рекультивируемых территориях.

ФИТОПАТОГЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

Эту группу организмов биология почв традиционно не рассматривает, так как есть специальные дисциплины, досконально изучающие эту важную область знаний (фитопатология). Отме-

тим только, что растения наиболее часто страдают от грибов (мучнистая роса, вилт, ржавчина, головня), животные более подвержены либо бактериальным, либо вирусным заболеваниям. Среди всех крупных групп микробов есть организмы болезнетворные и для растений и для животных. В почве широко распространены условные патогены, которые обычно ведут сапротрофный образ жизни, но в определенных случаях при неблагоприятных условиях могут вызывать заболевания. Особенно этому способствует загрязнение почв и ослабление растений.

МИКРООРГАНИЗМЫ РИЗОСФЕРЫ И РИЗОПЛАНЫ

В 1904 г. Гильтнером методом посева было обнаружено концентрирование микроорганизмов вокруг корней растений. Он и предложил термин *ризосфера* для обозначения той части почвы, которая окружает корни растений и в которой наблюдается увеличение концентрации микробов. По-видимому, эта зона распространяется на несколько десятков микрометров от поверхности корня, однако наибольшая концентрация происходит непосредственно на поверхности корня — в ризоплане. Здесь отмечается не только увеличение численности, но и наиболее быстрый рост и быстрая реутилизация микробной биомассы, а также наибольшая интенсивность физиологических процессов. Все это вызвано поступлением в ризосферу большого количества корневых выделений — разнообразных органических веществ: кислот, спиртов, альдегидов, сахаров, аминокислот, полисахаридов, физиологически активных веществ (в том числе витаминов, ферментов, стимуляторов роста). Масса корневых выделений по данным радиоуглеродного метода может составлять 30–50% от общего фотосинтеза. На первый взгляд, с точки зрения биологической целесообразности такое большое количество может показаться неправдоподобным. Однако следует учитывать, что в природе организмы развиваются не изолировано, а в сообществах и отдать часть энергетического материала микробам оказывается для растений полезным, так как взамен от микробов они получают легкоусвояемый азот, фосфор, железо, ряд важных физиологически активных веществ.

Отношение количества микроорганизмов в ризосфере к их количеству в контрольной почве принято называть ризосферным эффектом. Он зависит от: 1) расстояния от корня — чем дальше от корня, тем он меньше, 2) вида растения, стадии его развития, возраста корня и конкретного его участка (базальный, апикальный),

3) особенностей конкретной почвы или почвенного горизонта — чем богаче почва, тем меньше ризосферный эффект.

Некоторые данные по ризосферному эффекту представлены в табл. 20.

По биомассе в ризосфере и ризоплане, как и в почве, преобладают грибы. Особенно много здесь гиф микоризных грибов, которые могут уходить в почву на большие расстояния и транспортировать питательные вещества и воду к корню. Они заменяют корневые волоски. Однако встречается много и свободноживущих грибов.

Таблица 20

Состав различных групп микроорганизмов в ризосфере злаков

Микроорганизмы	Отношение ризосфера: контроль
Бактерии	25
Актиномицеты	5
Грибы	10
Простейшие	2
Водоросли	0,2
Автотрофные нитрификаторы	0,1

В ризосфере и ризоплане изменяется видовой состав доминирующих форм микроорганизмов, что особенно легко устанавливается на примере с грибами (табл. 21, 22, 23). Исследования проводились в динамике со 2 по 33 сутки. В разные сроки обнаруживались несколько отличающиеся наборы видов грибов. В контрольной почве их было больше в начальные сроки. Общая сумма составила 42 вида. В ризоплане в каждый отдельный срок видов было меньше и сумма обнаруженных видов была меньше. Ризосфера занимала

Таблица 21

Структура комплекса микромицетов (%) в дерново-подзолистой почве в ходе микробной сукцессии

Вид	Сутки						
	0	2	3	4	6	16	33
Aspergillus fumigatus Fres.	–	–	2	–	–	–	–
Fusarium aquaeductuum Lagerh.	–	–	2	–	–	–	–
F. dimerum Penzig	2	6	4	–	–	–	–
F. nivale (Fries) Cesati	2	11	14	–	–	–	–
F. solani (Mart.) Saccardo	8	–	2	–	11	5	7
F. tabacinum (Beyma) W. Gams	–	–	2	–	–	–	–
Humicola grises Traaen	–	–	–	–	–	–	2
Mucor circinelloides van Tiegh. var. *circinelloides*	–	4	–	–	–	–	–
Paecilomyces niphetodes Samson	–	–	2	–	–	–	–
Penicillium canescens Sopp	–	7	20	–	5	–	–
P. charlesii Smith	–	–	–	–	–	–	2

Окончание табл. 21

Вид	Сутки						
	0	2	3	4	6	16	33
P. chrysogenum Thorn	2	–	–	3	–	19	–
P. cyaneum (Bain, and Sart.) Biourge	–	–	–	3	–	–	–
P. decumbens Thorn	2	9	–	–	–	–	–
P. fellutanum Biourge	–	–	–	–	–	–	2
P. frequentans Westling	2	2	–	–	–	–	–
P. funiculosum Thorn	2	–	10	–	–	–	–
P. herquei Bainier and Sartory	2	–	–	–	–	–	–
P. kapuscinskii Zal.	2	–	–	6	–	–	–
P. lanosum Westling	2	–	–	–	–	–	–
P. lanoso-coeruleum Thorn	–	–	–	–	6	–	–
P. melinii Thorn	–	–	4	–	–	–	–
P. nalgiovensie Laxa	–	2	–	–	–	–	–
P. nigricans (Bainier) Thorn	50	7	2	6	6	–	4
P. ochro-chloron Biourge	–	11	–	–	2	2	–
P. para-herquei Abe ex Smith	–	–	–	–	–	–	40
P. paxilli Bainier	–	2	–	–	–	2	–
P. purpurrescens (Sopp) Raper and Thorn	–	2	–	–	–	–	–
P. restrictum Oilman and Abbott	2	–	–	–	–	–	–
P. roseo-purpureum Dierckx	–	–	2	–	–	–	–
P. simplicissimum (Oud.) Thorn	14	7	2	16	2	–	–
P. sp. Asym.-Divaricata	–	–	–	–	–	14	–
P. steckii Zal.	–	–	2	–	–	–	–
P. terlikowskii Zal.	3	–	–	3	–	–	–
P. verrucosum Dierckx var. *cyclopium* (Westling) Samson, Stolk et Hadlok	3	8	–	6	–	14	–
P. waksmani Zal.	5	–	–	–	–	–	–
Rhizopus oryzae Went et Prinsen Geerlings	–	–	–	55	–	–	–
Talaromyces flavus (Klocker) Stolk et Samson	–	2	2	–	–	–	–
Trichoderma hamatum (Bon.) Bain.	–	–	–	–	–	5	7
T. harzianum Rifai	–	6	8	–	14	–	–
T. koningii Oudemans	2	14	30	–	48	9	13
T. polysporum (Link ex Pers.) Rifai	–	–	–	–	–	7	22
Сумма видов — 42	17	16	17	8	8	9	9

Примечание. В таблицах 21, 22, 23 прочерк означает, что данный вид на изучаемые сутки сукцессии не обнаружен.

промежуточное положение между ризопланой и почвой без растений. Менялся и качественный состав грибов.

Некоторые исследователи полагают, что разные виды растений накапливают в ризоплане разные виды микроорганизмов,

Таблица 22

Структура комплекса микромицетов (%) в ризоплане гороха в ходе микробной сукцессии

Вид	Сутки				
	2	3	6	16	33
Aspergillus fumigatus Fres.	4	–	–	–	–
A. niger van Tieghem	–	–	–	–	3
Fusarium aquaeductuum Lagerh.	–	–	2	–	–
F. culmorum (W. G. Smith) Saccardo	–	–	–	20	–
F. dimerum Penzig	34	–	4	–	–
F. merismoides Corda	–	–	4	–	–
F. nivale (Fries) Cesati	5	3	9	–	–
F. oxysporum Schlecht.	–	–	5	3	10
F. solani (Mart.) Saccardo	–	19	–	10	23
F. tabacinum (Beyma) W. Gams	–	2	–	–	–
Humicola grisea Traaen	–	–	–	–	3
Mycogone nigra *(Morgan) Jensen*	–	2	–	–	–
Penicillium camemberti Thom	–	2	–	–	–
P. chrysogenum Thom	2	–	–	–	–
P. corylophiloum Dierckx	–	–	–	7	–
P. decumbens Thom	–	4	–	–	–
P. frequentans Westling	–	11	–	–	–
P. funiculosum Thom	6	–	–	–	–
P. fuscum (Sopp) Thom	–	2	–	–	–
P. kapuscinskii Zal.	–	–	14	–	–
P. nigricans (Bainier) Thom	26	24	2	4	3
P. ochro-chloron Biourge	3	–	–	–	–
P. para-herquei Abe ex Smith	–	–	–	–	10
P. paxilli Bainier	–	–	–	23	–
P. purpurrescens (Sopp) Raper and Thom	–	–	2	–	–
P. simplicissimum (Oud.) Thom	9	19	49	7	–
Penicillium sp.	–	7	–	–	–
Phialophora fastigiata (Lagerberg et Melin) Conant	–	–	–	–	10
Trichoderma aureoviride Rifai	–	–	–	14	–
T. koningii Oudemans	10	6	10	–	–
T. polysporum (Link ex Pers.) Rifai	–	–	–	4	–
T. pseudokoningii Rifai	–	–	–	7	38
Сумма видов — 32	9	12	10	10	8

но для окончательного решения этого вопроса пока данных явно недостаточно.

После изучения микробов ризосферы и выяснения их большой роли в питании растений возникла идея инокуляции семян

Таблица 23

Структура комплекса микромицетов (%) в ризосфере гороха в ходе микробной сукцессии

Вид	Сутки				
	2	3	6	16	33
Aspergillus fumigatus Fres.	2	2	2	–	–
Actinomucor elegans (Eidam) Benjamin et Hesseltine	10	–	–	–	–
Fusarium aquaeductuum Lagerh.	–	2	–	–	–
F. nivale (Fries) Cesati	5	8	10	–	–
F. oxysporum Schlecht.	–	–	–	10	9
F. solani (Mart.) Saccardo	14	14	18	13	32
F. sporotrichioides Sherb.	–	2	–	–	–
Humicola grisea Traaen	–	–	–	3	–
Mycogone nigra (Morgan) Jensen	–	4	–	–	–
Mucor circineiloides van Tiegh. var. *circineiloides*	4	–	–	–	–
Penicillium canescens Sopp	–	2	–	–	–
P. chrysogenum Thom	–	–	–	8	6
P. decumbens Thom	2	–	–	–	–
P. frequentans Westling	2	–	–	–	–
P. funiculosum Thom	2	2	–	3	–
P. herquei Bainiar and Sartory	–	–	3	–	–
P. kapuscinskii Zal.	–	8	4	–	–
P. lanoso-coeruleum Thom	–	4	–	–	–
P. nalgiovenses Laxa	2	–	2	–	–
P. nigricans (Bainier) Thom	2	8	8	–	3
P. ochro-chloron Biourge	14	–	–	–	–
P. paxilli Bainier	10	–	–	–	–
P. purpurogenum Stoll	2	–	–	–	–
P. restrictum Oilman and Abbott	4	–	–	–	–
P. roseo-purpureum Dierckx	–	–	–	3	–
P. simplicissimum (Oud.) Thom	10	14	38	15	–
P. terlikowskii Zal.	–	–	2	–	–
P. verrucosum Dierckx var. *cyclopium* (Westling) Samson, Stolket	–	–	–	–	5
Trichoderma hamatum (Bon.) Bain	–	–	–	18	3
T. harzianum Rifai	–	9	–	–	–
T. koningii Oudemans	16	22	13	18	43
T. polysporum (Link ex Pers.) Rifai	–	–	–	8	–
Сумма видов — 32	16	14	10	10	7

перед посевом активными штаммами микроорганизмов, которые должны размножиться на корнях и обеспечить положительное воздействие на рост растений (сравните с внесением клубенько-

вых бактерий). В настоящее время изготовляются многочисленные «бактериальные удобрения». В основном вносятся бактерии азотфиксаторы, микробы стимуляторы роста растений и микробы антагонисты, которые должны подавлять рост фитопатогенов. Многие препараты обладают комплексным действием. Следует отметить, что в ряде опытов, проведенных с большой тщательностью, достоверно установлено, что такие препараты оказывают большой положительный эффект на рост растений и их продуктивность. Однако во многих случаях при проведении полевых исследований препараты оказываются малоэффективными, так как микробы погибают уже в самом препарате или не размножаются в ризосфере и ризоплане.

Нередки случаи, когда микробные препараты не оказывают положительного действия. Наибольшее положительное действие получается при образовании микробом физиологически активных веществ (стимуляторов роста растений, витаминов, антибиотиков против фитопатогенов).

ЭПИФИТНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

Эпифитные микроорганизмы — обитатели надземных поверхностей растений (листьев, стеблей, цветков, плодов и др.). Все поверхности здоровых растений заселены бактериями, актиномицетами, грибами, дрожжами. Они питаются органическими выделениями растений и предохраняют растение от болезнетворных микроорганизмов. Эпифиты обычно окрашены в красный, желтый или черный цвета и содержат каротиноидные или меланоидные пигменты, которые предохраняют их

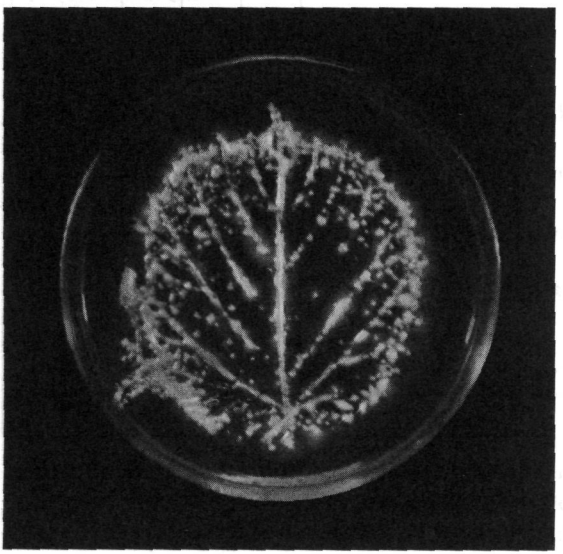


Рис. 146. Колонии бактерий, выросшие на питательной среде в чашке Петри по отпечатку листа

от губительного действия солнечной радиации. Эпифиты неравномерно заселяют поверхность листа, располагаясь около устиц и вдоль проводящих сосудов (рис. 146). Некоторые из обычных эпифитов являются потенциальными патогенами и при ослаблении иммунитета растений могут начать на нем паразитировать. Эпифитные бактерии фиксируют до 10% азота от общей азотфиксации, осуществляемой бактериями ризопланы, ризосферы и филлопланы. Качественный состав эпифитных микробов на плодах и семенах имеет большое значение при их хранении. Эпифиты прочно и специфично адгезируются на поверхности растений.

У некоторых эпифитных бактерий (*Pseudomonas syringae*) обнаружена способность к синтезу белка, который является центром льдообразования при пониженной температуре. Лед повреждает растительные клетки и листья погибают. При наличии этой бактерии растения гораздо больше страдают от мороза, чем без них. Делаются попытки вытеснить эти бактерии генетически модифицированными мутантами, не образующими вредного белка.

Попадая на поверхность почвы с опадом, эпифиты участвуют в первых этапах разложения растительных остатков. Многие из них сохраняются в стадии покоя до попадания на новые растения, таким образом опад (подстилка) является для них не местом обитания, а местом локализации.

Имеются сведения, что у резко различных растений доминирующие эпифитные микроорганизмы разные. Возможно, эпифиты сопровождают растения на протяжении нескольких поколений, переходя с листьев и стеблей на плоды и семена, с семян на новые растения. Если это так, то это открывает большие возможности для селекции наиболее благоприятных эпифитов и закрепления их на растениях. Остается открытым вопрос о сходстве и различии микробов разных видов растений, а также микроорганизмов ризосферы и ризопланы, но, видимо, они сильно различаются.

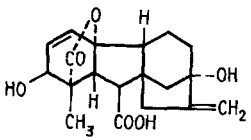
РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ МИКРОБНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Лабораторные опыты с растениями показали, что они могут усваивать достаточно большие молекулы микробных метаболитов. Например, в растения поступают различные классы антибиотиков, отличающихся по химической природе. Это наиболее просто было установить с антибиотиками, так как само растение их не образует. Некоторые антибиотики поступают быстро, в больших

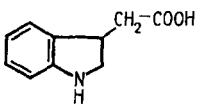
количествах и с большой скоростью переходят из корней в надземную часть растения. Другие поступают медленно и остаются в корневой системе. Антибиотики могут проникать и через листовую поверхность. Этот вопрос подробно изучался в связи с разработкой методов лечения растений с помощью антибиотиков. Метод получил некоторое распространение, но является достаточно дорогим. Для растений подбирались специальные антибиотики, отличные от тех, которые используются в медицине, чтобы не происходило возникновения резистентных форм.

В корни растений могут поступать витамины и аминокислоты, синтезированные почвенными микроорганизмами. Это удалось установить с применением меченых атомов, так как эти вещества синтезируются и самими растениями.

Существует большая группа растительных гормонов — стимуляторов и регуляторов роста (ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота)



Гиббереллин A_3 (гибберелловая кислота)



Индолил-3-уксусная кислота (ИУК)

Установлено, что эти вещества образуют и растения, и микроорганизмы в первую очередь симбиотические (клубеньковые бактерии, микоризные грибы), фитопатогенные, а также многие свободноживущие бактерии и грибы. Они могут значительно стимулировать рост растений. Отсюда возникла идея применения микробов-стимуляторов для улучшения роста сельскохозяйственных растений, цветов и даже деревьев при их пересадке, особенно в зрелом возрасте. Могут применяться как химические вещества, полученные путем микробного синтеза, так и живые микробы, которые обычно наносятся на семена.

Ауксины образует азотобактер, азоспирилла. Гиббереллин продуцирует гриб *Fusarium moniliforme* — анаморфа *Gibberella fujikuroi* и некоторые широко распространенные почвенные бактерии. Цитокинины обнаруживаются среди продуктов метаболизма микоризообразователей, клубеньковых бактерий, фитопатогенов. Абсцизовую кислоту образует гриб *Cercospora rosicola.* Подробно изучено грибное вещество фузикоккцин.

В работах Е.Н. Мишустина показано, что бактериальный препарат «азотобактерин», приготовляемый на основе живых клеток *Azotobacter chroococcum* и предназначавшийся первоначально для обогащения растений биологически фиксированным азотом, оказывает стимулирующее действие на растения не за счет связывания азота, а благодаря образованию стимуляторов роста растений и антифунгального антибиотика, который подавляет развитие фитопатогенов. Азотобактер оказывает положительное действие только на богатых окультуренных почвах, обеспеченных элементами питания, в том числе и азотом.

Таким образом почвенные микроорганизмы образуют многочисленные физиологически активные вещества, которые в принципе могут поступать от почвенных микроорганизмов в корни растений и стимулировать их рост, повышая качество урожая. Однако, насколько этот поток велик непосредственно в полевых условиях, необходимо установить экспериментально, — и это довольно сложная задача. В то же время в лаборатории можно легко поставить вегетационные опыты с обогащением почвы грибом — продуцентом гиббереллина и получить очень сильное стимулирующее действие на рост самых различных растений.

Микробы образуют, как отмечалось выше, и токсичные вещества. В многочисленных экспериментах в почву вносили токсинообразующий сапротрофный гриб и отмечали подавление роста растения вплоть до его полной гибели. Было установлено, что неправильное несбалансированное применение минеральных удобрений и загрязнение почвы вредными веществами приводит к резкому увеличению численности грибов-токсинообразователей.

Взаимодействие микроорганизмов и почвообитающих животных

Микроорганизмы не только населяют внешние покровы животных, но также входят как обязательные живые компоненты в их внутренние системы, развиваясь в огромных количествах в рубце жвачных и пищеварительном тракте беспозвоночных. Некоторые общественные насекомые образуют с микроорганизмами мутуалистические сообщества и в процессе коадаптивной эволюции настолько приспособились друг к другу, что не способны к нормальной жизни без своих симбионтов. Можно привести некоторые примеры. Хорошо известные в Центральной Америке муравьи-листорезы, а также некоторые термиты устраивают в своих подземных жилищах «грибные сады». Они выращивают

грибы на растительной массе переработанных листьев или на экскрементах, а грибницей питаются их личинки. Без грибной пищи эти насекомые существовать не могут. Широко распространенные в лесной полосе России рыжие лесные муравьи *Formica rufa* постоянно имеют в гнездах сожителей — дрожжей рода *Debaryomyces*. Некоторые жуки-короеды и стволовые вредители переносят дрожжи с дерева на дерево, так как дрожжами, развивающимися на буровой муке в галереях, питаются личинки этих жуков. Микроорганизмы служат пищей для почвенных простейших и микрофауны.

Непосредственные трофические связи — далеко не единственный тип взаимодействия микроорганизмов и почвенных животных. Эти связи часто имеют сложный комплексный характер.

По-видимому, никакие почвенные животные не перерабатывают растительный материал «в чистом виде», так или иначе на разных этапах в этом процессе участвуют и микроорганизмы. Тесные ассоциации сапротрофных микроорганизмов с беспозвоночными, существующие в почве и подстилках, получили название *зоомикробиальных комплексов*.

Функция животных в этих комплексах сводится к механическому измельчению растительного опада, включая склеротизированные ткани, а также к созданию благоприятных условий для роста микроорганизмов в кишечнике и экскрементах. Переработанный в пищеварительном тракте растительный опад становится более доступным для последующей микробной деградации.

За счет секреторной активности животных осуществляется частичное переваривание полимерных веществ опада и нейтрализация кислот, присутствующих в исходном материале. В отличие от почвы внутренние полости животного характеризуются более постоянными гидротермическими условиями (высокая влажность, температура частично регулируется даже у холоднокровных животных, например, за счет активного перемещения по почвенному профилю, в связи с суточными ритмами и др.). Внутри кишечника создаются более высокие концентрации субстратов роста гетеротрофных микроорганизмов, факторов роста типа витаминов и незаменимых аминокислот, минеральных соединений. До сих пор дискуссионным остается вопрос о том, насколько обеспечены кислородом микроорганизмы в кишечнике беспозвоночных. Один из подходов для решения этого вопроса — использование окислительно-восстановительных индикаторов, которые вводят во внутренние полости животного. Судя по результатам этого исследования, у части беспозвоночных (термитов,

тараканов) значительная часть кишечника (по крайней мере задняя кишка) анаэробна, однако у многих других в кишечнике преобладают окислительные условия.

Функции микроорганизмов в кишечном тракте животных проявляются в более глубоком расщеплении растительных полимеров благодаря секреции ими целлюлаз и гемицеллюлаз и в обезвреживании токсичных продуктов метаболизма за счет образования специфических веществ. Микробы антагонисты, возможно, способствуют повышению сопротивляемости животных патогенам.

С уменьшением размеров почвенных беспозвоночных все больший удельный вес в их пищевом рационе приобретают микроорганизмы, заселяющие питательный субстрат. Если для представителей мезофауны (кивсяков, мокриц) эта величина составляет 20–30%, микроартропод 60–70%, то большинство почвенных простейших полностью зависит от микробной пищи.

Мезофауна осуществляет лишь частичную минерализацию потребляемых органических веществ. Количественно эта доля оценивается интенсивностью дыхания и колеблется от 8 до 20% у разных беспозвоночных. Помимо экскрементов в среду поступает значительное количество (до 30% потребляемой пищи у диплопод) жидких и газообразных продуктов обмена, которые используются микроорганизмами.

Объективной оценкой прямого участия беспозвоночных в минерализации поступающих в почву органических веществ может служить измерение их вклада в суммарную интенсивность дыхания биоты. Заметный вклад в этот процесс вносят лишь микроартроподы (5–30% от суммарной скорости образования CO_2 в подстилке) и простейшие (5–10% от интенсивности дыхания почвы). Дыхательная активность мезофауны невелика, причем около 10% ее обусловлена жизнедеятельностью кишечной микрофлоры.

Значение микроартропод в функционировании зоомикробиальных комплексов не пропорционально их зоомассе или вкладу в суммарную интенсивность метаболизма биоты. Мелкие членистоногие многократно увеличивают подвижность органических соединений опада и выступают в качестве регуляторов численности сапротрофных микроорганизмов подстилок и почв. Удельная скорость микробного разложения компонентов опада в составе экскрементов беспозвоночных возрастает в 1,5–4 раза по сравнению с исходным опадом, что связано с изменением состава микроорганизмов при прохождении через кишечник растительной массы.

Мезофауна изменяет состав микробного сообщества в пользу быстрорастущих бактерий, микроартроподы специализируются в основном на потреблении грибного мицелия, а члены нанофауны живут преимущественно за счет бактерий. Вслед за вспышкой роста микроорганизмов всегда следует подъем численности простейших, в результате чего в почве никогда не происходит беспредельного накопления микробных клеток даже при обилии питательных субстратов.

Опыты с простейшими *Tetrahymens pyriformis* и бактериями рода *Pseudomonas* показали, что эффективность роста простейших довольно велика: выход зоомассы на единицу потребленных бактериальных клеток составил 0,4. В отличие от микроорганизмов с осмотрофным типом питания у простейших относительно велика доля экскреторных продуктов, которые представлены не только твердыми и жидкими, но и летучими соединениями.

Еще один пример. Изучение сопряженной динамики основных показателей первичного продукционного процесса, численности микроорганизмов и простейших в ежедневных наблюдениях на серой лесной почве позволило установить, что кратковременные изменения биомассы и активности микроорганизмов в почве под ячменем обусловлены флуктуациями потока корневых выделений. Увеличение этого потока приводит к ускорению прироста микроорганизмов, за которым следует возрастание числа простейших, питающихся ризосферными бактериями. Таким образом, хотя жизнедеятельность простейших сама по себе не объясняет пульсаций численности и биомассы почвенных микроорганизмов, как это полагали ранее, однако именно простейшие всегда возвращают популяционный уровень бактерий к более или менее постоянному значению за счет непрерывного элиминирования части популяции.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что сложные процессы взаимодействия разных групп почвенной биоты, образующих единый зоомикробиальный комплекс, приводят к ускорению обмена веществ в почве, тем самым способствуя увеличению первичной продуктивности биогеоценозов.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНДИКАЦИИ И ДИАГНОСТИКИ ПОЧВ

Современная диагностика почв использует достижения всех разделов почвоведения, оперируя данными по морфологии, химии, физике и минералогии почв. Все эти свойства характеризу-

ют относительно консервативные накопившиеся признаки почв. Биология почв располагает показателями, которые характеризуют более динамические свойства, являющиеся индикаторами современного режима жизни почвы. Поэтому использование биологических методов биодиагностики и индикации необходимо для общей характеристики почвы и ее состояния.

В основе принципа биологической диагностики почв лежит представление о том, что почва как среда обитания составляет единую систему с населяющими ее популяциями разных организмов. В зависимости от сочетания природных факторов, определяющих почвообразовательный процесс, разные почвы различаются по составу биоты, направленности физиологических и биохимических превращений и содержанию тех химических веществ, которые являются продуктами превращений.

Этот принцип был положен в основу учения о почве и биологических факторах почвообразования, созданного представителями классической русской школы генетического почвоведения — В.В. Докучаевым, П.А. Костычевым, С.П. Костычевым, Н.А. Димо, Б.Б. Полыновым, В.Н. Сукачевым, Н.П. Ремезовым, Е.Н. Мишустиным, М.С. Гиляровым, Э.А. Штиной, Т.В. Аристовской, Г.В. Добровольским.

Развитие современного почвоведения обязательно предполагает включение важнейших подходов биологических исследований — ботанических, зоологических, микробиологических, физиологических, биохимических, молекулярно-генетических.

Ботаническая и зоологическая биоиндикация и диагностика почв

Ботанические методы фитоиндикации и диагностики почв хорошо разработаны. Они входят в отдельный раздел геоботаники — индикационной геоботаники, сформировавшийся в 30-е годы XX в. При описании почв используют, как правило, характеристику растительного покрова (фитоценоза). К настоящему времени накопился большой материал по взаимосвязи почв и растений. Методы фитоиндикации применяют при картировании и бонитировке почв, определении почвенных свойств и процессов. Например, при анализе состава и структуры растительных сообществ, распространения растений индикаторов или определения индикаторных признаков у отдельных видов растений можно установить тип почвы, степень ее гидроморфизма, развитие процессов заболачивания, засоления и др. Среди растений имеются индикаторные

виды на тот или иной механический, минералогический и химический состав почв, степень обогащенности питательными элементами, на кислотность или щелочность, на глубину протаивания мерзлотных почв или уровень грунтовых вод.

Почвенно-зоологические исследования диагностического профиля стали развиваться позже ботанических. Только в 50-х годах XX в. почвенная зоология оформилась как самостоятельная область науки. Накопленный к тому времени фактический материал по распространению в почвах беспозвоночных, их фаунистическому составу и адаптационным характеристикам позволил сформулировать основные принципы зоологического метода диагностики почв (М.С. Гиляров). Этот метод успешно использован при решении некоторых спорных вопросов генетического почвоведения, например, при выяснении происхождения красноцветных почв Крыма, буроземов Центральных Кодр Молдавии, почв орехово-плодовых лесов Киргизии, горных черноземов Кавказа. Теоретической предпосылкой применения почвенно-зоологического метода для диагностики почв является представление об «экологическом стандарте» вида (Гиляров), о потребностях каждого вида в определенном комплексе условий среды. Каждый вид в пределах своего ареала встречается только в тех местообитаниях, которые обеспечивают этот комплекс необходимых для проявления жизнедеятельности условий. Амплитуда варьирования отдельных факторов среды, в которых возможно существование данного вида, характеризует экологическую пластичность вида. Виды с широкой экологической амплитудой (эврибионты) малопригодны для индикационных целей, тогда как экологически узковалентные виды (стенобионты) служат хорошими индикаторами определенных условий среды и свойств субстрата. Это положение представляет собой общий теоретический принцип в биологической диагностике. Для почвенных животных, использующих почву как единую среду обитания, а не как систему микросред (в случае микроскопически малых организмов), легче можно выявить зависимость между общими свойствами почвы и ареалами видов. Однако при этом следует учитывать, что один и тот же вид в разных местах своего ареала может менять местообитания и, следовательно, служить индикатором на разные условия («правило смены местообитаний» Бей-Биенко). Например, виды мезофильные в центре ареала становятся у северных границ ареала ксерофильными, а у южных — гигрофильными. Так, июньский хрущ *Amphimallon solstitiale* в Нечерноземной зоне встречается в сухих супесчаных почвах на южных

склонах оврагов, а в полупустынях Средней Азии — только во влажных почвах вдоль рек. В центре же ареала, в лесостепной зоне, этот вид распространен в разных почвах и ведет себя как эвритопный мезофил. Следовательно, индикационную роль он может играть только в тех местах, где он выступает как стенотопный организм.

Однако использование одного вида для индикации не дает уверенности в правильности выводов. Лучшее условие — исследование всего комплекса организмов, из которых одни могут быть индикаторами на влажность, другие — на температуру, третьи — на химический или механический состав. Чем больше общих видов почвенных животных встречается на сравниваемых участках, тем с большей долей вероятности можно судить о сходстве их режимов, а следовательно, и о близости исследуемых почвенных разностей, о единстве почвообразовательного процесса. Не все группы почвенных животных равнозначны с точки зрения их диагностической ценности. Менее, чем другие полезны микроскопические формы — простейшие и микроартроподы (клещи, ногохвостки). Их представители отличаются космополитизмом в силу того, что почва для них не выступает как единая среда обитания, а живут они в системе пор, капилляров, полостей, которые можно найти в любой почве. Среди простейших до последнего времени только раковинные амебы были использованы в качестве показателей почвенных условий, особенно в некоторых гидроморфных почвах. Их легче, чем других простейших, определять по строению раковинок, которые, кроме того, хорошо сохраняются в почве. Наибольшая численность тестацид обнаруживается в кислых лесных почвах под хвойными лесами (десятки тысяч в 1 г при биомассе около 10 кг/га) и наименьшая — в солонцах.

Из микроартропод наиболее хорошо изучены индикаторные свойства у панцирных клещей. Все зональные типы почв России четко различаются по численности, биомассе, продуктивности, характеру вертикального распределения, спектрам жизненных форм и по фаунистическому составу орибатид. Наибольшей численности они достигают в почвах таежной зоны, а наибольшей продуктивности — в почвах влажных субтропиков (Д.А. Криволуцкий).

Большинство представителей почвенных микроартропод характеризуется высокой степенью космополитизма. Состав их комплексов зависит не только от почвенных условий, но и от характера и флористического состава растительности. Поэтому перспективно использование комплексов микроартропод не

столько для диагностики почв, сколько для индикации повреждающих воздействий на почву.

Особенно ценны и удобны для индикационных работ в почвоведении комплексы крупных беспозвоночных (дождевые черви, многоножки, личинки насекомых), которые в меньшей степени космополиты, чем простейшие и микроартроподы. Ареалы видов крупных беспозвоночных более надежно изучены и характеризуются определенным комплексом почвенно-климатических условий. Есть много примеров индикаторного значения почвенных беспозвоночных. Так, стафилиниды рода *Bledius* и чернотелки рода *Belopus* показательны для солончаково-солонцового комплекса почв. Многоножки, кивсяки, некоторые мокрицы и легочные моллюски (организмы кальциефилы) служат индикаторами на содержание в почве извести. Вид дождевых червей *Octolasium lacteum* и некоторые виды проволочников также являются показателями высокого содержания кальция в грунтовых водах.

Для установления типа почвы и направления почвообразовательного процесса используется не только принцип сравнительного изучения комплекса почвенных животных, но и такие показатели, как профильное распределение беспозвоночных по отдельным горизонтам, а также их участие в переработке опада. Например, в формировании бурых лесных почв большую роль играют диплоподы, мокрицы, моллюски, энхитреиды, сосредоточенные в лесной подстилке и перерабатывающие опад *in situ*. В серых лесных почвах значительное влияние на формирование профиля оказывают крупные сапрофаги (дождевые черви), связанные с минеральными слоями почвы, куда они вовлекают растительные остатки. Соотношение подстилочных и собственно почвенных крупных форм сапрофагов в некоторых случаях может помочь решению вопроса о направленности почвообразовательного процесса.

Почвенно-альгологическая индикация

Основой для развития ***почвенно-альгологических*** работ индикационно-диагностического профиля служит положение о том, что зональности почв и растительности соответствует зональность водорослевых группировок. Она проявляется в общем видовом составе и комплексе доминантных видов водорослей, в наличии специфических видов, в характере распространения по почвенному профилю, в преобладании определенных жизненных форм (Э.А. Штина, М.М. Голлербах).

Подзолообразовательному процессу соответствует сравнительно простая группировка водорослей с преобладанием одноклеточных зеленых и желтозеленых, устойчивых к низким значениям pH. Для дернового процесса характерно большое разнообразие видов с равным преобладанием синезеленых и зеленых и значительной долей желтозеленых и диатомовых.

Болотный процесс характеризуется большим разнообразием видов с резким доминированием зеленых и наличием гидрофильных видов. При степном процессе в группировке водорослей преобладают синезеленые и одноклеточные зеленые убиквисты, при солонцовом процессе значительно развиты диатомовые, при осолодении на первое место выходят зеленые и желтозеленые, включая специфические виды. Пустынный процесс приводит к сокращению численности и разнообразия желтозеленых и диатомовых и к резкому доминированию нитчатых синезеленых. Биологическое освоение безжизненных грунтов и первичное почвообразование связаны с развитием мелких одноклеточных зеленых, синезеленых или желтозеленых водорослей убиквистов.

Микробиологическая диагностика и биологическая активность почв

Микробиологическая, физиологическая и биохимическая характеристика почв — наиболее сложные разделы почвенной биодиагностики. Микроорганизмы очень чуткие биоиндикаторы, резко реагирующие на изменения в среде. Отсюда необычайная динамичность микробиологических показателей. Все виды микробов очень широко распространены. Попытки найти индикаторные микроорганизмы на определенный тип почв пока не увенчались успехом. Возможно, такими могли бы быть бактерии, образующие железо-марганцевые конкреции, архебактерии солончаков, актиномицеты карбонатных почв, некоторые микроорганизмы особо кислых и щелочных почв, но пока эта работа не закончена. Индикаторным микроорганизмом на определенные почвы (богатые элементами питания, влажные и нейтральные) является *Azotobacter chroococcum*, на подзолообразование — *Cryptococcus podzolicus*. Широкое распространение получил тест на численность *Escherichia coli* как показатель санитарного состояния почв. Гораздо более точные показатели для биодиагностики почв получаются при комплексном подходе и характеристике биологической активности почв в различных проявлениях.

Биологическая активность почв характеризует микробиологические, физиологические и биохимические свойства, особенности почв и их состояние. Показатели биологической активности почв очень многообразны. Различают актуальную, реальную, полевую биологическую активность почв и потенциальную активность, которая определяется в искусственных лабораторных условиях, и хотя и характеризует определенный тип почв и ее состояние, но ничего не говорит о реальном развитии микроорганизмов и скорости проводимых ими процессов.

К характеристике реальной биологической активности прежде всего следует отнести газовый анализ, проводимый непосредственно в полевых условиях. К нему относится определение дыхания почвы, интенсивности азотфиксации и денитрификации (образование окиси и закиси азота), образования и потребления метана, водорода, угарного газа и др. Актуальную биологическую активность почв характеризуют и методы реплик Мишустина, при использовании которых в почву помещается целлюлозное полотно (обычно льняная ткань) и количественно определяется степень ее разложения. Кроме того определяют количество накопившихся на ткани свободных аминокислот и белков.

Определения актуальной биологической активности почв показывают, что разные типы почв и разные их состояния дают показатели, различающиеся иногда в десятки и сотни раз. Правда, все эти показатели сильно зависят от гидротермических условий. Поэтому определения нужно проводить в разные периоды времени.

Гораздо проще получать характеристику потенциальной биологической активности почв, так как эти определения проводятся в лаборатории в строго контролируемых условиях. К таким характеристикам относятся определение численности и биомассы бактерий, актиномицетов и грибов прямыми микроскопическими методами, определение численности микроорганизмов методом посева, газовые анализы, проводимые с почвенными образцами, определение ферментативной активности почв, качественные и количественные анализы с почвенной ДНК и т.д. Все эти потенциальные характеристики, так как не известно, сколько и каких микроорганизмов находилось в реальной почве в активном, а сколько в пассивном состоянии. При определении газов обычно создают оптимальный гидротермический режим и добавляют питательный субстрат, при определении ферментативной активности также создаются оптимальные условия. Однако эта потенциальная активность различна и характерна для разных

типов почв. Особенно ценная характеристика получается при изучении потенциальной биологической активности почв по всему почвенному профилю с учетом специфики различных генетических почвенных горизонтов. При таком профильном изучении разные типы почв выглядят по-разному, когда на них отражаются численность или биомасса бактерий, длина мицелия грибов или число их спор, а также общая грибная биомасса, ферментативная активность горизонтов, потенциальное дыхание и др. Особенно ценно, когда такие определения проводят с почвенными образцами в лабораторной сукцессии.

Биологическая индикация загрязнения почвенной среды и самоочищения почв

Показатели, характеризующие состояние почвенной биоты и биологическую активность почв, используют для контроля за теми изменениями в почвах, которые происходят при включении в них разного рода посторонних веществ, чаще всего антропогенного происхождения. Обычно для получения более точных результатов необходимо исследовать также контрольную чистую почву. Различают следующие типы химических загрязнений: нефтепродуктами (углеводородами), тяжелыми металлами, радионуклидами, пестицидами, избыточными или загрязненными минеральными удобрениями, искусственными полимерами, различными отходами химических производств, в том числе и отравляющими газами и многочисленными мутагенами. Иногда происходит загрязнение почв посторонними микроорганизмами особенно из сточных вод или микробиологических производств.

Пестициды — это новый экологический фактор, появившийся в природе в связи с широким применением неприродных веществ для борьбы с сорняками (гербициды), насекомыми-вредителями (инсектициды), грызунами (зооциды), фитопатогенными грибами (фунгициды), препаратами, вызывающими гибель листьев (дефолиантами). Мировой ассортимент пестицидов насчитывает тысячи препаратов на основе нескольких сотен химических веществ и он непрерывно растет. Все без исключения пестициды относятся к ядам широкого действия. Они попадают в почву при непосредственном внесении или же с протравленными семенами, отмирающими сорняками и трупами насекомых, а из почвы попадают в сельскохозяйственные растения, пищевые продукты и природные воды. Постоянно расширяется список запрещенных к использованию пестицидов. Наблюдается

такая закономерность: чем дольше используется пестицид, тем больше обнаруживается его вредное действие и тем больше его шанс попасть в список запрещенных. Особенно вредны пестициды, которые не разлагаются или слабо разлагаются почвенными микроорганизмами и накапливаются в почве и живых организмах (персистентные пестициды). Так первый хлорорганический инсектицид ДДТ был признан абсолютно безопасным в тех малых дозах, в которых он применялся первое время, и за его разработку была дана Нобелевская премия. Однако позже выяснилось, что он почти не разрушается в окружающей среде и очень сильно аккумулируется в пищевых цепях организмами. Его концентрация в организмах увеличивается в тысячи раз и он становится резко токсичным. Птицы начинают нести яйца без скорлупы. Применение ДДТ было запрещено, но в Средней Азии еще долго применяли этот инсектицид, в результате чего почвы оказались сильно загрязненными. Помимо всего прочего появились расы насекомых, устойчивые к этому веществу. Поэтому идеальная научная концепция для разрешения на применение пестицида формулируется следующим образом: пестицид в малых концентрациях должен уничтожать вредный организм, оказывая на другие организмы лишь слабое действие. Он должен в короткие сроки и полностью разлагаться микроорганизмами и не накапливаться в окружающей среде. Если речь идет о почве, то в почвенные образцы нужно внести пестицид, меченный по всем входящим в него элементам, проинкубировать этот образец и убедиться, что внесенное вещество полностью разложилось за несколько месяцев. Только тогда с микробиологической точки зрения пестицид можно рекомендовать к применению. Ранее применяли другой подход: изучали трансформацию и разложение пестицида набором чистых культур микроорганизмов. Было установлено, что иногда микроб в один-два этапа превращает малотоксичное вещество в сильнотоксичное. Пути трансформации и разложения пестицидов оказались весьма многообразными. Превращения, которые удается осуществить в лаборатории, не происходят в природе. Так, после долгих поисков удалось найти микроорганизм, который разрушает ДДТ, но заставить его «работать» в почве не удается.

В природной среде, в почве, существенную роль в разложении пестицидов микроорганизмами играют такие явления, как кометаболизм и синтрофия. В первом случае скорость минерализации пестицида, относящегося к группе персистентных, повышается при наличии в среде дополнительного соокисляемого

субстрата, а во втором случае на пестицид действует комплекс культур микроорганизмов и его разложение проходит более успешно, чем в условиях чистых культур.

В процессе самоочищения почвы от пестицидов участвуют не только микроорганизмы, но и многие группы почвенных животных, такие как дождевые черви, а также роющие животные (кроты, землеройки). Перемешивая почву, они способствуют перемещению загрязненной почвы верхнего горизонта в глубокие слои. Специфическая микрофлора пищеварительного тракта способствует деградации пестицидов.

Особую тему для изучения составила проблема влияния пестицидов на биологическую активность почв. Биологическая активность почв оценивалась многими показателями. Действие разных препаратов специфично, но в общем был сделан вывод, что производственные дозы обычно не оказывают существенного действия на биологическую активность почв. Исключение составляют фунгициды, которые, подавляя фитопатогены, одновременно ведут к подавлению сапротрофных грибов. Если пестициды вносятся многократно или в больших количествах, они существенно влияют на биологическую активность почв и ведут к перестройкам в микробоценозах.

Тяжелые металлы в последнее время стали опасными загрязнителями почв, понижающими их биологическую активность, снижающими продуктивность и ухудшающими качество сельскохозяйственой продукции. Многие тяжелые металлы являются необходимыми для нормального роста организмов микроэлементами и в малых дозах они нужны для работы многих ферментов. Однако сверхвысокие концентрации этих веществ, а также тяжелых металлов, не являющихся микроэлементами, приводят к негативным последствиям. Прежде всего они подавляют нормальную работу ферментов.

Тяжелые металлы могут сильно понижать биологическую активность почв. Прежде всего они понижают ферментативную активность почв, снижают уровень азотфиксации и дыхания почв, а также ведут к перестройкам в микробных сообществах, приводя к доминированию резистентных видов. Попытки найти виды, индикаторные на загрязнение тяжелыми металлами, не увенчались успехом.

Рассматривалась также и другая проблема о возможности детоксикации тяжелых металлов, загрязняющих почву, с помощью микроорганизмов. Здесь есть несколько путей, которые, однако, не являются радикальными. С помощью микроорганизмов можно

перевести ионы тяжелых металлов в металлорганические соединения, где они не будут проявлять свою токсичность. Таким образом очищается природная вода от металлов, которые оседают вместе с илом на дно водоема. Однако осушить такой водоем и использовать его под пашню уже не представляется возможным. Можно на время закрепить их в составе гумуса, но потом они освободятся. С помощью органоминеральных соединений возможно опустить металлы в нижние горизонты почвы, но ими можно загрязнить грунтовые воды. Некоторые металлы (например, ртуть) подвергаются метилированию и поступают в атмосферу, но при этом загрязняется атмосфера. Основной вывод, который из этого следует, — нельзя допускать загрязнения почв тяжелыми металлами.

Загрязнение почв нефтью и продуктами ее переработки (углеводородами). Углеводороды синтезируются и разлагаются микроорганизмами. В каждой почве содержатся микроорганизмы, утилизирующие все углеводороды. Одни разлагаются быстро, другие — очень медленно. В естественных почвах нет проблемы накопления углеводородов. Однако в последнее время она очень остро встала в связи с колоссальным загрязнением почв углеводородами в местах их добычи, около нефтепроводов, нефтехранилищ, железных и шоссейных дорог, бензоколонок, полей (от сельскохозяйственной техники) и др.

Загрязнение почв нефтью приобрело катастрофические размеры: ухудшаются физические, химические и биологические свойства почв. Иногда полностью теряется плодородие, и растения на таких загрязненных участках не могут расти. Восстановление почв возможно только при не очень сильном загрязнении и в условиях благоприятного гидротермического режима. Существует фитомелиорация, когда высаживаются растения, устойчивые к нефтепродуктам, и микробиологическая мелиорация, когда стимулируется развитие углеводородокисляющих микроорганизмов.

Загрязнение почв избыточными и несбалансированными количествами *минеральных удобрений*. Минеральные удобрения в высоких дозах в определенных условиях вызывают отрицательный эффект. Вблизи гранул удобрений микробы погибают. При больших количествах минеральных азотных удобрений развиваются процессы денитрификации и нитрификации. Нитраты вымываются в грунтовые воды и превращаются в закись азота или в газообразный азот и уходят в атмосферу. Разрушается естественный микробиоценоз и развивается большое количество грибов-токсинообразователей, подавляющих рост растений. Под влия-

нием повышенных доз минерального азота, вносимых в почву, происходит микробное разруше́ние гумуса и деградация почвы с потерей ею структурности, снижением емкости поглощения катионов и т.д. При усиленной нитрификации происходит подкисление среды, повышается подвижность тяжелых металлов, повышается содержание нитратов в растениях (особенно в огурцах, арбузах и дынях). По цепям питания вредные вещества передаются человеку.

Образующаяся закись азота обладает парниковым эффектом и является одним из факторов разрушения озонового экрана в атмосфере, играющего защитную роль в предохранении живых существ на Земле от жесткого ультрафиолетового облучения.

Таким образом, негативные последствия применения высоких доз азотных удобрений охватывают широкую область биосферы и не ограничиваются только почвой. Удобрения превращаются в фактор загрязнения и гидросферы за счет вымывания нитратов в водоемы и атмосферы из-за образования токсичных газообразных продуктов. Необходимо переходить к использованию биологического азота (азотфиксация), но пока эти способы не разработаны.

Микробные загрязнения почв происходят в результате попадания в почву бытовых и сельскохозяйственных отходов и отбросов, сточных вод, а также аэрозолей микробиологических производств. С отходами в почву попадают опасные микроорганизмы — патогенные, условно патогенные, токсинообразователи, способные вызвать различные заболевания. В почве очень хорошо сохраняются патогенные спороносные бактерии: возбудитель столбняка *Clostridium tetani*, сибирской язвы *Bacillus anthracis*, газовой гангрены *Cl. perfringens*. Энтомопатогенные препараты загрязняют почву спорами *Bacillus thuringiensis*. Эти препараты предназначены для уничтожения вредных насекомых в первую очередь непарного сибирского шелкопряда, поедающего листья деревьев, но в итоге споры бациллы попадают в почву, долго в ней сохраняются, размножаются и могут изменить состав комплекса почвенных микроорганизмов.

Нарушение экологической среды под влиянием разного рода токсикантов — одна из важнейших проблем современности, поэтому разработка принципов и методов ранней диагностики повреждения почвенной биоты под воздействием пестицидов, тяжелых металлов, нефтепродуктов, минеральных удобрений и других загрязнителей представляет собой насущную задачу биологии почв.

Один из общих принципов биологической оценки повреждений почвенной среды заключается в том, что микробная система почв при разного рода антропогенных загрязнениях реагирует сходным образом путем изменения состава активно функционирующих популяций, входящих в сообщество микроорганизмов. Последовательность этих изменений в градиенте концентраций загрязнителя следующая (рис. 147, 148): сохранение стабильности сообщества (зона гомеостаза) — перераспределение доминирующих популяций (зона стресса) — преимущественное развитие устойчивых популяций (зона резистентности, зона развития резистентных видов) и полное подавление развития микроорганизмов (зона репрессии). Устойчивость почвенной системы по отношению к загрязняющим агентам оценивается по величине зоны гомеостаза, которая для разных почв варьирует в больших пределах. Таким образом, если за норму принять равновесное состояние

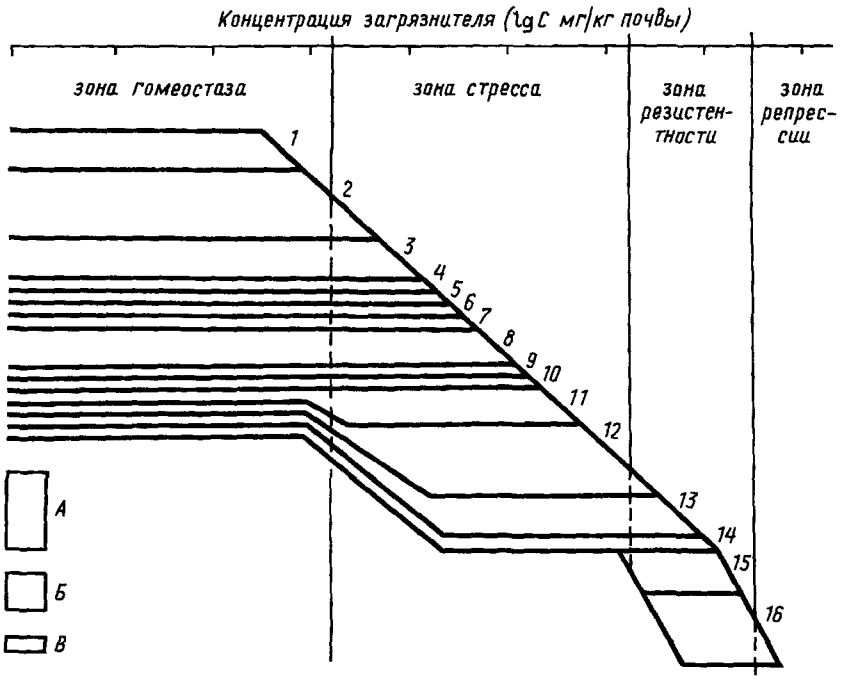


Рис. 147. Схема последовательных изменений представленности различных микрорганизмов (*1–16*) в амилолитическом микробном сообществе почвы по градиенту концентрации загрязнителя. Полосками разной ширины обозначены:

А — доминанты; *Б* — часто встречающиеся; *В* — редко встречающиеся виды (по *В.С. Гузеву*)

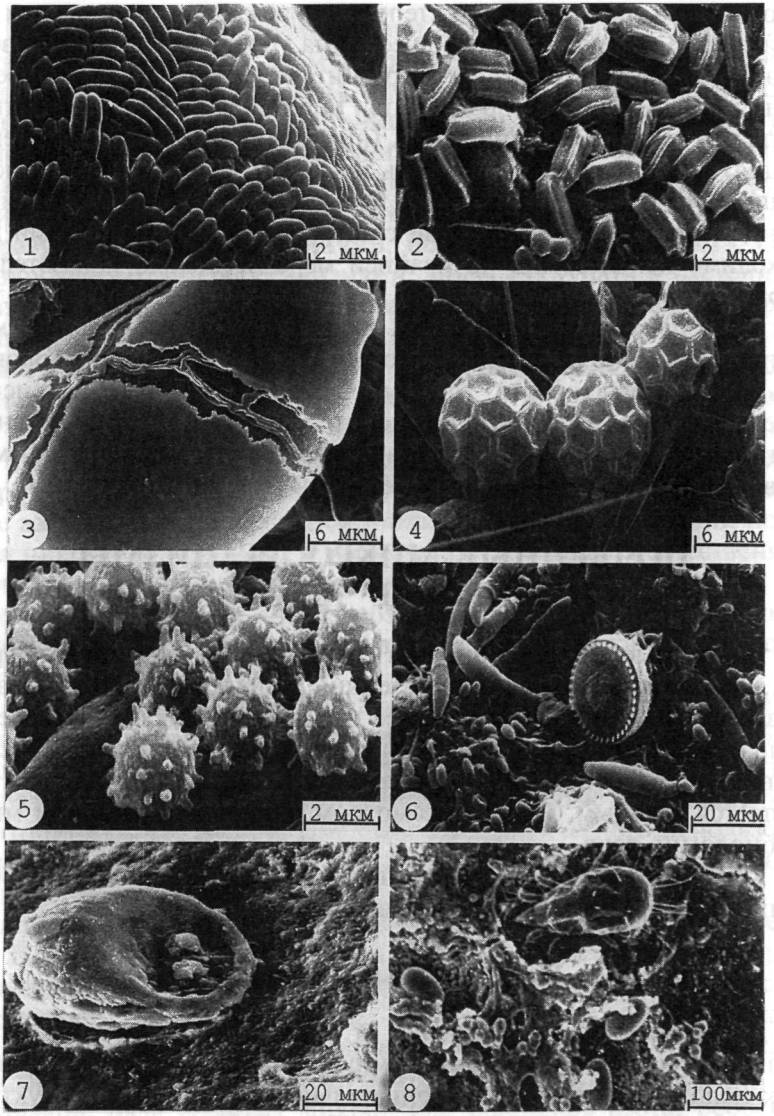


Рис. 148. Организмы инициированного крахмалом микробного сообщества почвы (фото *В.С. Гузева*):

1 — вегетативные клетки бактерий, сплошным слоем покрывающие зерно крахмала, *2* — споры бацилл, *3* — мицелий микромицета, разрушающий зерно крахмала, *4* — спорангии микромицета *Mortierella*, *5* — конидии микромицета *Penicillium*, *6* — на фоне обильно развившихся дрожжей расположены несколько спорангиев микромицета рода *Fusarium* и диатомовая водоросль, *7* — раковинная амеба, *8* — микроскопические клещи — консументы микробного сообщества почвы

биоты (зона гомеостаза), то степень повреждения оценивается по появлению изменений в сообществе на уровне последующих зон. Одна и та же концентрация загрязнителя может вызвать повреждения разной степени, поэтому при нормировании следует учитывать, что единого значения ПДК (предельно допустимая концентрация) для различных почв быть не может. Однако здесь описан лишь один из способов оценки. При разработке системы мониторинга состояния почвы в связи с антропогенными нагрузками необходимо использовать по крайней мере несколько показателей, характеризующих биологическую активность почв. Среди них должны быть показатели и реальной, и потенциальной биологической активности. Характеристика видового состава сообщества хороша, но трудна в исполнении. Поэтому часто характеризуют интенсивность дыхания, азотфиксации, денитрификации, ферментативную активность почв (4–8 ферментов), численность микроорганизмов прямыми микроскопическими методами или методом посева.

ПОЧВЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ И ЗДОРОВЬЕ ЧЕЛОВЕКА

Почвенные микроорганизмы (бактерии, актиномицеты, грибы, дрожжи, водоросли, простейшие, микрофауна) оказывают разнообразное и многостороннее влияние на здоровье человека. Оно может быть как положительным, так и отрицательным. Остановимся подробнее на отрицательном действии, хотя оно и не является главным. Особо рассмотрим вопросы санитарной микробиологии почв.

Кратко охарактеризуем основные типы воздействия почвенных микроорганизмов на здоровье людей.

Положительное влияние

I. Здоровье человека зависит от качества и количества растительной продукции. Почвенные микроорганизмы могут оказывать как положительное, так и отрицательное действие на продуктивность растений и качество урожая. Обычно превалирует положительное действие. Оно бывает очень большим и многосторонним.

1. Минерализация органического вещества и перевод элементов питания в доступную для растений форму. Сюда относится роль микроорганизмов в круговороте углерода, кислорода, водорода, азота, фосфора, калия, кальция, магния, железа, микроэлементов, ряда специфических органических веществ.

2. Образование физиологически активных веществ с положительным действием — стимуляторов роста растений. Это гормоны роста растений (ауксины, гиббереллины, цитокинины). Они синтезируются самими растениями, однако их также образуют многие почвенные микроорганизмы, особенно те, которые развиваются около корней или в корнях растений. Такие микробы стимулируют рост растений. Витамины и аминокислоты также образуются самими растениями, но добавки этих веществ, синтезированных микроорганизмами, могут поступать в растения и стимулировать их рост, особенно на первых этапах развития растений, а также рост корневой системы. Определенную роль играют и микробные сидерофоры, т.е. органические вещества, связывающие железо и способствующие его усвоению растением.

3. Азотфиксация играет положительную роль. Этот процесс не осуществляется растениями и проводится только бактериями (прокариотами). В естественной природе весь недостаток азота и все азотные потери компенсируются за счет азотфиксации, которая никогда не приводит к избытку азота, однако в естественной природе не бывает и недостатка азота. Недостаток азота — это свойство несовершенных агроэкосистем. Биологический азот является наиболее безопасным для человека, так как не происходит накопления нитратов.

4. Воздействие микробов антагонистов на фитопатогенные микроорганизмы и предотвращение заболеваний растений. Наиболее известны в этом отношении псевдомонады и азотобактер, образующие антигрибные антибиотики, которые подавляют рост фитопатогенных грибов. Попытки их практического использования пока ограничиваются в основном опытными испытаниями, однако, есть основания считать, что в природе эти микробы играют существенную роль в поддержании «здоровья» экосистем.

II. Микробы осуществляют очистку почв от некоторых органических и неорганических загрязнений и таким образом способствуют оздоровлению почв. Это разложение различных углеводородов (нефть, мазут, бензин, керосин, смазочные масла), пестицидов различного химического строения, полимерных материалов, ряда вредных микрогазов, излишков азота, особенно нитратов, окисление угарного газа в двуокись углерода и т.д.

Отрицательное влияние

I. Образование фитотоксинов, отравляющих растения и сельскохозяйственную продукцию. Они могут быть токсичными не только для растений, но и для человека и вызывать отравления

при употреблении токсичной продукции. Различные почвенные микроорганизмы (грибы, бактерии, актиномицеты) образуют очень сильные токсины — яды, которые могут быть смертельно опасными для человека. Правда, такие вещества образуют только некоторые виды.

Известно отравление живущими в почве высшими грибами — поганками, которые неопытными грибниками принимаются за съедобные. Наиболее ядовиты бледная поганка, ложный опенок и сатанинский гриб. Некоторые токсины инактивируются при кипячении, некоторые вымываются горячей водой, но наиболее опасны те, которые не подвергаются вымыванию и не разрушаются при термообработке. Наряду с высшими грибами многие плесневые грибы также образуют токсины, воздействующие на растения и животных. Таких токсинов в настоящее время известно несколько сотен. Их пытались использовать как отравляющие вещества в военных целях.

Актиномицеты известны как продуценты антибиотиков, т.е. веществ, убивающих патогенные микроорганизмы. Наиболее распространенные лекарственные вещества — антибиотики — получены из почвенных актиномицетов. Десятки антибиотических препаратов используются в медицине. Однако актиномицеты образуют сотни антибиотиков, большинство из которых являются токсинами и убивают не только микробы, но и хозяина и поэтому не могут быть использованы в медицинской практике.

Патогенные бактерии образуют страшные белковые яды, которые часто и приводят к смерти больного. Среди почвенных бактерий по современным данным встречается мало токсинообразователей, однако этот вопрос еще плохо изучен. Некоторые редкие почвенные бактерии образуют сильные токсины. Влияние фитотоксинов на рост растений и качество урожая — это большой раздел современной почвенной микробиологии.

Установлено, что сапротрофные микробы токсинообразователи и, в первую очередь, грибы могут оказывать сильное действие на развитие растений, в некоторых случаях приводя к их гибели. Они значительно снижают качество сельскохозяйственной продукции, иногда делая ее непригодной для использования. Сотрудниками кафедры биологии почв МГУ установлена важная общая экологическая закономерность, касающаяся этой проблемы. Если почва загрязняется различными вредными веществами (тяжелыми металлами и их сочетаниями, пестицидами, поверхностно-активными веществами, углеводородами, мутагенами, неоправданно высокими дозами минеральных удобрений), в ней накапливаются в большом количестве различные токсинообра-

зующие виды грибов, и почва характеризуется токсичностью по отношению к растениям. Если в почве уже накопились токсичные грибы, от них трудно избавиться даже если снижается действие фактора, обусловившего их накопление.

II. Трансформация органических веществ, особенно пестицидов, с образованием токсичных веществ и мутагенов. Почвенные микроорганизмы способны проводить сотни и тысячи превращений различных органических веществ, создавая и разрушая ароматические соединения, вводя в молекулу дополнительные функциональные группы или отщепляя некоторые из них. Это могут быть реакции окисления, восстановления, декарбоксилирования, дезаминирования, образования гликозидов, гидролиза, метилирования, этерификации, дегидратации, диспропорционирования, конденсации, аминирования, ацетилирования, амидирования и др. В процессе этих трансформаций и могут появляться токсины и мутагены, образование которых не прогнозировалось, исходя из исходной структуры вещества. В связи с этим в настоящее время принята следующая научная рекомендация: возможно использовать только тот пестицид, который в течение одного-двух месяцев полностью минерализуется в почве микроорганизмами.

III. Автотрофная и гетеротрофная нитрификация, которая приводит к образованию токсичных нитратов, накапливающихся в растениях и снижающих качество сельскохозяйственной продукции, также должна рассматриваться как отрицательное воздействие. Повышенное содержание нитратов, как известно, вредно отражается на здоровье людей.

IV. Денитрификация, осуществляемая множеством почвенных микроорганизмов, приносит вред, переводя азот в недоступную для растений форму — молекулярный азот или его окислы. Из трех заводов по производству азотных удобрений один работает на денитрификаторы, т.е. его продукция целиком улетает в воздух. В процессах денитрификации и нитрификации образуется некоторое количество окислов азота, которые токсичны и частично обусловливают парниковый эффект.

V. Почвенные микроорганизмы могут образовывать ряд токсичных для растений и человека летучих органических соединений (жирные кислоты, ацетон, окись этилена, моно- и диметилртуть).

VI. Конкуренция почвенных микроорганизмов с растениями за элементы питания также может приводить к снижению урожая. Наиболее четко это прослеживается для бедных азотом почв, в которые вносится органическое вещество в виде соломы. В этом

случае развивается большая биомасса грибов, которая использует весь доступный азот. Такая же картина может наблюдаться для фосфора, калия и других элементов.

Отрицательное действие шести описанных случаев обычно достаточно четко проявляется только в нарушенных экосистемах. В естественных климаксных биогеоценозах оно отсутствует или сведено к минимуму.

В связи с проблемой здоровья человека более подробно рассмотрим достижения и проблемы санитарной микробиологии почв.

Санитарная микробиология почв наряду с санитарной микробиологией воды и воздуха имеет важное значение. Однако она сложнее, более слабо развита и ей уделяется меньше внимания. В России интенсивное развитие санитарной микробиологии почв наблюдалась в 60–70-е годы XX в. (Мишустин). Затем наступил спад и новый подъем начался только в 90-е годы XX в., причем был установлен ряд важных фундаментальных закономерностей.

От антисанитарного состояния почв в разные периоды времени человечество страдало в разной степени. В средневековых городах было ужасающее состояние почв: не было ни водопровода, ни канализации. Распространялись эпидемии: холера, чума, оспа, туберкулез, детские болезни. Больше всего людей погибало от желудочно-кишечных инфекционных болезней. В 1870 г. М. Петтенкофер сформулировал постулат о том, что все болезни происходят от почвы. В XIX в. был найден практический выход, предотвращающий загрязнение почв и предохраняющий от эпидемий. Строительство водопровода и канализации и вывоз мусора, а также его утилизация привели к относительной очистке почв городов. При таком типе хозяйствования стало ясно, что основным источником загрязнения является не почва, а загрязненные сточные воды. Санитарно-микробиологические исследования почвы отошли на второй план. Стало очевидным, что нужна чистая вода: водоохранные зоны, хлорирование, озонирование и другие методы очистки воды от микроорганизмов. Очистка сточных вод стала самым грандиозным из микробиологических производств на Земле. Было установлено, что почва служит хорошим очистителем для сточных вод. Это поля орошения и фильтрации, изучением которых много занимался академик В.Р. Вильямс и другие почвоведы и почвенные микробиологи.

Однако санитарное состояние городских почв, кладбищ, скотомогильников, почв естественных природных очагов болезней (например, чумы) продолжает оставаться критическим.

Появление очень крупных и достаточно грязных городов делает проблему санитарной микробиологии городских почв особенно острой. Массовое разведение собак, появление стай бездомных животных и людей без определенного местожительства (бомжей), среди которых много больных туберкулезом, желудочно-кишечными и грибковыми заболеваниями, неряшливое отношение к помойкам приводит к накоплению в почвах, в том числе на детских площадках, патогенных и условно-патогенных микробов, токсинообразователей, аллергенов. Город, где много ворон, — это помоечный город, ворона — помоечная птица.

Определенные надежды вселяла концепция самоочищения почв от патогенных и вообще от чужеродных микроорганизмов. Было установлено, что в почвах разных типов быстро погибают энтеробактерии. Подробные исследования были проведены с кишечной палочкой *E. coli* — санитарно-показательным (индикаторным) микроорганизмом. Было установлено, что в почве погибает большинство патогенных бактерий. Так, бактерии чумы, холеры, дифтерии погибали за 1–2 месяца, туберкулеза за 1 год, сибирской язвы за 20–100 лет. О причинах гибели этих бактерий в почве высказывалось несколько гипотез: 1) микробы попадают в неподходящие условия (pH, температура) и поэтому погибают, 2) патогенные микроорганизмы должны непрерывно получать доступные органические вещества, они не переносят периода «бескормицы», а в почве мало легкодоступных питательных веществ, 3) собственный микробоценоз почвы продуцирует антибиотики и предотвращает развитие посторонних микроорганизмов в почве. Этому также способствует развитие хищников (простейшие) и паразитов (бделловибрионы).

Свойством самоочищения обладают и природные воды (реки, озера, моря), причем для воды четко установлена роль биоты в этом процессе.

Наиболее долго в почвах сохраняются бациллы и клостридии. Известны так называемые «проклятые луга», где скот все время болеет сибирской язвой. Это обусловлено длительным сохранением в почве спор возбудителя этой болезни. Длительно сохраняются в почве возбудители столбняка, газовой гангрены, ботулизма. Риск заболеть от почвы всегда сохраняется, особенно для земледельцев, почвоведов, солдат и могильщиков.

В последнее время интерес к выживанию патогенов в почвах увеличился и приобрел новые аспекты. Последние исследования заставляют усомниться в универсальности механизмов самоочищения почв. Как неоднократно отмечалось, для микроорганизмов почва не является единым местообитанием, а представляет

собой множество специфических микросред, которые резко отличаются по наличию и концентрации органических веществ (например, отмерший дождевой червь или зона, содержащая только минеральные частицы), по окислительно-восстановительному потенциалу, pH и др. Имеется множество микросред и мезосред. Из мезосред наиболее важны ризосфера и ризоплана, а также пищеварительный тракт беспозвоночных. Местообитанием может быть и живая растительная ткань, и клетки простейших животных. В каких-то из этих зон могут складываться условия, вполне подходящие для выживания или даже размножения патогенов.

Экспериментально было доказано, что ряд патогенных микроорганизмов может длительно выживать или даже размножаться: 1) в ризосфере, 2) в пищеварительном тракте и тканях некоторых беспозвоночных, 3) в клетках простейших, иногда устанавливая с ними симбиотические взаимоотношения.

О промежуточных хозяевах патогенов, таких как грызуны, было известно уже давно. Рассмотрим подробнее случай с возбудителем чумы. Существуют так называемые «природные очаги чумы», например, в Приаралье. В природных очагах чума дает вспышки среди грызунов через 20–50 лет. От грызунов эпидемия может перейти на людей, поэтому специальные противочумные отряды непрерывно следят за состоянием грызунов и в случае необходимости объявляют карантин. Однако остается неясным вопрос о том, где сохраняются чумные микробы в промежутках между эпизоотиями. В настоящее время все больше склоняются к мнению, что чумные микробы сохраняются в почве не только в благоприятных микро- и мезозонах, но и в самой нативной почве в состоянии анабиоза или, иначе говоря, в некультивируемом состоянии. Некультивируемыми формами называют такие формы бактерий, которые должны были бы развиваться на данной питательной среде в заданных условиях, но не растут, так как находятся в особом генетически обусловленном состоянии покоя. В состоянии анабиоза микроорганизмы могут выживать в вечной мерзлоте несколько миллионов лет.

Таким образом, санитарной микробиологии почв и изучению роли почвенных микроорганизмов в здоровье человека должно уделяться значительно больше внимания. Эта проблема очень многогранна и важна для экологии человека.



ЛИТЕРАТУРА

Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли. СПб.: Наука, 1998. 349 с.

Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.

Бабьева И.П., Чернов И.Ю. Биология дрожжей. М.: Изд-во МГУ, 1992. 94 с.

Бактериальная палеонтология / Отв. ред А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.

Виноградский С.Н. Микробиология почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 370 с.

Гаузе Г.Ф., Преображенская Т.П., Свешникова М.А. и др. Определитель актиномицетов. М.: Наука, 1983. 245 с.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 278 с.

Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Изд-во АН СССР, 1969. 228 с.

Громов Б.В., Павленко Г.В. Экология бактерий. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 246 с.

Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология. М.: Академия, 2003. 461 с.

Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: Академкнига, 2002. 281 с.

Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука, 1990. 258 с.

Емцев В.Т., Мишустин Е.Н. Микробиология. М.: Колос, 1993. 383 с.

Жизнь микробов в экстремальных условиях. М.: Мир, 1981. 280 с.

Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 347 с.

Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. Введение в природоведческую микробиологию. М.: Книжный дом «Университет», 2001. 255 с.

Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256 с.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю. Принципы мониторинга микробного разнообразия экосистем. Мониторинг биоразнообразия. М.: Наука, 1997. С. 203–207.

Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: Геос, 2001. 258 с.
Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. Разнообразие актиномицетов в наземных экосистемах. М.: Изд-во МГУ, 2002. 132 с.
Зенова Г.М., Степанов А.Л., Лихачева А.А., Манучарова Н.А. Практикум по биологии почв. М.: Изд-во МГУ, 2002. 120 с.
Кафедре биологии почв МГУ им. М.В. Ломоносова — 50 лет (1953–2003). М.: Природа, 2003. 116 с.
Кожевин П.А. Популяционная экология почвенных микроорганизмов. М.: Изд-во МГУ, 1989. 173 с.
Красильников Н.А. Микроорганизмы и высшие растения. Изд-во АН СССР, 1958. 464 с.
Методы почвенной микробиологии и биохимии / Отв. ред. Д.Г. Звягинцев. М.: Изд-во МГУ, 1991. 308 с.
Мирчинк Т.Г. Николай Александрович Красильников. М.: Макс Пресс, 2001. 69 с.
Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 219 с.
Новое в систематике и номенклатуре грибов. М.: Национальная академия экологии — Медицина для всех, 2003. 491 с.
Определитель бактерий Берджи. М.: Мир, 1997. Т. 1–2.
Перспективы развития почвенной биологии / Отв. ред. Д.Г. Звягинцев М.: Макс Пресс, 2001. 282 с.
Скворцова И.Н. Надежда Николаевна Сушкина. М.: Макс Пресс, 2002. 89 с.
Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. Мир микробов. М.: Мир, 1979. Т. 1–3.
Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация. М.: Изд-во МГУ, 1980. 133 с.
Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 221 с.
Чернова Н.М., Былова Л.М. Экология. М.: Просвещение, 2004. 280 с.
Шлегель Г.Г. История микробиологии. М.: УРСС, 2002. 302 с.
Шлегель Г.Г. Общая микробиология. М.: Мир, 1987. 566 с.



СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие (*В.А. Садовничий*) 5
Предисловие к третьему изданию 8
Введение 9

Глава первая

ПОЧВЕННАЯ БИОТА 17

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ 22
ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ 23
Зеленые водоросли 27
Желтозеленые водоросли 28
Диатомовые водоросли 29
Синезеленые водоросли (цианобактерии) 31
Экологические особенности почвенных водорослей 35
ПОЧВЕННЫЕ ЖИВОТНЫЕ 38
Простейшие 42
Коловратки 45
Нематоды 46
Энхитреиды 47
Дождевые черви 48
Моллюски 51
Тихоходки 52
Членистоногие 54
Млекопитающие 63
ПОЧВЕННЫЕ ГРИБЫ 66
Общая характеристика грибов 67
Хитридиомицеты 72
Зигомицеты 72
Аскомицеты и базидиомицеты 75
Несовершенные грибы 80

Дрожжи ... 81
Грибоподобные организмы миксомицеты ... 84
ЛИШАЙНИКИ ... 86
ПРОКАРИОТЫ ... 92
Цианобактерии ... 104
Протеобактерии ... 104
Спирохеты ... 111
Цитофаги ... 111
Грамположительные бактерии ... 111
Грамположительные бактерии с низким содержанием Г+Ц ... 112
Грамположительные бактерии с высоким содержанием Г+Ц ... 114
Микоплазмы ... 120
Архебактерии ... 122
ВИРУСЫ И ФАГИ ... 127

Глава вторая

УЧАСТИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПРЕВРАЩЕНИИ ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ ... 131

ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБНОГО МЕТАБОЛИЗМА ... 135
ЦИКЛ УГЛЕРОДА ... 147
Процессы связывания (фиксации) CO_2 ... 148
Другие пути превращения одноуглеродных соединений ... 151
Разложение сложных органических безазотных веществ ... 155
Захороненный углерод и его мобилизация ... 168
ПРЕВРАЩЕНИЯ КИСЛОРОДА ... 169
ОБРАЗОВАНИЕ И ОКИСЛЕНИЕ МОЛЕКУЛЯРНОГО ВОДОРОДА ... 171
КРУГОВОРОТ АЗОТА ... 175
Биологическая фиксация азота ... 177
Аммонификация ... 186
Нитрификация ... 189
Денитрификация ... 193
КРУГОВОРОТ СЕРЫ ... 198
ПРЕВРАЩЕНИЯ ФОСФОРА ... 205
Минерализация фосфорорганических соединений ... 206
Мобилизация неорганических соединений фосфора ... 207
ПРЕВРАЩЕНИЯ КАЛИЯ ... 208
ПРЕВРАЩЕНИЯ ЖЕЛЕЗА ... 209

ПРЕВРАЩЕНИЯ МАРГАНЦА 215
ПРЕВРАЩЕНИЯ АЛЮМИНИЯ 217
ДРУГИЕ ЭЛЕМЕНТЫ 219
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОЧВООБРАЗОВАНИИ . . . 221
Разложение растительных остатков и формирование подстилки 223
Образование и разложение гумуса 224
Участие почвенных микроорганизмов в разрушении и новообразовании минералов 230

Глава третья

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ ПОЧВ 235

СПЕЦИФИКА ПОЧВЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ 236
Твердая фаза почвы 239
Природа явления адгезии микроорганизмов 240
Десорбция микроорганизмов при их количественном учете в почве 249
Активность адгезированных клеток 251
Жидкая фаза почвы 255
Термодинамическая характеристика состояния почвенной влаги (термодинамический потенциал, активность воды) . . . 256
Развитие микроорганизмов в пленках и капиллярах 265
Газовая фаза почвы 267
Концентрация ионов водорода (pH) 279
Окислительно-восстановительные условия 280
Температура 282
СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ КОМПЛЕКСА ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ 287
Концепция комплекса почвенных микроорганизмов 290
Концепция микробного пула 290
Концепция пула метаболитов 294
Принцип дублирования 295
Принцип обратимости микробиологических процессов 298
Принцип множественного лимитирования 298
Концепция ненасыщенности комплекса почвенных микроорганизмов 299
Концепция почвы как множества сред обитания микроорганизмов 302
ЭКОЛОГИЯ КЛЕТКИ 305

ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ 309
ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ 320
Методологические подходы к изучению структурно-функциональной организации микробных сообществ в наземных экосистемах 323
Локусный подход 323
Вертикально-ярусный подход 324
Географический подход 328
Сукцессионный подход 328
Использование разработанных подходов и методов для экологической оценки микробных сообществ наземных экосистем 329
Структура микробоценозов лесных экосистем: вертикально-ярусный подход 329
Общие закономерности вертикальной стратификации микробных сообществ 353
Сравнение структурно-функциональной организации микробных сообществ различных природных зон: географический подход 354
Одноклеточные бактерии 354
Мицелиальные бактерии (актиномицеты) 362
Грибы и дрожжи 369
Динамика микробных комплексов 373
Грибы 374
Бактерии и актиномицеты 375
МИКРОБНАЯ СУКЦЕССИЯ В ПОЧВЕ 379
МЕЖОРГАНИЗМЕННЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ 400
Взаимодействие микроорганизмов с растениями 400
Симбиотические микроорганизмы азотфиксаторы 400
Микоризные грибы 404
Фитопатогенные микроорганизмы 406
Микроорганизмы ризосферы и ризопланы 407
Эпифитные микроорганизмы 412
Регуляторы роста растений микробного происхождения 413
Взаимодействие микроорганизмов и почвообитающих животных 415
ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНДИКАЦИИ И ДИАГНОСТИКИ ПОЧВ 418
Ботаническая и зоологическая биоиндикация и диагностика почв 419
Почвенно-альгологическая индикация 422

Микробиологическая диагностика и биологическая активность почв 423
Биологическая индикация загрязнения почвенной среды и самоочищения почв 425
ПОЧВЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ И ЗДОРОВЬЕ ЧЕЛОВЕКА 432
Положительное влияние 432
Отрицательное влияние 433
ЛИТЕРАТУРА 439

∇

Учебное издание

ЗВЯГИНЦЕВ ДМИТРИЙ ГРИГОРЬЕВИЧ,
БАБЬЕВА ИННА ПАВЛОВНА,
ЗЕНОВА ГАЛИНА МИХАЙЛОВНА

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

3-е издание, исправленное и дополненное

Зав. редакцией
Г.С. Савельева

Редактор
Г.С. Савельева

Художники
В.А. Чернецов, Н.С. Шувалова

Художественное оформление выполнено
Издательством Московского университета
и издательством «Проспект»
по заказу Московского университета

Художественный редактор
Г.Д. Колоскова

Технический редактор
З.С. Кондрашова

Корректор
Г.Л. Семенова

Компьютерная верстка
О.А. Пелипенко

Подписано в печать 31.01.2005. Формат 60×90 $^{1}/_{16}$.
Бумага офс. № 1. Гарнитура Таймс.
Печать офсетная. Усл.-печ. л. 28,0. Уч.-изд. л. 27,95.
Тираж 3000 экз. Заказ № 221 . Изд. № 7917.

Ордена «Знак Почета»
Издательство Московского университета.
125009, Москва, ул. Б. Никитская, 5/7.

Тел.: 229-50-91. Факс: 203-66-71.
Тел.: 939-33-23 (отдел реализации)
E-mail: kd_mgu@rambler.ru

В Издательстве МГУ
работает служба «КНИГА — ПОЧТОЙ»
Тел.: 229-75-41

Отпечатано ООО « АЛМАЗ»
г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 1/5, 1501
тел.: (095) 788-17-10, 747-64-04, 504-99-55